



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

Delimitación de especies del grupo *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. en C. DANIEL FRANCO ESTRADA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES

JARDÍN BOTÁNICO, INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS

DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA, INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.

JUNIO, 2023



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



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

Delimitación de especies del grupo *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. en C. DANIEL FRANCO ESTRADA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES

JARDÍN BOTÁNICO, INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. TANIA ESCALANTE ESPINOSA

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS

DEPARTAMENTO DE BOTÁNICA, INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.

JUNIO, 2023

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

OFICIO CPCB/384/2023

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **20 de febrero de 2023** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del estudiante **FRANCO ESTRADA DANIEL** con número de cuenta **408051682** con la tesis titulada "**DELIMITACIÓN DE ESPECIES DEL GRUPO *PILOSOCEREUS LEUCOCEPHALUS* (CACTACEAE)**", realizada bajo la dirección del **DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidenta: DRA. PATRICIA DOLORES DÁVILA ARANDA
Vocal: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA
Vocal: DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ
Vocal: DRA. SOFÍA SOLÓRZANO LUJANO
Secretario: DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 12 de mayo de 2023

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas, de la Universidad Nacional Autónoma de México, así como el apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para mi manutención durante los años de estudio del Doctorado.

A los miembros de comité tutor, por todo su apoyo, comentarios, sugerencias e información compartida durante todo el proyecto.

Dr. Salvador Arias Montes, gracias por compartir su valiosa experiencia y conocimiento en cada etapa del proyecto, también por el tiempo invertido en todos los asuntos relacionados al proyecto incluido las salidas al campo.

Dra. Tania Escalante Espinosa, gracias por sus comentarios críticos, apoyo durante el proyecto y por formar parte del comité tutor y de mi formación académica.

Dr. José Luis Villaseñor Ríos, agradezco su apoyo, comentarios críticos y cuestionamientos al proyecto que permitieron mejorarlo. Gracias por formar parte del comité tutor y de mi formación académica.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A los miembros del jurado, Dr. Guillermo Ibarra Manríquez, Dr. José Luis Villaseñor Ríos, Dra. Patricia Dolores Dávila Aranda, Dra. Sofía Solórzano Lujano y Dra. Sonia Vázquez Santana, quienes revisaron y contribuyeron a mejorar este manuscrito de tesis con sus valiosos comentarios.

Dra. Alice De Moraes Calvente Versieux, agradezco por sus importantes comentarios y preguntas en cada una de las reuniones semestrales vía *Skype* que me permitieron ampliar el conocimiento del género *Pilosocereus*, especialmente para las especies de *Pilosocereus* en México y América Central.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología de la UNAM y al Jardín Botánico del IB-UNAM. Especialmente al Jardín Botánico e Instituto de Biología por la formación académica durante el periodo de Doctorado.

Agradezco el apoyo de la Dirección General de Asuntos del Personal Académico para realizar el proyecto de investigación.

Abraham Torres, Arturo Mora Olivo, Brenda González, Carolina Báez, Daniel Sánchez Carbajal, Germán Carnevali Fernández-Concha, Isaías Escalante, Javier Medina, Juan Ismael Calzada, Martha González Elizondo y Uriel Reyes por su ayuda en el trabajo de campo durante esta investigación.

Andrea R. Jiménez y Ulises Rosas por su apoyo y facilidades de materiales en el laboratorio de molecular. Laura M. Márquez Valdelamar y Nelly María López Ortiz por su apoyo en la secuenciación en el laboratorio LANABIO del Instituto de Biología, UNAM.

Agradezco al personal de los herbarios CIDIIR, ENCB, FCME, HCIAD, IBUG, IZTA, MEXU, OAX, UAMIZ y UAT, especialmente a M. R. García Peña (MEXU) por su apoyo en la solicitud y obtención de imágenes de varios especímenes de herbario.

Xochitl Granados Aguilar por su gran apoyo en el laboratorio de molecular para la obtención de marcadores nucleares.

Duniel Barrios, gracias por compartir conocimiento asociado a las especies de *Pilosocereus* distribuidas en Cuba.

Cristian Cervantes por ayudarme a fortalecer distintos aspectos de los métodos multivariados, así como en el uso del software R.

Enrique Ortiz por su gran ayuda en los modelados de nicho ecológico y distribución de especies, muchas gracias.

Yolanda Morales Hernández por su gran apoyo y facilidades de materiales en el laboratorio de cactáceas e invernaderos, muchas gracias.

A mis compañeros de laboratorio: Cristian Cervantes, David Aquino, Isaura Rosas, Xochitl Granados y Yolanda Morales por compartir información importante de la familia Cactaceae.

DEDICATORIA

A mis padres:

Jesús Antonio Franco Carmen & María Guadalupe Estrada Rodríguez por su inmenso apoyo, gran cariño, paciencia y confianza por dejarme tomar prácticamente todas las decisiones de mi vida, muchísimas gracias por todo.

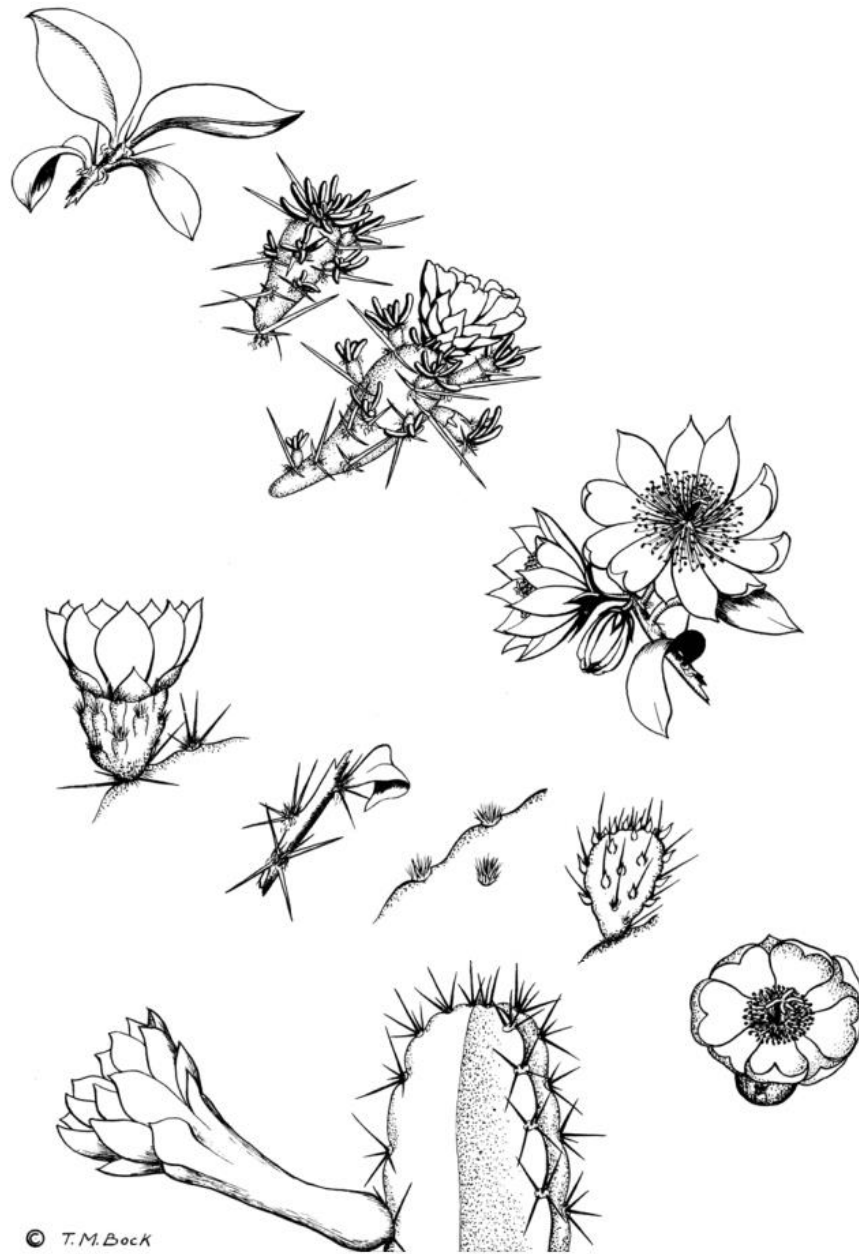
A mis hermanos:

Jesús Armando & Juan Carlos por inspirarme a través de sus grandes esfuerzos en sus respectivos oficios, por siempre ver hacia delante y por su apoyo incondicional. Guadalupe Bautista, cuñada casi hermana.

Sobrinas: Sara & Ady, esperando que algún día lean esto y se interesen en la biología.

Amigos: Abdías José Martínez Escalante, José Luis Muciño Hernández, Juan Ismael Calzada y Osmar Uriel Reyes Ascencio por todos sus comentarios positivos, gran amistad y sinceridad.

A mis gatos que me escucharon y entendieron en los momentos más difíciles del doctorado.



© T.M. Bock

«Nature proceeds little by little from things lifeless to animal life in such a way that it is impossible to determine the exact line of demarcation, nor on which side thereof an intermediate form should lie».

“La naturaleza procede poco a poco de las cosas sin vida a la vida animal de tal manera que es imposible determinar la línea exacta de demarcación, ni en qué lado de ella debe estar una forma intermedia”.

Aristóteles, *Historia Animalium*, Book VIII, p. 588b.
Traducción de D'Arcy Wentworth T. (1910).

ÍNDICE

	Página
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN GENERAL	3
CAPÍTULO I. Phylogenetic and morphological analyses of <i>Pilosocereus leucocephalus</i> group s.s. (Cactaceae) reveal new taxonomical implications	16
CAPÍTULO II. Species distribution modelling and predictor variables for species distribution and niche preferences of <i>Pilosocereus leucocephalus</i> group s.s. (Cactaceae)	37
CAPÍTULO III. Revisión taxonómica de <i>Pilosocereus</i> (Cactaceae) en México y América Central	55
DISCUSIÓN GENERAL	87
CONCLUSIONES	93
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	95

LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

Introducción general	Página
Figura 1. Principales diferencias entre los géneros <i>Xiquexique</i> y <i>Pilosocereus</i> .	8
Figura 2. Mapa de la riqueza de especies de <i>Pilosocereus</i> .	9
Cuadro 1. Conceptos y criterios de especie comúnmente utilizados en la literatura.	5
Capítulo I	
Figure 1. Geographical distribution of <i>Pilosocereus leucocephalus</i> group s.s. taxa based on georeferenced specimen records.	19
Figure 2. Morphological characters of <i>Pilosocereus leucocephalus</i> group s.s. analyzed.	21
Figure 3. Scatter plots of the principal component analysis (PCA) of quantitative characters in <i>Pilosocereus leucocephalus</i> group s.s.	24
Figure 4. Scatter plots of the principal component analysis of mixed data (PCA mix) for quantitative and qualitative characters of <i>Pilosocereus leucocephalus</i> group s.s.	25
Figure 5. Majority-rule consensus tree of 15,002 trees resulting from the Bayesian analysis based on the concatenation of three chloroplast DNA markers (rpl16, trnL-trnF, petL-psbE) and indels.	27
Figure 6. Majority-rule consensus tree of 15,002 trees resulting from the Bayesian analysis based on the concatenation of three chloroplast DNA markers (rpl16, trnL-trnF, petL-psbE), indels, and one nuclear marker (AT1G18270).	28
Figure 7. Strict consensus tree of the 31 most parsimonious trees resulting from the MP analysis based on molecular and morphological data.	29
Figure 8. Geographical distribution of <i>Pilosocereus leucocephalus</i> group s.s. taxa based on georeferenced specimen records, as considered in this work.	30
Table 1. Taxa associated to <i>Pilosocereus leucocephalus</i> group s.s.	19
Table 2. Quantitative and qualitative morphological characters of <i>Pilosocereus leucocephalus</i> group s.s. analyzed.	20
Table 3. Qualitative character states used in the multivariate analysis of <i>Pilosocereus leucocephalus</i> group s.s.	22

Table 4. Evaluation of taxonomic identification errors under linear discriminant analysis based on seven quantitative characters of <i>Pilosocereus leucocephalus</i> group s.s. from 39 localities.	26
--	----

Capítulo II

Figure 1. Known distribution of the <i>P. leucocephalus</i> species group s.s. based on georeferenced herbarium records.	39
Figure 2. Continuous models of suitability of the <i>P. leucocephalus</i> species group s.s.	45
Figure 3. Species distribution models of the <i>P. leucocephalus</i> group s.s.	46
Table 1. Accessible area (<i>M</i>) used in models for the <i>P. leucocephalus</i> species group s.s.	41
Table 2. Environmental variables used in models with Pearson correlation coefficients less than 0.85.	43
Table 3. Occurrence records and model parameters for the <i>P. leucocephalus</i> species group s.s.	44
Table 4. Percent contribution of the environmental variables to the Maxent model for the <i>P. leucocephalus</i> species group s.s.	47
Table 5. Ecological niche pairwise comparisons for the <i>P. leucocephalus</i> species group s.s.	47

Capítulo III

Figura 1. <i>Pilosocereus alensis</i> . Hábito, rama reproductiva, flor vistas frontal y lateral, y fruto.	60
Figura 2. Distribución geográfica de <i>Pilosocereus alensis</i> .	61
Figura 3. <i>Pilosocereus chrysacanthus</i> . Hábito, rama reproductiva, flor vistas frontal y lateral, y fruto.	64
Figura 4. Distribución geográfica de <i>Pilosocereus chrysacanthus</i> .	65
Figura 5. <i>Pilosocereus collinsii</i> . Hábito, rama reproductiva, flor vistas frontal y lateral, y fruto.	68
Figura 6. Distribución geográfica de <i>Pilosocereus collinsii</i> .	69
Figura 7. <i>Pilosocereus cometes</i> . Hábito, rama reproductiva, flor vistas frontal y lateral, y fruto.	72
Figura 8. Distribución geográfica de <i>Pilosocereus cometes</i> .	73

Figura 9. <i>Pilosocereus gaumeri</i> . Hábito, rama reproductiva, flor vistas frontal y lateral, y fruto.	76
Figura 10. Distribución geográfica de <i>Pilosocereus gaumeri</i> .	77
Figura 11. <i>Pilosocereus purpusii</i> . Hábito, rama reproductiva, flor vistas frontal y lateral, y fruto.	79
Figura 12. Distribución geográfica de <i>Pilosocereus purpusii</i> .	80

RESUMEN

La sistemática emplea diferentes tipos de datos y se desempeña en un marco de evidencias con dos objetivos principales: i) descubrir y describir especies y ii) determinar las relaciones filogenéticas de estas especies. En este trabajo, se estudiaron a las especies estrechamente relacionadas del grupo *Pilosocereus leucocephalus s.s.*, desde una perspectiva sistemática, para atender la circunscripción taxonómica de las especies. Además se exploraron sus relaciones filogenéticas y se evaluaron sus preferencias climáticas. Para ello, se utilizaron varias líneas de evidencia y un muestreo representativo a lo largo de la amplia área de distribución geográfica de este grupo en México tropical y América Central, evaluando diferentes criterios de especie y métodos. Se analizaron un total de 21 caracteres morfológicos (16 cuantitativos y cinco cualitativos) con métodos multivariados y en el análisis filogenético se utilizaron tres marcadores de cloroplasto (rpl16, trnL-trnF, petL-psbE) y un marcador nuclear (AT1G18270). También se incluyó un análisis de evidencia total con datos morfológicos y moleculares y se utilizaron tanto métodos correlativos como cuantitativos para estimar el nicho ecológico de las especies, utilizando 41 variables ambientales (18 climáticas, 17 edáficas y seis topográficas). Con base en tres criterios para la delimitación de especie, utilizando datos morfológicos y moleculares, fue posible reconocer a los siguientes seis taxones: *P. alensis*, *P. chrysacanthus* (incluye a *P. quadricentralis*), *P. collinsii*, *P. cometes* (incluye a *P. leucocephalus*), *P. gaumeri* y *P. purpusii*. Además, esta nueva delimitación de especies es congruente con la divergencia de sus nichos ecológicos. La utilidad de varios criterios de especie así como la combinación de caracteres morfológicos y moleculares apoyaron en la delimitación de especies. Sin embargo, las relaciones filogenéticas entre las especies del grupo no pudieron ser resueltas y siguen siendo inciertas. Dentro del género *Pilosocereus*, el grupo de estudio es apoyado como monofilético con especies distribuidas principalmente en los bosques tropicales estacionalmente secos de Mesoamérica. Cada una de las especies habita en condiciones ambientales particulares que influyen en su distribución geográfica y la mayoría de ellas pueden estar delimitadas por barreras geográficas y ecológicas detectadas en otros estudios con un enfoque filogeográfico. Finalmente, se presenta evidencia, con base en diferentes datos, para una nueva circunscripción de las especies del grupo *P. leucocephalus s.s.* y proveer de una revisión taxonómica.

Palabras clave: análisis multivariados, Cereinae, delimitación de especies, filogenia, Mesoamérica, nicho ecológico, *Pilosocereus*.

ABSTRACT

Systematics uses different kind of data and works in an evidence framework with two major aims, the first is to discover and describe species, while the second is inferring the phylogenetic relationships of them. In this work, the closely related species of *P. leucocephalus* group s.s. were studied from a systematic perspective to address the species taxonomic circumscription. In addition, their phylogenetic relationships and the species climatic preferences were also explored. To do this, several lines of evidence and a representative sampling were used along the broad geographical range of distribution of this group in tropical Mexico and Central America, evaluating different methods and species criteria. A total of 21 morphological characters (16 quantitative and five qualitative) were analyzed with multivariate methods. On the other hand, the phylogenetic analysis was undertaken using three chloroplast markers (rpl16, trnL-trnF, petL-psbE) and one nuclear marker (AT1G18270). In addition, a total evidence approach with morphological and molecular data and a correlative and quantitative assessment of the species ecological niche, using 41 environmental variables was also done (18 climatic, 17 edaphic, and six topographic). Based on three criteria for species delimitation using morphological and molecular data, it was possible to recognize the following six taxa: *P. alensis*, *P. chrysacanthus* (includes *P. quadricentralis*), *P. collinsii*, *P. cometes* (includes *P. leucocephalus*), *P. gaumeri*, and *P. purpusii*. Also, this new species delimitation obtained is concordant with the divergence of their ecological niches. The usefulness of several species delimitation criteria, as well as the combination of analyzing morphological and molecular characters supported the species delimitation. However, the phylogenetic relationships between the group species remain unresolved and uncertain. Within the genus *Pilosocereus*, the study group is supported as monophyletic with species distributed mainly in the seasonally dry tropical forests of Mesoamerica. Each species inhabits particular environmental conditions that influence its geographical distribution and most of them may be delimited by geographic and ecological barriers detected in other studies with a phylogeographic approach. Finally, evidence based on different data is presented for a new species circumscription of *P. leucocephalus* group s.s. and to provide a taxonomic revision.

Keywords: Cereinae, ecological niche, Mesoamerica, multivariate analysis, phylogeny, *Pilosocereus*, species delimitation.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El problema de la especie

Las especies son generalmente una unidad de medida de la biodiversidad y tienen un uso práctico para documentar lo que actualmente habita en la tierra, siendo ésta categoría la unidad básica que se usa en gran parte de las áreas que engloba la biología, por ejemplo en ecología y conservación (Claridge *et al.*, 1997). La palabra moderna y medieval *especie* es una traducción del latín de la palabra clásica del griego *eidos*, a veces traducida como "clase" o "forma" de una cosa, que transmitía la idea de una clase de objetos que comparten ciertas propiedades sin cambios a través del tiempo (Stamos, 2003; Wilkins, 2018). C. Linnaeus tomó esta idea y convirtió a las especies en tipos constantes e inmutables. Un siglo después, C. Darwin superó esta forma de pensamiento conocida como esencialismo y los naturalistas posteriores, bajo la influencia de la genética, proponen el concepto de especie biológica, en el que las especies se encuentran en poblaciones con descendencia común en continuo cambio (Wilkins, 2018).

En la mitad del siglo XX, el problema de la especie era la cuestión filosófica y metodológica predominante en la sistemática y a partir de ese momento la literatura biológica amplió las discusiones sobre conceptos de especie y los mecanismos de especiación (p. ej. Cracraft, 2000; Richards, 2010), considerando a estos últimos como irrelevantes para los estudios sistemáticos (Brower & Schuh, 2021). Durante este tiempo surgieron docenas de conceptos de especie o familias de conceptos y clasificaciones (p. ej. de Queiroz, 1998; Mayden, 1997; Wilkins, 2018; Zachos, 2016). Aunque la búsqueda de una definición universalmente aplicable de especie es un deseo (desiderátum) generalizado en la literatura biológica, la codificación formal de un concepto de especie, aplicable a lo largo de la historia de la biología ha demostrado ser elusiva y puede ser innecesaria desde una perspectiva pragmática (Brower & Schuh, 2021). Los sistemáticos tratan con grupos a nivel de especie reconocibles, ya sea en el nivel mínimo o en un nivel más inclusivo. Si bien los taxones más inclusivos son reconocidos y diagnosticados por sinapomorfías que implican su monofilia (Hennig, 1966), las especies solo necesitan ser reconociblemente distintas con datos morfológicos y/o moleculares para servir como unidades válidas para los análisis sistemáticos (Brower & Schuh, 2021).

La sistemática emplea diferentes fuentes de datos y se desempeña en un marco de evidencias con dos objetivos principales: (1) descubrir y describir especies y (2) determinar sus

relaciones filogenéticas (Brower & Schuh, 2021; Wiens, 2007). Las especies pueden distinguirse entre sí de acuerdo con algún criterio o conjunto de criterios (Sites & Marshall, 2004; Tobias *et al.*, 2010). La distinción entre conceptos de especie y criterios de especie es importante para entender a la especie como entidad y sus diferentes definiciones. El concepto de especie hace referencia a la idea sobre el tipo de entidad representada por ésta categoría, mientras que el criterio es un parámetro que mide o juzga si un individuo es o no un miembro de la categoría de especie (de Queiroz, 1998). Aunque los conceptos y criterios de especie están claramente relacionados entre sí (de Queiroz, 1998), se reconocen cerca de 30 conceptos de especie (Zachos, 2016) mientras que el número de criterios apropiados para evaluar la separación entre especies es menor (ca. nueve: de Queiroz, 2007). Esto se debe a que los conceptos han recibido mucho más estudio que los criterios (Sites & Marshall, 2004) y a que en algunos conceptos no se proporciona ningún criterio para el reconocimiento de la especie (Brower & Schuh, 2021). Debido a que el número de conceptos de especie puede variar según la opinión del autor que se esté consultando (Zachos, 2016), en el Cuadro 1 se presentan los conceptos y criterios de especie comúnmente utilizados en la literatura. Desde otro punto de vista, los conceptos de especie no son ideas en competencia, sino contribuciones para ayudar a la identificación de taxones, a partir de diferentes líneas de evidencia (Richards, 2010).

En el proceso para determinar los límites y el número de especies, a partir de criterios de especie, los enfoques analíticos son diversos e incluyen métodos que se basan con o sin árboles filogenéticos (Sites & Marshall, 2004). Dentro de estos métodos existen algunas dificultades para reconocer y clasificar a los organismos en especies. Sin importar si los métodos se basan en distancias genéticas, divergencias morfológicas, marcadores moleculares o utilizan métodos con modelos coalescentes basados en árboles o pruebas de cohesión (Zachos, 2016), estos hacen que la agrupación sea evidente pero no la clasificación; por lo tanto, prácticamente todos los métodos de delimitación de especies requerirán que se hagan juicios cualitativos al momento de marcar el nivel de especie (Sites & Marshall, 2004). Además, debido a que el espacio de parámetros (p. ej. flujo génico y tamaño poblacional) que es potencialmente relevante para la delimitación de especies supera por mucho la parametrización de cualquier método existente, un método dado necesariamente hace una serie de suposiciones simples, las cuales podrían ser violadas en un sistema particular (Carstens *et al.*, 2013). Es importante destacar que incluso utilizando datos genómicos no puede reconocerse un método ideal para la delimitación de especies (Rannala & Yang, 2020).

Cuadro 1. Conceptos y criterios de especie comúnmente utilizados e interpretados como líneas de evidencia que permiten evaluar la separación de un linaje (modificado de de Queiroz, 2007). El concepto y los criterios para la delimitación de especies utilizados en el presente estudio se resaltan en negritas.

Concepto	Definición/criterio	Autor (año)
Taxonómico	Conjunto de individuos o poblaciones, que un taxónomo en particular considera o podría considerar, como miembros asociados a un solo espécimen o serie de especímenes llamados tipos. Solo se define con base en características morfológicas y se compone por individuos contemporáneos/pragmático.	Regan (1926)
Biológico	Grupo de poblaciones naturales que real o potencialmente se reproducen entre ellas y que están aisladas reproductivamente de otros grupos similares/aislamiento reproductivo intrínseco.	Mayr (1942)
Evolutivo	Linaje que evoluciona separadamente de otros linajes similares y que tiene su propia tendencia evolutiva/carece de criterio.	Simpson (1951)
Fenético	Grupo de poblaciones fenéticamente similares en muchos tipos de caracteres cuyos límites se pueden establecer con base en una evaluación numérica/ agrupamiento fenético .	Sokal (1973)
Ecológico	Linaje o conjunto de linajes estrechamente relacionados que ocupan una determinada zona adaptativa y que evolucionan separadamente de otros linajes/ mismo nicho o zona adaptativa .	Van Valen (1976)
Morfológico	Conjunto menor de individuos morfológicamente similares, consistente y persistentemente distinto de otros conjuntos y distinguible por medios ordinarios/pragmático.	Cronquist (1978)
Filogenético (versión monofilética)	Conjunto menor de organismos que forman un grupo monofilético dentro del cual hay un patrón de ancestría común, el cual es identificado en una clasificación filogenética/ monofilia .	Rosen (1979)
Filogenético (versión diagnóstica)	Conjunto menor de organismos con caracteres diagnósticos dentro del cual hay un patrón de ancestría común/ combinación diagnóstica única de estados de carácter .	Nelson & Platnick (1981)
Reconocimiento de pareja	Población más inclusiva de organismos biparentales que comparten un sistema de reconocimiento específico de pareja/sistema de fertilización o reconocimiento específico compartido.	Paterson (1985)
Cohesión	Población más inclusiva de individuos o linaje que posee potencial de intercambio genético y/o demográfico/cohesión fenotípica.	Templeton (1989)
Genotípico	Grupo distinguible de individuos que se reconocen por un déficit de intermediarios genéticos (déficit de heterocigotos)/agrupamiento de genotipos.	Mallet (1995)
Genealógico	Grupo basal y exclusivo de organismos, donde los miembros están más estrechamente relacionados entre sí que con cualquier otro organismo fuera del grupo y que no contiene ningún subgrupo/Coalescencia exclusiva de alelos.	Baum & Shaw (1995)
Unificado	Linaje de grupo de organismos o segmento de linaje que evoluciona por separado como la única propiedad necesaria de la especie/ este concepto puede adaptarse a cualquier criterio .	de Queiroz (2007)

Considerando un contexto evolutivo, tanto la claridad como la aplicabilidad de las definiciones de especies y sus límites entre ellas comienzan a disolverse en un continuo proceso evolutivo con límites difusos (Brower & Schuh, 2021; Zachos, 2016). Por ejemplo, cuando se toman en consideración especies estrechamente relacionadas que han sufrido una reciente divergencia evolutiva, por lo cual no han tenido el tiempo suficiente para clasificarse como monofiléticas (Shaffer & Thomson, 2007). Por esta y otras razones implícitas, como son la cuestión filosófica de lo que es una especie y la inexistencia de un método ideal o único; en el problema de la especie, es recomendable aplicar en la medida de lo posible una amplia gama de análisis de delimitación de especies utilizando los datos disponibles y apoyándose en las delimitaciones con resultados concordantes entre varias líneas de evidencia (Carstens *et al.*, 2013; Leaché *et al.*, 2009; Su *et al.*, 2015). Recientemente, se empezó a utilizar el término “taxonomía integrativa” para referirse a este enfoque (Dayrat, 2005; Will *et al.*, 2005), dando a entender un avance conceptual, cuando en realidad la consideración de todos los componentes del holomorfo es lo que siempre ha prevalecido en los estudios sistemáticos (Brower & Schuh, 2021). La totalidad de todos los estados de carácter, que pueden incluir el ADN, atributos fisiológicos y otras fuentes no morfológicas, exhibidas por las diferentes etapas de vida y/o sexos de los individuos, es lo que constituye el holomorfo de la especie (Hennig, 1966).

Finalmente, los conjuntos de organismos denominados especies son entidades reales y producto de la evolución, con diferencias entre ellas que las separan; sin embargo, la capacidad para comprender estas diferencias está limitada por el marco comparativo disponible y utilizado (Sigwart, 2018). Por lo tanto, se puede decir que las especies y otros taxones putativos son hipótesis a ser probadas con base en diferentes caracteres (Brower & Schuh, 2021). Al asignar un nombre de especie a un individuo es una declaración de una hipótesis de su relación con otros individuos y la descripción de una especie como unidad taxonómica es una hipótesis sobre qué características (genética, morfológica y otros datos biológicamente relevantes) identifican a este grupo de organismos (Sigwart, 2018).

El género *Pilosocereus* Byles & G.D. Rowley (Cactaceae Juss.)

Históricamente, la delimitación de especies en el género *Pilosocereus* Byles & G.D. Rowley fue enfocada en rasgos morfológicos y solo recientemente complementada en criterios basados en el uso de datos moleculares o genómicos (p. ej. Perez *et al.*, 2022; Zappi, 1994). El género *Pilosocereus* cuenta con 51 especies de distribución neotropical y pertenecientes a la subtribu Cereinae, tribu

Cereeae, subfamilia Cactoideae (Barthlott *et al.*, 2015; Fantinati *et al.*, 2021; Korotkova *et al.*, 2021). Las especies del género pueden presentar un hábito arbustivo o arborescente, densamente ramificado por encima o a nivel de la base (mesótona o basítona). Presenta una amplia variación en el número y el color de las espinas y en el número de costillas. Sus aréolas exhiben abundantes tricomas, los cuales pueden ser largos o cortos y están situados cerca del ápice de las ramas, lugar de donde emergen las flores. Las flores generalmente tienen anthesis nocturna y sus frutos son glabros o con escamas pequeñas y escasas, dehiscentes por hendiduras laterales o centrales de forma irregular. Los frutos son generalmente globoso deprimidos, con segmentos secos del perianto persistentes y con una pulpa funicular blanca o coloreada (Anderson, 2001; Hunt *et al.*, 2006; Zappi, 1994).

En el género *Pilosocereus* fueron reconocidos los subgéneros *Pilosocereus* y *Gounellea* Zappi (Zappi, 1994) que se mantuvieron sin cambios taxonómicos durante 26 años (Lavor *et al.*, 2020a). Ambos subgéneros fueron principalmente reconocidos con base en el tipo de ramificación y morfología del fruto (Zappi, 1994). En el subgénero *Pilosocereus* se incluyeron cinco grupos taxonómicos informales con base en el tipo de hábito, morfología floral y de espinas, y distribución geográfica (Hunt *et al.*, 2006; Zappi, 1994). Sin embargo, un estudio filogenético que incluyó 33 especies, cuatro espaciadores intergénicos como marcadores moleculares del cloroplasto (trnS-trnG, psbD-trnT, trnL-trnT, petL-psbE) y un gen nuclear (*PhyC*), permitió reconocer lo siguiente: (1) el género *Pilosocereus* no es monofilético, (2) las especies nativas de México y América Central forman un clado monofilético con alto soporte representado por el grupo *Pilosocereus leucocephalus sensu stricto* (*s.s.*) y (3) el reconocimiento taxonómico de varias especies es incierto (Calvente *et al.*, 2017). Resultados similares fueron obtenidos en otro estudio filogenético de tipo molecular de *Pilosocereus*. En este estudio con características más robustas y amplias en el muestreo taxonómico y molecular, no se reconoció una clasificación infragenérica y se propuso a *Xiquexique* Lavor, Calvente & Versieux, como un nuevo género que incluye a las especies anteriormente ubicadas en el subgénero *Gounellea* (Lavor *et al.*, 2020a). Las principales diferencias morfológicas entre *Xiquexique* y *Pilosocereus* se muestran en la Figura 1.

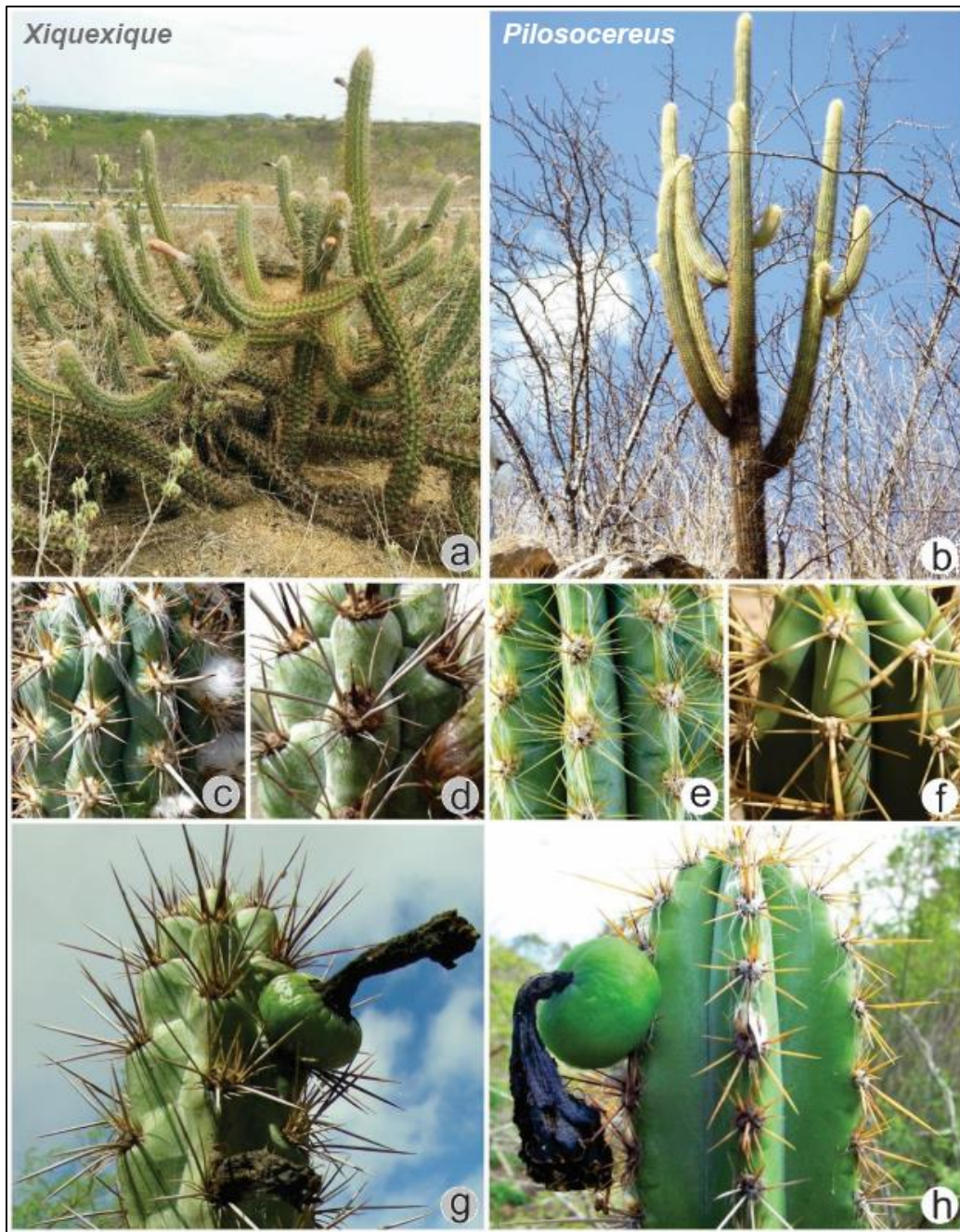


Figura 1. Principales diferencias entre los géneros *Xiquexique* (*Pilosocereus* subgen. *Gounellea*) (incisos a, c, d, g) y *Pilosocereus* (*Pilosocereus* subgen. *Pilosocereus*) (incisos b, e, f, h) con base en el tipo de ramificación (a = acrótona; b = mesótona o basítona), costillas (c, d = sinuosas; e, f = rectas) y fruto (g = segmentos secos del perianto no hundidos en el ápice del fruto, con forma circular en el punto de fijación; h = segmentos secos del perianto hundidos en el ápice del fruto, formando un punto de inserción lineal). a, c) *X. gounellei*; d, g) *X. tuberculatus*; b, e) *P. pachycladus*; f) *P. flavipulvinatus*; h) *P. oligolepis*. Figura modificada de Lavor *et al.* (2020a).

Las especies de *Pilosocereus* se encuentran desde Estados Unidos de América (Florida) hasta la parte este de Brasil, con la mayoría de ellas principalmente restringidas a Brasil (33 spp.) (Franck *et al.*, 2019; Lavor *et al.*, 2020b). En México, se distribuyen principalmente en los bosque tropicales estacionalmente secos del occidente, centro-sur y oriente (Franco-Estrada *et al.*, 2022a), con solo una especie distribuida hasta El Salvador (Cerén *et al.*, 2015), Guatemala (Véliz, 2008), Honduras y Nicaragua (Barthlott *et al.*, 2015; Franco-Estrada *et al.*, 2022a). La distribución geográfica de la riqueza de especies del género *Pilosocereus* se muestra en la Figura 2.

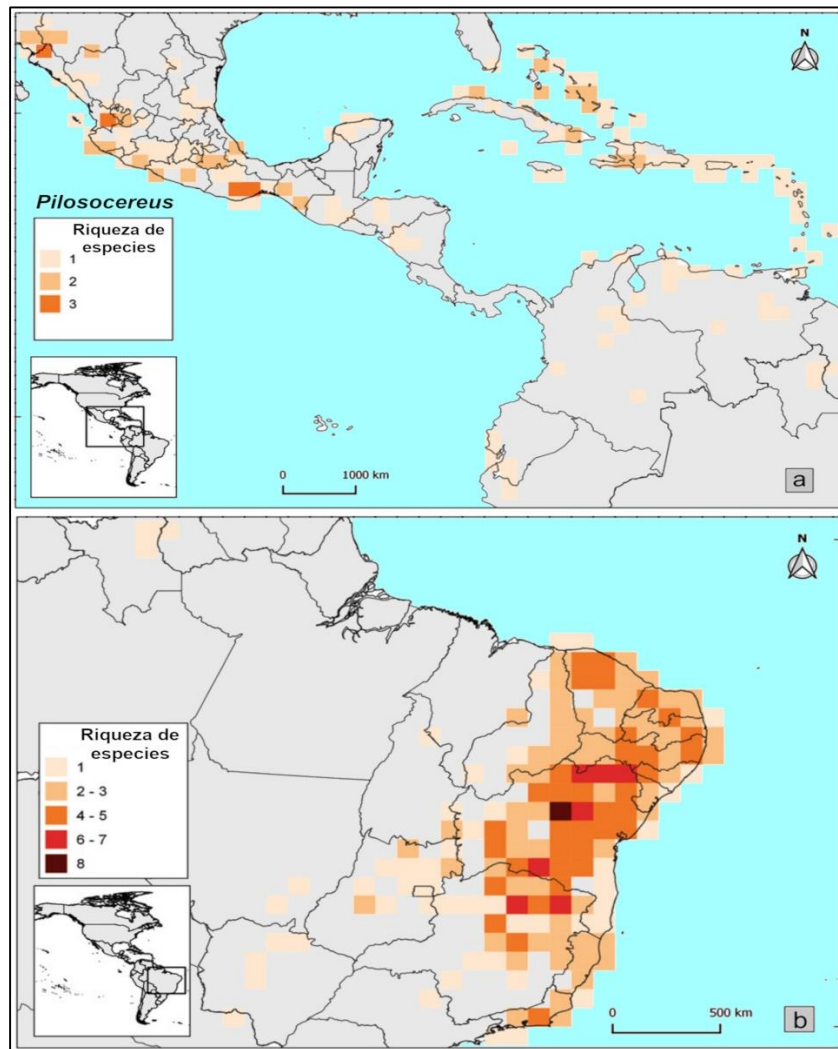


Figura 2. Mapa de la riqueza de especies de *Pilosocereus*. a, b) distribución geográfica de la riqueza de especies fuera y dentro de Brasil, respectivamente. Figura modificada de Lavor *et al.* (2020b).

El grupo *Pilosocereus leucocephalus* y su problema de delimitación de especies

El grupo *Pilosocereus leucocephalus* que fue integrado inicialmente por 13 especies y que es propuesto por Hunt *et al.* (2006), a partir de la clasificación de Zappi (1994), incluye cuatro especies de Brasil (*P. fulvilanatus*, *P. magnificus*, *P. pachycladus* y *P. ulei*), tres de las regiones Andina y Caribeña (*P. lanuginosus*, *P. polygonus* y *P. royenii*), y las restantes de México y América Central (*P. alensis*, *P. chrysacanthus*, *P. collinsii*, *P. leucocephalus*, *P. purpusii* y *P. quadricentralis*). Dentro de este grupo de especies, con algunos límites interespecíficos imprecisos, se consideró al complejo *P. royenii*—*P. polygonus*—*P. lanuginosus*—*P. leucocephalus* con distribución en México, América Central y el Caribe (Hunt *et al.*, 2006). Parte del problema de delimitación puede considerarse resuelto con apoyo en una revisión taxonómica reciente de *Pilosocereus* en las regiones Andina y Caribeña (Franck *et al.*, 2019), en el cual se reconocen 12 especies (entre ellas *P. gaumeri* de México), a partir del criterio morfológico en *P. lanuginosus*, *P. polygonus* y *P. royenii* (Anderson, 2001; Hunt *et al.*, 2006). Sin embargo, el número de especies nativas de México no es preciso. Por ejemplo, Zappi (1994) y Anderson (2001) reconocen a *P. alensis*, *P. chrysacanthus*, *P. leucocephalus*, *P. purpusii* y *P. quadricentralis*. Por su parte, Guzmán *et al.* (2003), adicionan a *P. collinsii*, *P. cometes* y *P. gaumeri*, y Hunt *et al.* (2006) no reconocen a *P. cometes* y *P. gaumeri*, aunque Franck *et al.* (2019) si reconocen a *P. gaumeri*. En particular, solo se reconocen problemas de delimitación taxonómica entre *P. collinsii*—*P. purpusii* y *P. cometes*—*P. leucocephalus*.

Con respecto a los estudios filogenéticos, la primer filogenia molecular del género *Pilosocereus* incluyó a 11 de las 13 especies del grupo *P. leucocephalus*, presumiblemente distribuidas en México y América Central (Calvente *et al.*, 2017). Las especies *P. alensis*, *P. chrysacanthus*, *P. collinsii*, *P. leucocephalus*, *P. purpusii*, *P. quadricentralis* y *P. royenii* (*P. gaumeri sensu* Franck *et al.*, 2019; Guzmán *et al.*, 2003), constituyen al grupo *sensu stricto*. Por su parte, las especies de Brasil *P. fulvilanatus*, *P. magnificus*, *P. pachycladus* y *P. ulei* no se recuperan como parte de este grupo (Calvente *et al.*, 2017). Estudios filogenéticos posteriores encuentran resultados similares, aunque al incluir a *P. lanuginosus* del noroeste de América del Sur y *P. polygonus* del Caribe, ambos forman parte del grupo (clado All en Lavor *et al.*, 2019; clado de especies no brasileñas en Lavor *et al.*, 2020a). En contraste, un estudio enfocado al grupo *P. leucocephalus s.s.* (Franco-Estrada *et al.*, 2022b) permitió apoyar a este clado con distribución geográfica previamente referida solo para México y América Central (Calvente *et al.*, 2017).

Con el objetivo principal de atender el problema de la delimitación entre las especies estrechamente relacionadas del grupo *P. leucocephalus s.s.*, el presente estudio se enfoca en responder, desde una perspectiva sistemática, cuántas y cuáles especies se distribuyen en México y América Central. En este estudio se utilizó un marco de evidencias relativamente amplio, evaluando de manera independiente datos morfológicos y moleculares con métodos multivariados y filogenéticos, respectivamente, así como modelos de nicho ecológico utilizando tanto métodos correlativos como cuantitativos. También se incluyó un enfoque de evidencia total con datos morfológicos y moleculares. El concepto de especie y los criterios utilizados para la delimitación de especies se muestran en el Cuadro 1.

El presente estudio está constituido por tres capítulos. El capítulo I intitulado «*Phylogenetic and morphological analyses of Pilosocereus leucocephalus group s.s. (Cactaceae) reveal new taxonomical implications*». Se centra en determinar los límites y el número de especies dentro del grupo *P. leucocephalus s.s.*, a partir de datos morfológicos y moleculares. Adicionalmente, se exploran las relaciones filogenéticas de estas especies. Una vez resueltos los límites entre las especies, el capítulo II «*Species distribution modelling and predictor variables for species distribution and niche preferences of Pilosocereus leucocephalus group s.s. (Cactaceae)*», examina aquellas variables ambientales que influyen en la distribución geográfica de cada especie y evalúa las similitudes o diferencias de sus nichos ecológicos, utilizando variables climáticas, edáficas y topográficas. Finalmente, los dos capítulos anteriores proveen de diferentes evidencias para una nueva circunscripción de las especies y finalizar con una revisión taxonómica en el capítulo III «*Revisión taxonómica de Pilosocereus (Cactaceae) en México y América Central*». Este capítulo proporciona descripciones morfológicas y una clave de identificación actualizada de las especies, así como su sinonimia taxonómica, usos, fotografías, distribución geográfica y especímenes representativos revisados.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, E. F. (2001). *The cactus family*. Timber Press.
- Barthlott, W., Burstedde, K., Geffert, J., Ibsch, P., Korotkova, N., Miebach, A., Rafiqpoor, M., Stein, A., & Mutke, J. (2015). Biogeography and biodiversity of cacti. *Schumannia*, 7, 1–205.
- Brower, A. V. Z., & Schuh, R. T. (2021). *Biological systematics: Principles and applications*. Cornell University Press.
- Calvente, A., Moraes, E. M., Lavour, P., Bonatelli, I. A. S., Nacaguma, P., Versieux, L. M., Taylor, N. P., & Zappi, D. C. (2017). Phylogenetic analyses of *Pilosocereus* (Cactaceae) inferred from plastid and nuclear sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 183(1), 25–38.
- Carstens, B. C., Pelletier, T. A., Reid, N. M., & Satler, J. D. (2013). How to fail at species delimitation. *Molecular Ecology*, 22(17), 4369–4383.
- Cerén, J. G., Menjívar, J. E., & Arias, S. (2015). *Diversidad de cactus de El Salvador*. Museo de Historia Natural de El Salvador.
- Claridge, M. F., Dawah, H. A., & Wilson, M. R. (1997). Practical approaches to species concepts for living organisms. En M. F. Claridge, H. A. Dawah, & M. R. Wilson (Eds.), *Species: The units of biodiversity* (pp. 1–15). Chapman & Hall.
- Cracraft, J. (2000). Species concepts in theoretical and applied biology: A systematic debate with consequences. En Quentin D. Wheeler & Rudolf Meier (Eds.), *Species concepts and phylogenetic theory: A debate* (pp. 3–14). Columbia University Press.
- Dayrat, B. (2005). Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(3), 407–417.
- de Queiroz, K. (1998). The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: A conceptual unification and terminological recommendations. En D. J. Howard & S. H. Berlocher (Eds.), *Endless forms: Species and speciation* (pp. 57–75). Oxford University Press.
- de Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56(6), 879–886.
- Fantinati, M. R., Soffiatti, P., & Calvente, A. (2021). A new phylogenetic hypothesis for Cereinae (Cactaceae) points to a monophyletic subtribe. *Systematic Botany*, 46(3), 689–699.

- Franck, A. R., Barrios, D., Campbell, K. C. S. E., Lange, J., Peguero, B., Santiago-Valentín, E., Rigerszki, Z., Haakonsson, J., Gann, G. D., Cinea, W., Howe, N. M. M., John, J. S., Moreno, J. S., & Clark, C. A. (2019). Revision of *Pilosocereus* (Cactaceae) in the Caribbean and northern Andean region. *Phytotaxa*, 411(3), 129–182.
- Franco-Estrada, D., Ortiz, E., Villaseñor, J. L., & Arias, S. (2022a). Species distribution modelling and predictor variables for species distribution and niche preferences of *Pilosocereus leucocephalus* group s.s. (Cactaceae). *Systematics and Biodiversity* 20(1): 2128928.
- Franco-Estrada, D., Barrios, D., Cervantes, C. R., Granados-Aguilar, X., & Arias, S. (2022b). Phylogenetic and morphological analyses of *Pilosocereus leucocephalus* group s.s. (Cactaceae) reveal new taxonomical implications. *Journal of Plant Research*, 135(3), 423–442.
- Guzmán, U., Arias, S., & Dávila, P. (2003). *Catálogo de cactáceas mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hennig, W. (1966). *Phylogenetic systematics*. Translated by D. Dwight Davis & Rainer Zangerl. University of Illinois Press.
- Hunt, D., Taylor, N., & Charles, G. (2006). *The new cactus lexicon*. DH Books.
- Korotkova, N., Aquino, D., Arias, S., Eggli, U., Franck, A., Gómez-Hinostrosa, C., Guerrero, P. C., Hernández, H. M., Kohlbecker, A., Köhler, M., Luther, K., Majure, L. C., Müller, A., Metzinger, D., Nyffeler, R., Sánchez, D., Schlumpberger, B., & Berendsohn, W. G. (2021). Cactaceae at Caryophyllales.org – a dynamic online species-level taxonomic backbone for the family. *Willdenowia*, 51(2), 251–270.
- Lavor, P., Calvente, A., Versieux, L. M., & Sanmartin, I. (2019). Bayesian spatio-temporal reconstruction reveals rapid diversification and Pleistocene range expansion in the widespread columnar cactus *Pilosocereus*. *Journal of Biogeography*, 46(1), 238–250.
- Lavor, P., Versieux, L. M., & Calvente, A. (2020a). Phylogenetic relationships of *Pilosocereus* (Cactaceae) and taxonomic implications. *PlantNow*, 1(2), 52–70.
- Lavor, P., Pereira, M. A., Pinto, M. P., Versieux, L. M., & Calvente, A. (2020b). Conservation, spatial distribution, and endemism of *Pilosocereus* cacti in xeric environments of the Neotropics. *Journal for Nature Conservation*, 55, 125825.

- Leaché, A. D., Koo, M. S., Spencer, C. L., Papenfuss, T. J., Fisher, R. N., & McGuire, J. A. (2009). Quantifying ecological, morphological, and genetic variation to delimit species in the coast horned lizard species complex (*Phrynosoma*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(30), 12418–12423.
- Mayden, R. L. (1997). A hierarchy of species concepts: The denouement in the saga of the species problem. En M.F. Claridge, H.A. Dawah, & M.R. Wilson (Eds.), *Species: The units of biodiversity* (pp. 381–424). Chapman & Hall.
- Perez, M. F., Bonatelli, I. A. S., Romeiro-Brito, M., Franco, F. F., Taylor, N. P., Zappi, D. C., & Moraes, E. M. (2022). Coalescent-based species delimitation meets deep learning: Insights from a highly fragmented cactus system. *Molecular Ecology Resources*, *22*(3), 1016–1028.
- Rannala, B., & Yang, Z. (2020). Species delimitation. En C. Scornavacca, F. Delsuc, & N. Galtier (Eds.), *Phylogenetics in the genomic era* (pp. 5.5:1–5.5:18). Hyper Articles en Ligne (HAL).
- Richards, R. A. (2010). *The species problem: A philosophical analysis*. Cambridge University Press.
- Shaffer, H. B., & Thomson, R. C. (2007). Delimiting species in recent radiations. *Systematic Biology*, *56*(6), 896–906.
- Sigwart, J. D. (2018). *What species mean: A user's guide to the units of biodiversity*. CRC Press.
- Sites, J. W., & Marshall, J. C. (2004). Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, *35*(1), 199–227.
- Stamos, D. N. (2003). *The species problem: Biological species, ontology, and the metaphysics of biology*. Lexington Books.
- Su, X., Wu, G., Li, L., & Liu, J. (2015). Species delimitation in plants using the Qinghai – Tibet Plateau endemic *Orinus* (Poaceae: Tridentinae) as an example. *Annals of Botany*, *116*(1), 35–48.
- Tobias, J. A., Seddon, N., Spottiswoode, C. N., Pilgrim, J. D., Fishpool, L. D. C., & Collar, N. J. (2010). Quantitative criteria for species delimitation. *Ibis*, *152*(4), 724–746.
- Véliz, M. (2008). *Las cactáceas de Guatemala*. Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Wiens, J. J. (2007). Species delimitation: New approaches for discovering diversity. *Systematic Biology*, *56*(6), 875–878.

- Wilkins, J. S. (2018). *Species: The evolution of the idea* (2nd ed.). CRC Press.
- Will, K. W., Mishler, B. D., & Wheeler, Q. D. (2005). The perils of DNA barcoding and the need for integrative taxonomy. *Systematic Biology*, 54(5), 844–851.
- Zachos, F. E. (2016). *Species concepts in biology: Historical development, theoretical foundations and practical relevance*. Springer.
- Zappi, D. C. (1994). *Pilosocereus* (Cactaceae): The genus in Brazil. *Succulent Plant Research*, 3, 1–160.

CAPÍTULO I

Daniel Franco-Estrada, Duniel Barrios, Cristian R. Cervantes, Xochitl

Granados-Aguilar & Salvador Arias (2022)

Phylogenetic and morphological analyses of *Pilosocereus leucocephalus* group s.s. (Cactaceae) reveal new taxonomical implications

Journal of Plant Research 135(3): 423–442

RESUMEN. *Pilosocereus* es uno de los géneros más relevantes de la familia Cactaceae en cuanto al número de especies y por su amplio rango geográfico en América. Dentro de *Pilosocereus*, se han reconocido cinco grupos taxonómicos informales, uno de ellos es el grupo *P. leucocephalus* s.s., cuyas relaciones filogenéticas siguen sin resolverse. Por lo tanto, nuestros objetivos son reconocer la circunscripción de las especies del grupo *P. leucocephalus* s.s. y corroborar la monofilia y las relaciones filogenéticas de este grupo mediante un conjunto de caracteres morfológicos y moleculares. Este estudio se basa en un muestreo representativo a lo largo de la distribución geográfica de este grupo en México y América Central utilizando análisis multivariados y filogenéticos. Los caracteres morfológicos que se encontraron como relevantes para el reconocimiento de las especies y la formación de grupos son el diámetro de la rama, la longitud de la aréola, la relación longitud-ancho de la aréola, la distancia entre las aréolas, la longitud de la espina radial más larga, y los colores de la rama y las espinas. Los marcadores del cloroplasto rpl16, trnL-trnF y petL-psbE y el marcador nuclear AT1G18270 apoyan la monofilia del grupo *P. leucocephalus* s.s., y se sugieren dos probables sinapomorfías, las cuales incluyen una transversión en rpl16 y otra en petL-psbE. En conjunto, nuestros resultados demuestran que las especies muestreadas del grupo *P. leucocephalus* s.s. constituyen seis especies distribuidas en México y América Central: *P. alensis* y *P. purpusii* en la región occidental, *P. chrysacanthus* y *P. collinsii* en la región central, y *P. gaumeri* y *P. leucocephalus* en la región oriental. Se proporciona una clave taxonómica para las especies reconocidas.

Palabras clave: América Central, análisis filogenético, análisis multivariado, dominio mesoamericano, México, *Pilosocereus*.



Phylogenetic and morphological analyses of *Pilosocereus leucocephalus* group s.s. (Cactaceae) reveal new taxonomical implications

Daniel Franco-Estrada^{1,2} · Daniel Barrios³ · Cristian R. Cervantes^{1,2} · Xochitl Granados-Aguilar^{1,2} · Salvador Arias²

Received: 22 September 2021 / Accepted: 22 February 2022 / Published online: 19 March 2022
© The Author(s) 2022

Abstract

Pilosocereus is one of the Cactaceae family's most relevant genera in terms of the number of species and its wide geographical range in the Americas. Within *Pilosocereus*, five informal taxonomic groups have been recognized, one of which is *P. leucocephalus* group s.s., whose phylogenetic relationships remain unresolved. Therefore, our objectives are to recognize the circumscriptions of the species in *P. leucocephalus* group s.s. and to corroborate the monophyly and phylogenetic relationships of this group through a set of morphological and molecular characters. This study is based on representative sampling along the broad distribution of this group in Mexico and Central America using multivariate and phylogenetic analyses. The morphological characters identified to contribute to species recognition and group formation are branch diameter, areole length, the areole length-width ratio, the distance between areoles, the length of the longest radial spine, and branch and spines colors. The chloroplast markers *rpl16*, *trnL-trnF*, and *petL-psbE* and the nuclear marker *AT1G18270* support the monophyly of the *P. leucocephalus* group s.s., and two probable synapomorphies are suggested, including one transversion in *rpl16* and another in *petL-psbE*. Together, our results demonstrate that sampled species of *P. leucocephalus* group s.s. encompass six species distributed in Mexico and Central America: *P. alensis* and *P. purpusii* in the western region, *P. chrysacanthus* and *P. collinsii* in the central region, and *P. gaumeri* and *P. leucocephalus* in the eastern region. A taxonomic key to recognized species is provided.

Keywords Central America · Mesoamerican dominion · Mexico · Multivariate analysis · Phylogenetic analysis · *Pilosocereus*

Introduction

One of the main concerns of biology is to know the species diversity and to understand the limits between them. To know species limits is of great relevance because species represent the fundamental unit of study in multiple biological areas including ecology, population genetics, phylogenetic systematics, and botany among others (Duminil and Di Michele 2009; Su et al. 2015; Valencia-A 2020). In plants, there are many cases that use molecular and morphological evidence to know the boundaries between species complexes, for example, *Agave* L. (Asparagaceae) (Rivera-Lugo et al. 2018), *Crataegus* L. (Rosaceae) (Piedra-malagón et al. 2016), *Epidendrum* L. (Orchidaceae) (Pessoa et al. 2012), *Medicago* L. (Leguminosae) (Chen et al. 2021), *Orinus* Hitchc. (Poaceae) (Su et al. 2015), *Quercus* L. (Fagaceae)

✉ Daniel Franco-Estrada
daniel.franco@st.ib.unam.mx

✉ Salvador Arias
sarias@ib.unam.mx

¹ Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510 Mexico City, Mexico

² Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Tercer Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510 Mexico City, Mexico

³ Grupo de Ecología y Conservación, Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana, Carretera El Rocio km 3½, Calabazar, Boyeros, 19 230 Havana, Cuba

(Valencia-A 2020), and *Stenocereus* (A. Berger) Riccob. (Cactaceae) (Alvarado-Sizzo et al. 2018).

A species complex is recognized as a group of closely related species in which interspecific boundaries are unclear and are often composed of recently diverged lineages (Pinheiro et al. 2018). This occurs in the *Pilosocereus aurisetus* complex where recognition of divergent lineages using molecular markers don't correspond precisely to the traditionally recognized species (Moraes et al. 2012). Another case, in the *Stenocereus griseus* complex, showed some genetic, ecological, and morphological differences among species (Alvarado-Sizzo et al. 2018). In most cases of species complexes, a single method may not be enough to detect the divergence of lineages. This is more difficult among recently formed species (de Queiroz 1998). Therefore, different methods and data from multiple sources increase the power to detect early stages of divergence, improving further attempts to delimitate species complexes (Leaché et al. 2009; Pinheiro et al. 2018).

In Cactaceae, there are many species complexes, probably due to variable morphological traits like the number of ribs or spines, the flower color or the size of the stems and the multiple growth forms such as the globular and globose-depressed, cylindrical, articulated or columnar (Anderson 2001; Hunt et al. 2006; Korotkova et al. 2021; Vázquez-Sánchez et al. 2012). Most of the species with a columnar growth form are members of the tribes Cereeae, Echinocereeae, and Browningieae (Anderson 2001; Hunt et al. 2006). In Cereeae, *Pilosocereus* Byles & G.D.Rowley is one of the genera with the widest distribution in the Americas compared to the remaining 13 genera of this tribe, which are restricted mostly to eastern South America (Barthlott et al. 2015; Hunt et al. 2006). Furthermore, *Pilosocereus* stands out in Cactaceae as a genus with a high number of species with 42 to 50 species (Calvente et al. 2016; Franck et al. 2019; Hunt et al. 2006).

Pilosocereus is defined as a tropical genus with a shrubby to treelike habit measuring up to 10 m tall, with species presenting abundant woolly flowering areoles near the apex of the branches. Although its name is derived (*pilosus* = hairy) from this latter feature, it is absent in several species, and the fruit morphology (a depressed globose, dehiscence by irregular lateral or central slits) remains the most prominent diagnostic feature (Zappi 1994). The flowers have nocturnal anthesis, nearly naked pericarpels and receptacular tubes, and few small scales and fruits with seeds measuring 1.2 to 2.5 mm long (Anderson 2001; Hunt et al. 2006; Zappi 1994). Based on a complete taxonomic revision focused on the native species of Brazil carried out by Zappi (1994), two subgenera have been recognized: *Gou-nellea* Zappi (two species), which was recently elevated to genus with the name *Xiquexique* Lavour, Calvente & Versieux (Lavour et al. 2020), and *Pilosocereus* (ca. 40 species), both

of which are recognized based on different branching patterns (branching candelabriforms/erect or only at the base) and their fruit morphology (floral remnants not deeply embedded in the fruit apex, circular insertion points/floral remnants deeply embedded in the fruit apex, linear insertion points, respectively). The subgenus *Pilosocereus* includes five informal taxonomic groups based on habit, floral and spine morphology, and geographical distribution patterns (Hunt et al. 2006; Zappi 1994). One of these is the *P. leucocephalus* group, which broadly in *sensu lato* (*s.l.*) includes 13 species; *P. fulvilanatus*, *P. magnificus*, *P. pachycladus*, and *P. ulei* in Brazil, *P. lanuginosus*, *P. polygonus*, and *P. royenii* in the Caribbean and northern South America, and *P. alensis*, *P. chrysacanthus*, *P. collinsii*, *P. leucocephalus*, *P. purpusii*, and *P. quadricentralis* in Mexico and Central America (Table 1).

Regarding the infrageneric classification of *Pilosocereus* (Zappi 1994), recent phylogenetic analysis did not support this classification, although a clade including *P. leucocephalus* and six other species native to Mexico and Central America was strongly supported (Calvente et al. 2016), which we refer to here as the *P. leucocephalus* group *sensu stricto* (*s.s.*) (*sensu* Calvente et al. 2016). Subsequent phylogenetic studies including all species of the *P. leucocephalus* group *s.s.* obtained similar results, but *P. lanuginosus* and *P. polygonus* were recovered as members of this group and closely related to *P. chrysacanthus* and *P. quadricentralis* (Lavour et al. 2018, 2020). Nevertheless, the phylogenetic relationships within species of this group remain unknown mainly due to the lack of a wider sampling of taxa from Mexico and Central America.

Over time, there have been discrepancies in the number of recognized species inside the *P. leucocephalus* group *s.s.*, ranging from seven to eleven species (Byles and Rowley 1957; Hunt et al. 2006), with notable controversies on the recognition of *P. collinsii*, *P. cometes*, and *P. gaumeri*, suggesting *P. collinsii* as a synonym of *P. purpusii*, *P. cometes* of *P. leucocephalus*, and *P. gaumeri* of *P. royenii* (Anderson 2001; Hunt et al. 2006; Zappi 1994). As a consequence of these uncertain interspecific boundaries, there is also confusion in recognizing their geographical ranges, but the distributional pattern of this group is well known, extending from the eastern and western coasts of Mexico to Central America (Barthlott et al. 2015; Guzmán et al. 2003; Yetman 2007) (Fig. 1).

Recent studies have expanded the knowledge of *Pilosocereus* species in the Caribbean and northern South America (Calvente et al. 2016; Franck et al. 2019), however, no solid knowledge of systematics inside the *Pilosocereus leucocephalus* group *s.s.* (Calvente et al. 2016) is available. Because we only have the taxonomic contributions made by Byles and Rowley (1957) and the recent phylogenetic study by Calvente et al. (2016), which used a low number

Table 1 Taxa associated to *Pilosocereus leucocephalus* group *s.s.*

Zappi (1994)	Hunt et al. (2006)	Calvente et al. (2016)	Lavor et al. (2018, 2020)
Extra-Brazilian species	<i>P. leucocephalus</i> group <i>s.l.</i>	<i>P. leucocephalus</i> group <i>s.s.</i>	Clade AII; Non-Brazilian species
<i>P. alensis</i>	<i>P. alensis</i>	<i>P. alensis</i>	<i>P. alensis</i>
<i>P. chrysacanthus</i>	<i>P. chrysacanthus</i>	<i>P. chrysacanthus</i>	<i>P. chrysacanthus</i>
	<i>P. collinsii</i>	<i>P. collinsii</i>	<i>P. collinsii</i>
	<i>P. fulvilanatus</i>		
<i>P. lanuginosus</i>	<i>P. lanuginosus</i>		<i>P. lanuginosus</i>
<i>P. leucocephalus</i>	<i>P. leucocephalus</i>	<i>P. leucocephalus</i>	<i>P. leucocephalus</i>
	<i>P. magnificus</i>		
	<i>P. pachycladus</i>		
<i>P. polygonus</i>	<i>P. polygonus</i>		<i>P. polygonus</i>
<i>P. purpusii</i>	<i>P. purpusii</i>	<i>P. purpusii</i>	<i>P. purpusii</i>
<i>P. quadricentralis</i>	<i>P. quadricentralis</i>	<i>P. quadricentralis</i>	<i>P. quadricentralis</i>
<i>P. royenii</i>	<i>P. royenii</i>	<i>P. royenii</i> *	<i>P. royenii</i> *
	<i>P. ulei</i>		

*In this case the correct name is *P. gaumeri* according to Franck et al. (2019)

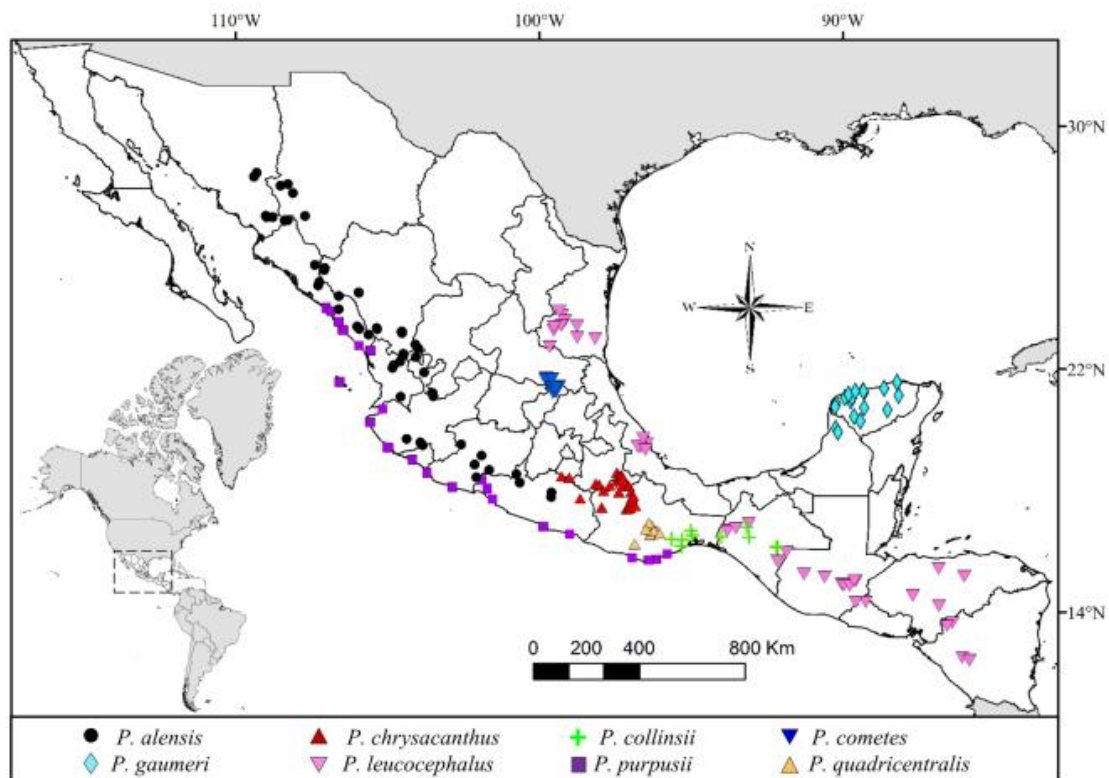


Fig. 1 Geographical distribution of *Pilosocereus leucocephalus* group *s.s.* taxa based on georeferenced specimen records, as considered by Barthlott et al. (2015), Guzmán et al. (2003), and Yetman (2007)

of samples within this group, the need of a broader sampling in this particular group is evident, including the use of morphological and molecular characters to better understand their phylogenetic relationships and species delimitation. Therefore, the objectives of this study are (1) to evaluate the circumscriptions of the species in the *P. leucocephalus* group *s.s.* (Calvente et al. 2016) and (2) to test monophyly and expand knowledge regarding phylogenetic relationships among this group using a set of morphological (vegetative and reproductive) and molecular characters (three plastid and one nuclear markers) as evidence.

Materials and methods

Taxon sampling

The focal group of this study is the recognized species of *Pilosocereus leucocephalus* group *s.s.* (Calvente et al. 2016) from Mexico and Central America—*P. alensis*, *P. chrysacanthus*, *P. collinsii*, *P. cometes*, *P. gaumeri*, *P. leucocephalus*, *P. purpusii*, and *P. quadricentralis*—based on recent taxonomic syntheses (Franck et al. 2019; Guzmán et al. 2003; Hunt et al. 2006) and a phylogenetic study of the genus *Pilosocereus* (Calvente et al. 2016). The geographical distribution of the species of *Pilosocereus leucocephalus* group *s.s.* is shown in Fig. 1. As outgroup for the phylogenetic analysis, we included some species of the Cereeae tribe and *Pilosocereus* species from South America. The functional outgroup is represented by *Browningia hertlingiana* and *Lasiocereus fulvus*, both early-divergent members in expanded Cereeae (BCT clade) (Hernández-Hernández et al. 2011; Lendel 2013).

Data collection from herbaria and field work

For the development of this research, 453 herbarium specimens from Instituto Politécnico Nacional, Durango (CIIDIR), Instituto Politécnico Nacional, Mexico City (ENCB), Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico City (FCME), Herbario del Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C. (HCIAD), Universidad de Guadalajara (IBUG), Universidad Nacional Autónoma de México, Iztacala (IZTA), Herbario Nacional de México, Mexico City (MEXU), Instituto Politécnico Nacional, Oaxaca (OAX), Universidad Autónoma Metropolitana Izta-palapa, Mexico City (UAMIZ), Universidad Autónoma de Tamaulipas (UAT), University of Arizona (ARIZ), Harvard University (GH), The New York Botanical Garden (NY), California Botanic Garden (RSA), Universidad Nacional Autónoma de Honduras (TEFH), and Smithsonian Institution (US) were examined. Subsequently, extensive field work

including all the species recognized in the *P. leucocephalus* group *s.s.* was carried out; a set of specimens was deposited in the Living Collection of the Botanical Garden, Instituto de Biología UNAM, while the voucher specimens were deposited in MEXU. At each collection site, photographs were taken with reference scales for a set of 21 morphological characters, and observations and complementary measurements were performed on the specimens deposited in the Botanical Garden (Table 2, Fig. 2). We created a database using geographic information from herbaria and our field records to construct a map of the geographical distribution of each species in ArcGIS v.10.5 (Fig. 1).

Multivariate analysis

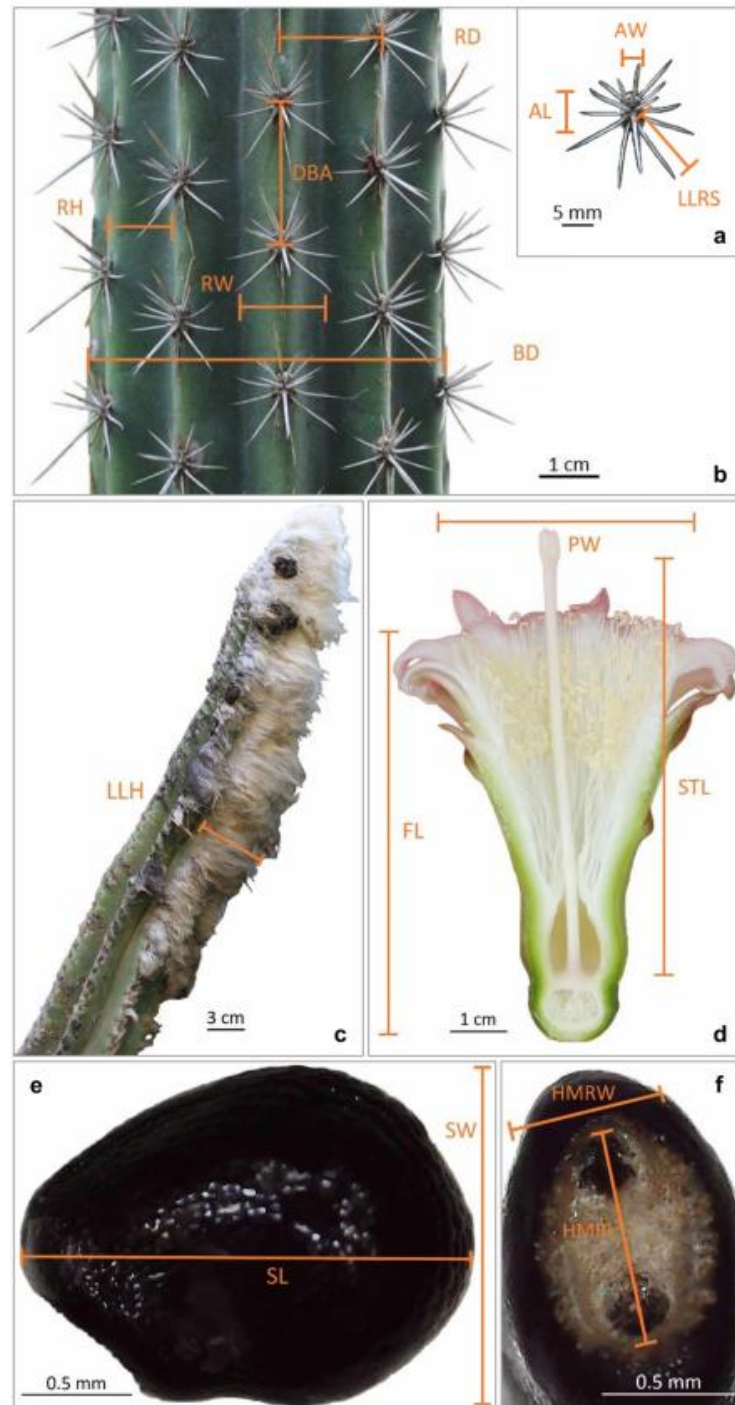
The evaluated morphological characters of mature plants are shown in Table 2, 16 of which were quantitative and five qualitative. The quantitative traits of branches and flowers were measured in the program ImageJ v.1.52a based on our field and greenhouse photographs. For seed measurement, a Celestron Handheld Digital Microscope with the program MicroCapture Pro v.2.4.1 was used. The arithmetic mean of branch characters was obtained by measuring three adult individuals per locality with ten measurement replicates for

Table 2 Quantitative and qualitative morphological characters of *Pilosocereus leucocephalus* group *s.s.* analyzed

Characters
1. Branch diameter (BD)
2. Length of the longest radial spine (LLRS)
3. Rib height (RH)
4. Rib width (RW)
5. Rib distance (RD)
6. Areole length (AL)
7. Areole width (AW)
8. Distance between areoles (DBA)
9. Length of the longest hairs (LLH)
10. Flower length (FL)
11. Perianth width (PW)
12. Style length (STL)
13. Seed length (SL)
14. Seed width (SW)
15. Hilum-micropylar region length (HMRL)
16. Hilum-micropylar region width (HMRW)
17. Habit
18. Areole shape
19. Branch color at the apex
20. Spine color at the branch apex
21. Fertile part disposition

Quantitative characters are shown in Fig. 2 and for more details on the qualitative characters see Appendix S2

Fig. 2 Morphological characters of *Pilosocereus leucocephalus* group *s.s.* analyzed. The abbreviations are defined in Table 2. **a, b)** *P. collinsii* (DFE 67), **c)** *P. leucocephalus* (DFE 60), **d)** *P. collinsii* (DFE 40), and **e, f)** *P. chrysacanthus* (DFE 36)



all samples. A total of 39 localities were sampled to measure branch characters, and for flower and seed characters, we used different sample sizes (Table S1).

Prior to our multivariate analyses, we performed the Royston test in R v.4.0.2 (R Core Team 2013) with the package MVN v.5.8 (Korkmaz et al. 2014) to evaluate whether our data had a multivariate normal distribution. Because our data did not fulfill this assumption, we transformed them into natural logarithm values to improve the distribution and homogenize their variances. Pearson correlation coefficients were calculated for the quantitative characters in R with the package corrplot v.0.84 (Wei and Simko 2017) to identify and exclude strongly correlated characters with a value greater than 0.6 (Akoglu 2018), which could lead to overestimation of the results.

Principal component analyses (PCAs) were carried out to first determine the weights of the characters contributing to the group's formation and to show the similarities between localities and variables as points on a plane, using the function `prcomp` in R. The first PCA was performed using only the measurements of seven vegetative branch traits from 39 localities because the reproductive traits of flower and seed could not be obtained either in the field or in cultivation for all the localities. The second PCA was performed with 13 traits (vegetative and reproductive) from branches, flowers, and seeds for 14 localities.

Furthermore, PCAs were carried out with mixed data (numerical and categorical) to include qualitative characters with taxonomic importance, using the function `PCAmix` in the R package `PCAmixdata` v.4 allowing to perform a PCA of mixed quantitative and qualitative data (Chavent et al. 2017). The merged data table to be analyzed by `PCAmixdata` comprises n localities described by $p1$ numerical variables and $p2$ categorical variables. A mixed PCA was performed with the quantitative (only vegetative) and qualitative traits combined for 39 localities and another PCA mix based on the quantitative (vegetative and reproductive) and qualitative traits combined for 14 localities. The qualitative traits were

habit, areole shape, colors branch at the apex and spine at the branch apex, and fertile part disposition (Table 3).

Finally, linear discriminant analysis (LDA) was performed to evaluate the known group classification a priori. For LDA, the package `MASS` v.7.3 (Ripley et al. 2013) was used in R. Only quantitative data were used in this analysis based on seven vegetative traits from 39 localities.

DNA extraction, amplification, and sequencing

We amplified the chloroplast markers *rpl16*, *trnL-trnF*, and *petL-psbE*, and the nuclear marker *AT1G18270* in 54 individuals of *P. leucocephalus* group *s.s.* from Mexico and Central America. For each locality, we obtained the DNA sequences for one to three individuals (Appendix S1).

Tissue samples from approximately 1-cm³ specimens were silica gel dried, frozen and pulverized for DNA extraction following the CTAB method (Doyle and Doyle 1987) with the modifications reported by Bustamante et al. (2016) to avoid mucilage excess. After extraction, the total genomic DNA was stored at -20 °C. PCRs were performed in volumes of 15 µL using the commercial mix "Platinum Taq" (Invitrogen). The reactions included 1.5 µL (1×) of 10×PCR buffer, 0.3 µL of BSA (0.4 %), 0.3 µL of dNTP mix, 0.2 µL of each primer (10 pmol µL⁻¹), 0.5 µL of MgCl₂ (1.5 µM), 0.075 µL (0.375 units) of Taq DNA polymerase, 0.5–0.7 µL template DNA and water to reach the final volume. The following primers and thermal cycle profiles were used. For the *rpl16* intron, the primers *rpl161F* and *rpl163R* (Hernández-Hernández et al. 2011) with a temperature profile of 94 °C for 5 min; 30 cycles of 94 °C for 1 min, 55 °C for 50 s, and 72 °C for 2 min; and a final extension of 72 °C for 4 min. For the *trnL-trnF* intergenic spacers, we used the primers *c*, *d*, *e*, and *f* (Taberlet et al. 1991) with a temperature profile of 94 °C for 2 min; 29 cycles of 94 °C for 30 s, 52 °C for 30 s, and 72 °C for 1 min; and a final extension of 72 °C for 7 min. For the *petL-psbE* intergenic spacer, we used the primers *petL* and *psbE* (Shaw et al. 2007) with a temperature profile of 94 °C for 2 min; 30 cycles of 94 °C for 1 min, 52 °C for

Table 3 Qualitative character states used in the multivariate analysis of *Pilosocereus leucocephalus* group *s.s.*

Species	Habit	Areole shape	Branch color at the apex	Spine color at the branch apex	Fertile part disposition
<i>P. alensis</i>	Shrubby	Circular	Light blue green	Orange-brown	Continuous
<i>P. chrysacanthus</i>	Treelike	Circular	Light blue green	Yellow	Discontinuous
<i>P. collinsii</i>	Shrubby	Elliptic	Medium green	Dark brown	Discontinuous
<i>P. cometes</i>	Shrubby	Circular	Light blue green	Dark brown	Continuous
<i>P. gaumeri</i>	Treelike	Circular	Light green	Yellow	Discontinuous
<i>P. leucocephalus</i>	Shrubby	Circular	Light blue green	Dark brown	Continuous
<i>P. purpusii</i>	Shrubby	Circular	Medium green	Yellow	Discontinuous
<i>P. quadricentralis</i>	Treelike	Circular	Light blue green	Orange-brown	Discontinuous

30 s, and 72 °C for 1 min; and a final extension of 72 °C for 5 min. For the *ATIG18270* intron, we used the c primers (Granados-Aguilar et al. 2021) with a temperature profile of 94 °C for 2 min; 36 cycles of 94 °C for 32 s, 56.5 °C for 30 s, and 72 °C for 1 min and 10 s; and a final extension of 72 °C for 5 min. Finally, the PCR cleaning and Sanger sequencing was performed at the Laboratorio de Biología Molecular de la Biodiversidad y de la Salud, Instituto de Biología, UNAM.

Sequence edition and alignment

Sequences were assembled in Sequencher v.5.4. Then, matrices were generated for each marker, prealigned with Muscle v.3.8 (Edgar 2004) and manually adjusted in PhyDE v.0.9971 (Müller et al. 2005), and a 156-bp highly variable site (nonalignable) only in the nuclear region was excluded. Insertion and deletion events (indels) were identified and coded according to the simple coding method (Simmons and Ochoterena 2000).

Phylogenetic analyses

To determine if there was incongruence between the chloroplast and nuclear data, we performed in PAUP* v.4.0 (Swoford 2003) an incongruence length difference test (ILD) (Farris et al. 1994). Partitions for each marker were designated and we performed a heuristic search with 1,000 homogeneity replicates. We organized our data into three matrices to carry out phylogenetic analyses. The first matrix includes 74 terminals for three chloroplast markers, the second matrix includes the same terminals for the chloroplast markers plus one nuclear marker, and the third includes 64 terminals for the chloroplast and nuclear markers plus morphological data of the *P. leucocephalus* group *s.s.* (Appendix S2).

Molecular phylogenies were reconstructed using probabilistic methods. For Bayesian inference analysis (BI), five partitions were required: four for DNA and one for indels. For DNA partitions, the molecular model of evolution was estimated using the Bayesian Information Criterion (BIC) as implemented in jModelTest v.2.1 (Darriba et al. 2012), and for indels partition, a restriction site model was used according to Ronquist et al. (2011). The BI analysis was performed in MrBayes v.3.2 (Ronquist et al. 2012) and consisted of two independent runs of four chains for 10,000,000 generations, sampling one tree each 1,000 generations, and starting with one random tree. In the Markov Chain Monte Carlo (MCMC) search, 25 % of the initial trees were discarded as burn-in, and with the remaining trees, a majority-rule consensus tree with nodal posterior probabilities (PP) was generated. A maximum likelihood analysis (ML) was performed in the chloroplast and chloroplast plus nuclear marker matrices in RAxML v.8.2 (Stamatakis 2014) using

the default model GTR +G model and 10,000 bootstrap support (BS).

A total evidence analysis was performed under maximum parsimony (MP) and BI using molecular and morphological characters. The 16 quantitative morphological characters measured from branches were evaluated by ANOVA followed by the Tukey test to obtain feature intervals for each measured character using the package agricolae v.1.3 (de Mendiburu 2013) in R. Finally, 12 morphological characters were incorporated into the phylogenetic analysis. The MP analysis was performed in PAUP* v.4.0a168 (Swoford 2003) with a heuristic search of 1,000 random addition replicates and tree-bisection-reconnection (TBR) branch swapping and the option MulTrees, and the best score trees among 10 to 40 of the most parsimonious trees were filtered. The MaxTrees option was set at 100,000. Bootstrap analyses were performed using 1,000 replicates with TBR branch swapping and simple addition sequences. The MaxTrees option was set at 1,000 to avoid entrapment in local optima. For BI analysis, the same parameters described above were used with incorporation of the Mk model for morphological characters (Lewis 2001). Trees obtained from phylogenetic analyses were edited in FigTree v.1.4.2 (Rambaut 2014).

Results

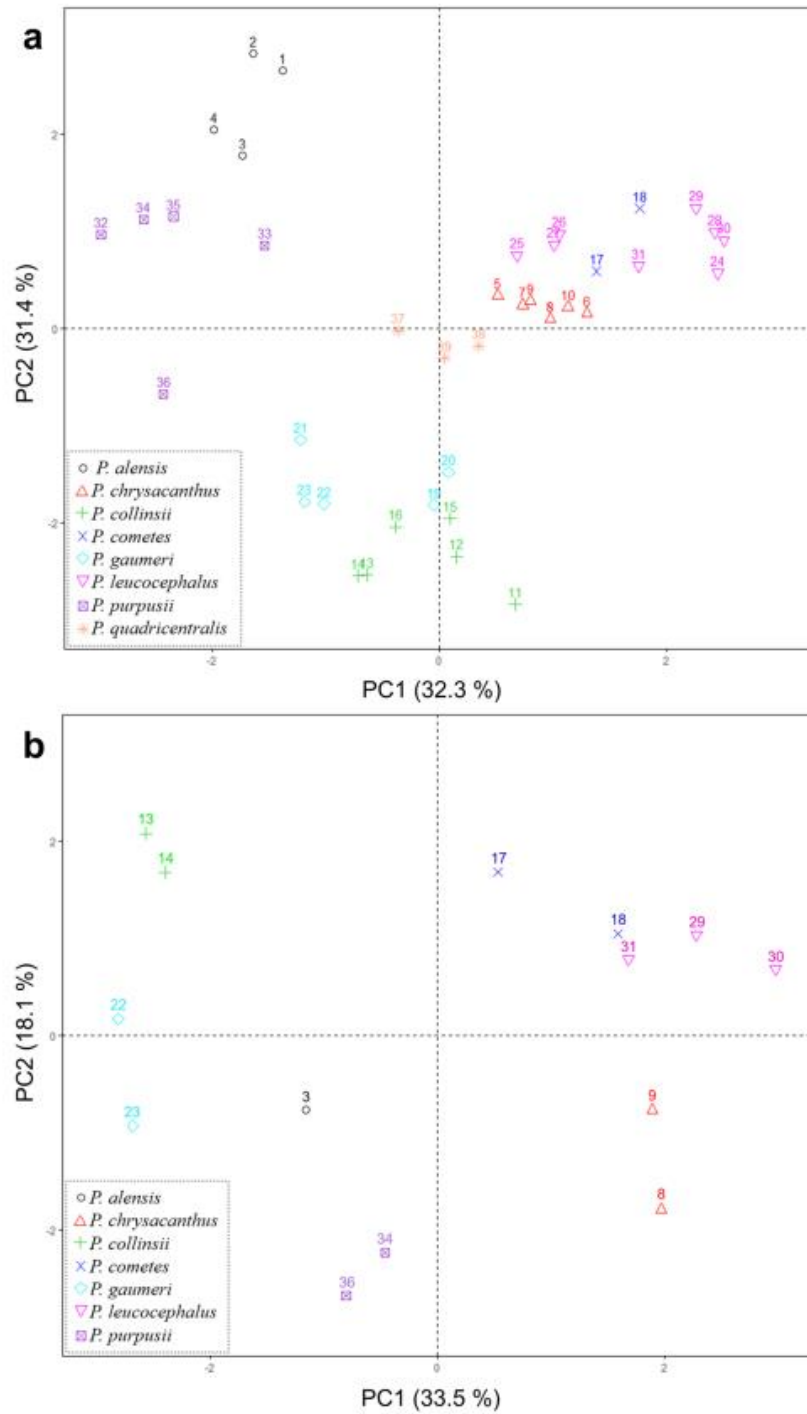
Morphological analysis

The measured morphological characters are detailed in Fig. 2. The following characters were excluded due to their strong correlations with others: branch diameter, rib height, rib width, rib distance, areole length, areole width, flower length, style length, and seed width (Fig. S1). Furthermore, for subsequent analyses, we calculated the rib width-distance, areole length-width, and seed length-width ratios.

We performed a PCA whereby population groups were determined using seven branch traits in 39 localities (Fig. 3a). The first two components explained 63.7 % of the variation. The traits with the highest weights in the first component were the length of the longest radial spine and areole length, while those in the second component were branch diameter and the areole length-width ratio (Table S2). In the PCA performed for 14 localities with 13 traits from branches, flowers, and seeds, we obtained 51.6 % for the explained variation, and we excluded *P. quadricentralis* due to a lack of flowers or seeds by locality (Fig. 3b).

The combined analysis of quantitative and qualitative traits in 39 localities (mixed PCA, Fig. 4a) revealed that the first two components explain 52.9 % of the variation, where the traits with the highest weights on the first component were the branch diameter, fertile part distribution, and branch color at the apex, while for the second component,

Fig. 3 Scatter plots of the principal component analysis (PCA) of quantitative characters in *Pilosocereus leucocephalus* group *s.s.* **a)** PCA based on seven quantitative characters in specimens from 39 localities and **b)** PCA based on the vegetative and reproductive characters of 13 quantitative variables in specimens from 14 localities. Numbers refer to the ID of Table S1



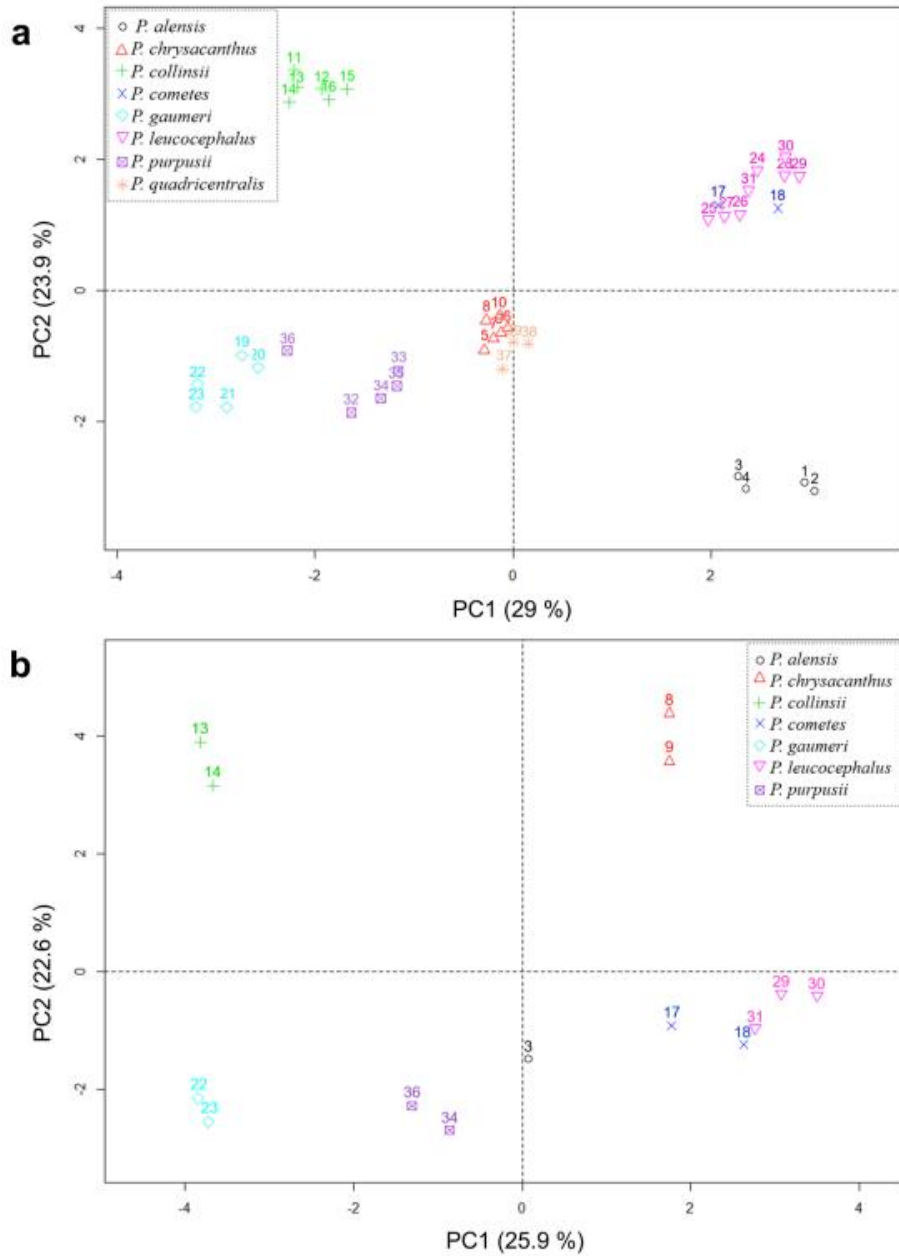


Fig. 4 Scatter plots of the principal component analysis of mixed data (PCA mix) for quantitative and qualitative characters of *Pilosocereus leucocephalus* group s.s. **a)** PCA mix based on seven quantitative characters and five qualitative characters in specimens from 39 locali-

ties and **b)** PCA based on the vegetative and reproductive characters of 13 quantitative and five qualitative variables in specimens from 14 localities. Numbers refer to the ID of Table S1

they were the spine color at the branch apex, the distance between areoles, and areole length (Table S3). In the mixed PCA performed for 14 localities using 13 quantitative traits from branches, flowers, and seeds plus five qualitative traits, we obtained a similar result to the analysis of the 39 localities which form six species groups (Fig. 4b). The qualitative character states are shown in Table 3.

The results derived from the LDA revealed that 100 % of *P. alensis*, *P. chrysacanthus*, *P. collinsii*, *P. gaumeri*, and *P. purpusii* individuals were correctly assigned and therefore classified in their own species, while only 91.6 %, 88.8 %, and 33.3 % of *P. leucocephalus*, *P. quadricentralis*, and *P. cometes* individuals were correctly assigned, respectively (Table 4). The characters that best discriminate between the species of *P. leucocephalus* group *s.s.* are areole length-width ratio, areole length, branch diameter, and distance between areoles (Table S4).

Phylogenetic analyses

Phylogenetic analyses included 74 terminals with 263 sequences, 237 of which were new sequences, while 26 were sequences from GenBank, mainly from the previous work of Calvente et al. (2016) and Schlumpberger and Renner (2012) (Appendix S1). According to the ILD test, no significant incongruence was found between the plastid and nuclear data ($P=0.49$), thus all markers were concatenated and analyzed combined. The concatenate matrix with all markers consisted of 3,265 nucleotides and 19 indels, 83 of which were informative (2.54 %), with a greater number of informative characters in *rpl16* (27). Finally, the 19 indels mainly included insertions and deletions with only one inversion. Data of molecular evolution models for each marker and the concatenate matrix as well as the number of indels are shown in Table S5.

Our results in the analysis performed under BI and ML were highly congruent, the Bayesian majority-rule

consensus tree in Fig. 5 has only plastid markers whereas the tree in Fig. 6 also includes a nuclear gene. The genus *Pilosocereus* is recovered as monophyletic with high to moderate support (Fig. 5; 1 PP/75 % BS). Within *Pilosocereus*, two main clades can be recognized—one with the species included from Brazil: *P. aureispinus*, *P. pachycladus*, and *P. vilaboensis* (Fig. 5; 0.68 PP/– BS); and the second with all species from Mexico and Central America highlighted as *P. leucocephalus* group *s.s.*, which are closely related to *P. brooksianus*, *P. millspaughii*, and *P. robinii* from the Caribbean and to *P. moritzianus* from northern South America (Fig. 5; 0.54 PP/87 % BS). *P. leucocephalus* group *s.s.* is monophyletic with high to low support (Fig. 5; 1 PP/66 % BS). This clade includes 54 terminals and within this were recovered at species level three clades: *P. alensis* (Fig. 5; 0.58 PP/89 % BS), *P. gaumeri* (Fig. 5; 0.7 PP/67 % BS), and *P. purpusii* (Fig. 5; 1 PP/73 % BS).

The majority-rule consensus tree for three plastid markers and one nuclear marker showed similar results to those obtained with only plastid markers. *P. leucocephalus* group *s.s.* is monophyletic with high support in BI (Fig. 6; 0.98 PP/– BS), and within this clade, only *P. purpusii* is recovered as monophyletic with high to moderate support (Fig. 6; 1 PP/77 % BS). In the analyses performed with only plastid markers and plastid plus nuclear markers, within the *P. leucocephalus* group *s.s.*, *P. chrysacanthus*, *P. collinsii*, *P. cometes*, *P. leucocephalus*, and *P. quadricentralis* were not recovered as monophyletic.

For the total evidence analysis using molecular and morphological characters, *P. leucocephalus* group *s.s.* was recovered with high support only in the Bayesian analysis (Fig. 7; 0.91 PP). Within this group, six clades at the species level were recovered with *P. cometes* nested in *P. leucocephalus* as well as *P. chrysacanthus* and *P. quadricentralis* in the same clade. The first clade was integrated by all terminals for *P. leucocephalus* and *P. cometes* (Fig. 7; 0.81 PP) and is sister to the remaining clades. The *P. chrysacanthus*-*P.*

Table 4 Evaluation of taxonomic identification errors under linear discriminant analysis based on seven quantitative characters of *Pilosocereus leucocephalus* group *s.s.* from 39 localities

	<i>P. alensis</i>	<i>P. chrysacanthus</i>	<i>P. collinsii</i>	<i>P. cometes</i>	<i>P. gaumeri</i>	<i>P. leucocephalus</i>	<i>P. purpusii</i>	<i>P. quadricentralis</i>	Total
<i>Pilosocereus alensis</i>	12	0	0	0	0	0	0	0	12/12
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i>	0	18	0	1	0	1	0	1	18/18
<i>Pilosocereus collinsii</i>	0	0	18	0	0	0	0	0	18/18
<i>Pilosocereus cometes</i>	0	0	0	2	0	1	0	0	2/6
<i>Pilosocereus gaumeri</i>	0	0	0	0	15	0	0	0	15/15
<i>Pilosocereus leucocephalus</i>	0	0	0	3	0	22	0	0	22/24
<i>Pilosocereus purpusii</i>	0	0	0	0	0	0	15	0	15/15
<i>Pilosocereus quadricentralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	8	8/9
Percentage	100	100	100	33.3	100	91.6	100	88.8	

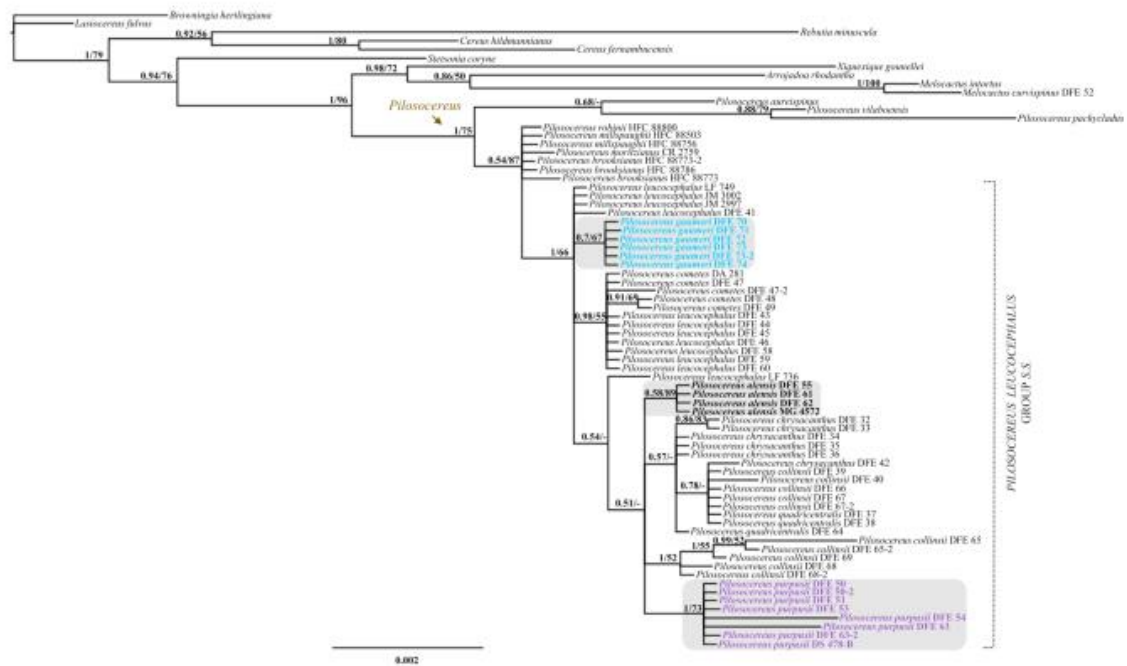


Fig. 5 Majority-rule consensus tree of 15,002 trees resulting from the Bayesian analysis based on the concatenation of three chloroplast DNA markers (*rpl16*, *trnL-trnF*, *petL-psbE*) and indels. The value at the node corresponds to PP/BS from the BI/ML analyses. The dot-

ted line delimits *Pilosocereus leucocephalus* group *s.s.*, and within the group, the names of the species that recover under the criterion of reciprocal monophyly are highlighted

quadricentralis clade (Fig. 7; 51 % BS/0.63 PP) is sister to the clades *P. alensis* (Fig. 7; 92 % BS/87 % JK/1 PP), *P. collinsii* (Fig. 7; 91 % BS/84 % JK/1 PP), *P. gaumeri* (Fig. 7; 63 % BS/63 % JK/0.9 PP), and *P. purpusii* (Fig. 7; 77 % BS/67 % JK/1 PP), which were recovered as monophyletic. The relationships between species do not have support. Last, for the *P. leucocephalus* group *s.s.*, two putative synapomorphies can be recognized, including a transversion in *rpl16* (T→A) and another in *petL-psbE* (C→G). At a more inclusive level, we recognized only autapomorphies in four species: for *P. alensis*, the long hairs (7–12 cm) and a deletion of 22 bp in *trnL-trnF*; for *P. purpusii*, an insertion of 4 bp in *trnL-trnF* and a transversion in *petL-psbE* (C→A); for *P. gaumeri*, an insertion of 7 bp in *rpl16*; and in *P. collinsii*, the areole length-width ratio and elliptical areoles.

Discussion

Recognition of species with morphological attributes

Based on our results, six species are recognized as having the following combinations of characters. 1) *P. alensis* is

characterized by shrubby habit with small areoles (2–3 mm), orange-brown spines, long hairs (7–15 cm), and large seeds (approximately 2.5 mm long). It is distributed in western Mexico, from Sonora to Jalisco. 2) *P. chrysacanthus* comprises treelike habit with branches measuring 7.5–12 cm in diameter, usually yellow spines, short hairs (2.5–5 cm) and flowers measuring 6 to 10 cm long. It is distributed in southern Mexico in Guerrero, Morelos, Oaxaca, and Puebla. 3) *P. collinsii* includes shrubby habit with elliptical areoles, a distance between areoles of 1.7–2.2 cm and dark brown spines. It is distributed in southern Mexico in Chiapas, Guerrero, and Oaxaca. 4) *P. gaumeri* presents treelike habit with branches measuring 4.1–5.2 cm in diameter, light green branches, and noticeably short hairs (1.7–2.3 cm). It is distributed in southeastern Mexico, in Campeche and Yucatán. 5) *P. leucocephalus* presents shrubby and treelike habit, usually shrubs, with branches measuring 9 to 14 cm in diameter, high ribs (1.8–3.5 cm), and hairs of 4 to 8 cm in length. It is distributed from eastern Mexico (Chiapas, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, and Veracruz) to Central America (El Salvador, Guatemala, Honduras, and Nicaragua). 6) *P. purpusii* is characterized by shrubby habit with branches measuring 6 to 9 cm in diameter, low ribs (7–16 mm), areole lengths of approximately 3 mm, and yellow spines. It

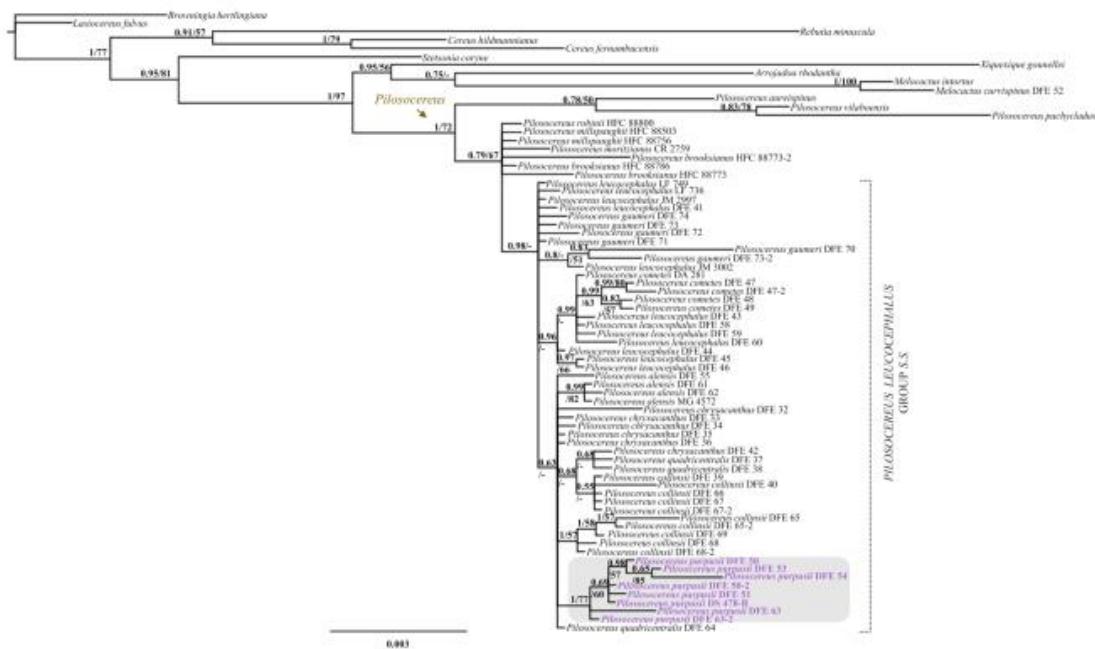


Fig. 6 Majority-rule consensus tree of 15,002 trees resulting from the Bayesian analysis based on the concatenation of three chloroplast DNA markers (*rpl16*, *trnL-trnF*, *petL-psbE*), indels, and one nuclear marker (*AT1G18270*). The value at the node corresponds to PP/BS

is distributed in western Mexico, from Sinaloa to Guerrero (see the geographical distribution of all taxa in Fig. 8). For further information, see the taxonomic key after the taxonomic treatment.

For species recognition, *P. collinsii* has been considered synonymous with *P. purpusii* because they share some characters, including a shrubby habit and similar branch diameters, radial spine lengths and rib heights (Anderson 2001; Yetman 2007; Zappi 1994). Our results confirm that they are different species. Based on the PCA, the characters with the highest weights (loadings) contributing to different groups are those associated with the areole, distance between areoles, and colors of spines (Tables 3, 4), and in the LDA, the 18 sampled *P. collinsii* individuals were all correctly classified in this species. Similarly, for *P. purpusii*, the 15 sampled individuals were all correctly classified (Table 4). *P. gaumeri* had previously been designated as synonym for *P. royerii* because they share the treelike habit, yellow spines, and flowers of approximately 7 cm long (Anderson 2001; Barthlott et al. 2015; Hunt et al. 2006; Zappi 1994). However, according to Franck et al. (2019), they are different species considering branching (divergent/ascending to strict), stem thickness (slender/thick), and fruit color (purple/red). Our morphological measurements in *P. gaumeri* which

agree with the diagnostic characters presented by Franck et al. (2019), including the hair length of 1.7 to 2.3 cm for *P. gaumeri* while *P. royerii* has hairs up to 4 cm long. Therefore, these remarkable morphological differences between *P. gaumeri* and *P. royerii* allows us to support them as different species.

On the other hand, previous knowledge of *P. cometes* and *P. leucocephalus* shows that the main difference between them is the length of hairs, which is short (2 cm) in *P. cometes* and long (10 cm) in *P. leucocephalus*, thus considering them to be independent species (Bravo-Hollis 1978; Britton and Rose 1920; Byles and Rowley 1957; Guzmán et al. 2003). However, in this study, we found hair lengths from 4 to 8 cm for both taxa, and the LDA results show that only 2 of 6 *P. cometes* individuals sampled were correctly classified in this species, including an *P. chrysacanthus* individual and three *P. leucocephalus* individuals. Conversely, 22 of 24 sampled *P. leucocephalus* individuals were correctly classified in this species, including one *P. chrysacanthus* individual and one *P. cometes* individual (Table 4). These results support the previous proposal to consider *P. cometes* as a synonym of *P. leucocephalus* (Anderson 2001; Hunt et al. 2006; Zappi 1994). For *P. chrysacanthus* and *P. quadricentralis*, the main differences were yellow spines in *P.*

from the BI/ML analyses. The dotted line delimits *Pilosocereus leucocephalus* group s.s., and within the group, the name of the species that recovers under the criterion of reciprocal monophyly is highlighted

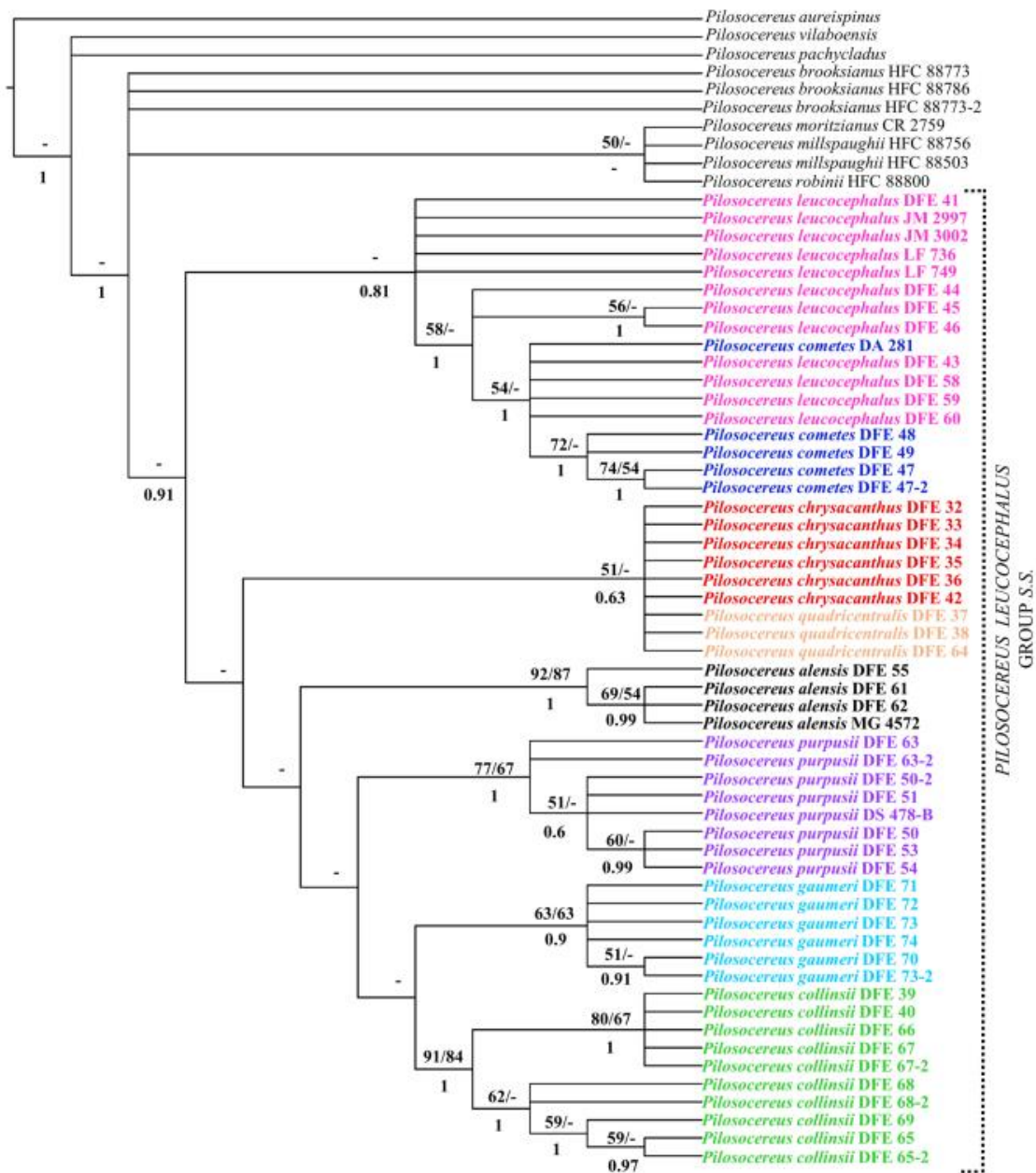


Fig. 7 Strict consensus tree of the 31 most parsimonious trees resulting from the MP analysis based on molecular (*rpl16*, *trnL-trnF*, *petL-psbE*, *AT1G18270*, and indels) and morphological data (five quantitative and seven qualitative characters). The value at the top branches corresponds to BS/JK from the MP analysis, at the bottom branches

corresponds to PP from the IB analysis, and a dash indicates a lack of support. The dotted line delimits *Pilosocereus leucocephalus* group s.s., and the colors of the terminals denote the taxa according to Guzmán et al. (2003)

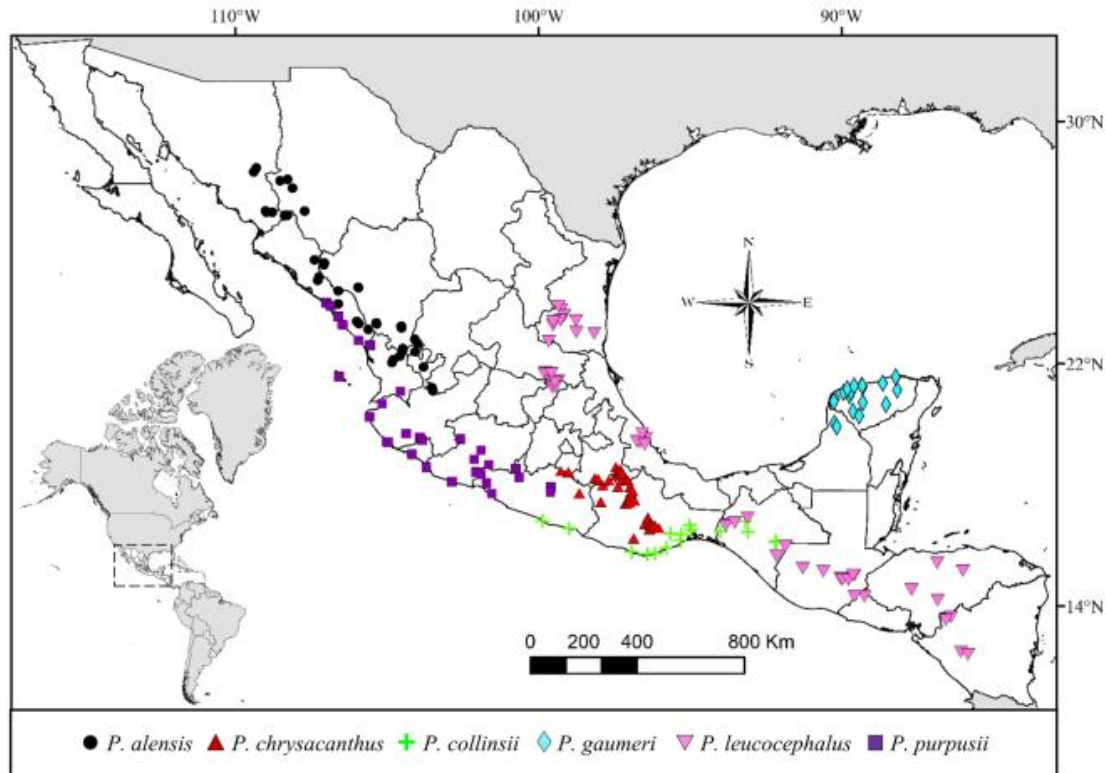


Fig. 8 Geographical distribution of *Pilosocereus leucocephalus* group *s.s.* taxa based on georeferenced specimen records, as considered in this work

chrysacanthus and orange-brown spines in *P. quadricentralis*, without recognition of central spines in *P. chrysacanthus* and up to four spines in *P. quadricentralis*, and the distances between areoles were approximately 1 cm in *P. chrysacanthus* and usually 1.5–1.7 cm in *P. quadricentralis* (Anderson 2001; Bravo-Hollis 1978; Hunt et al. 2006). Nevertheless, based on the results of mixed PCA, no clear distinction was evident between *P. chrysacanthus* and *P. quadricentralis* (Fig. 4a), and the LDA showed that 1 of 9 *P. quadricentralis* individuals was classified as *P. chrysacanthus*, while all the sampled (18) *P. chrysacanthus* individuals were correctly classified in this species (Table 4). Therefore, here, these species are considered a unique entity with shades of yellow to orange-brown coloration in spines, 1–4 central spines on the middle part of mature branches, and a distance between areoles of 1.2 to 2.2 cm, in addition to an areole size of 3.5 to 5.5 mm length and 3 to 5 mm width.

This study reveals that the morphological variation among the species of *Pilosocereus* distributed in Mexico and Central America is very narrow or has overlapping ranges; for example, a diameter of branches between 7.5 and 14.5 cm, a length of longer radial spines between 1 and

2 cm, an areole length from 3.5 to 5.3 mm, and a distance between areoles from 1.3 to 2.3 cm overlap between *P. chrysacanthus* (= *P. quadricentralis*) and *P. leucocephalus* (= *P. cometes*). Nevertheless, the contributions of five qualitative characters with taxonomic importance allowed us to maximize the differences between groups and showed a clear distinction between *P. collinsii* and *P. purpusii* (Fig. 4a). In some groups of Cactaceae, several morphological characters with continuous variation have been recognized between related species, but only some characters offer information to recognize their circumscription at the species level, as in, for example, *Cylindropuntia* (*C. multigeniculata* and *C. whipplei*; Baker 2016), *Echinocereus* (*E. acanthosetus* and *E. pulchellus*; Sánchez et al. 2020), and *Escobaria* (*E. guadalupensis* and *E. sneedii*; Baker and Johnson 2000). Similarly, in the study group, a gradation can be observed for branch diameter and the distance between areoles, but notably, *P. leucocephalus* group *s.s.* species have areas of distribution that do not overlap, namely, they are almost completely allopatric (Fig. 8). Regarding reproductive structures, the seed is revealed as potentially informative because the length of the hilum-micropylar region is among the weightiest

characters in the PCA for species group formation. Future studies on seed morphology may provide more information on its taxonomic value, as has been recognized for other groups of cacti (e.g., *Melocactus*: Lemus-Barrios et al. 2021; *Stenocereus*: Arroyo-Cosultchi et al. 2006).

Monophyly in the *P. leucocephalus* group *s.s.*

Sampled members of *P. leucocephalus* group *s.s.* were recovered in a monophyletic clade with high to low support (Figs. 5–7), with 54 terminals incorporated into the analysis and six clades at the species level distributed in Mexico and Central America (Fig. 8). According to this result, the monophyly of *P. leucocephalus* group *s.s.* reported by Calvente et al. (2016) is corroborated. For this group, two base pairs were recognized as putative synapomorphies, including one in *rpl16* (an A in site 729 from the alignment) and one in *petL-psbE* (a G in site 277 from the alignment), and a combination of morphological characters indicated the taxonomic treatment section.

Based on our results and following the regionalization of the neotropical region (Morrone 2014), the members of *P. leucocephalus* group *s.s.* included in this study are distributed in the Mesoamerican dominion and are suggested to belong to a Mesoamerican clade that is sister to the species from the Caribbean and northern South America included in our analyses, including *P. brooksianus*, *P. millspaughii*, *P. moritzianus*, and *P. robinii sensu* Franck et al. (2019). Previous phylogenetic analyses focused on *Pilosocereus* mainly from South America (Calvente et al. 2016), reported that *P. leucocephalus* group *s.s.* was integrated by *P. alensis*, *P. purpusii*, *P. leucocephalus*, *P. collinsii*, *P. chrysacanthus*, *P. quadricentralis*, and *P. gaumeri* (as *P. royenii*: mistaken name; for more details, see Franck et al. (2019)). In subsequent analyses (Lavor et al. 2020) including more species, a clade integrated by *P. alensis*, *P. chrysacanthus*, *P. collinsii*, *P. gaumeri*, *P. lanuginosus*, *P. leucocephalus*, *P. polygonus*, *P. purpusii*, and *P. quadricentralis* was recovered, which was named a non-Brazilian species clade, and the former name—*P. leucocephalus* group *s.s.*—was omitted. Thus, although our results are in agreement with those of Calvente et al. (2016), the inclusion of a higher number of Caribbean and northern South American species can help to define whether *P. leucocephalus* group *s.s.* recovers as a natural group or is only an artifact of an artificial classification, as observed for the rest of the informal *Pilosocereus* groups (Calvente et al. 2016). Furthermore, wider sampling of non-Brazilian *Pilosocereus* species may help to clarify whether the Mesoamerican clade and the species from the Caribbean and northern South America are sister groups or whether the Mesoamerican clade is nested within the clade AII or non-Brazilian clade (Lavor et al. 2018, 2020).

Interestingly, similar results to those obtained for *P. leucocephalus* group *s.s.* have been recorded in other groups of organisms with wide geographical distribution in the Americas, recognizing monophyletic groups that are distributed in the Mesoamerican dominion. For instance, among plants, Granados et al. (2017) found that in Poales, the genus *Tillandsia* L. subg. *Tillandsia* (which belongs to the clade K in the study with 82 spp.) shows a similar pattern in North and Central America. The same pattern is observed in the genus *Zamia* L. (Cycadales) (Calonje et al. 2019) with a group of 18 species restricted to the Mesoamerican dominion. While in animals, inside the genus *Sturnira* Gray (Chiroptera) the *S. parvidens* lineage from tropical areas of Mexico to northern Costa Rica is closely related to their South American sisters (Hernández-Canchola and León-Paniagua 2017). Similarly, in the genus *Alouatta* Lacépède (Primates) a Mesoamerican clade is strongly supported, comprising *A. palliata* and *A. pigra* (Doyle et al. 2021).

Internal relationships in *P. leucocephalus* group *s.s.*

The monophyly of *P. leucocephalus* group *s.s.* is a corroborated hypothesis, but the interrelationships of its species remain quite ambiguous. For example, in the work of Calvente et al. (2016), the authors report *P. gaumeri* as a sister to the remaining species, whereas in Lavor et al. (2018), *P. gaumeri* and *P. collinsii* are sisters of two clades, one supporting the relationships of *P. leucocephalus* with *P. purpusii* and *P. alensis* and other with *P. chrysacanthus* (= *P. quadricentralis*). In both works, *P. gaumeri* was a basal terminal, and a close relationship was identified between *P. leucocephalus*, *P. purpusii*, and *P. alensis*. A more recent analysis showed basal polytomy in *P. leucocephalus* group *s.s.* (non-Brazilian species) and maintenance of the aforementioned relationships, although an additional terminal of *P. leucocephalus* is a sister to *P. gaumeri* (Lavor et al. 2020). In our study, we were not able to recover the relationships within the group using only molecular markers, but notably, the molecular data are consistent with the morphological recognition of *P. alensis*, *P. gaumeri*, and *P. purpusii*. The problem of the poor resolution of phylogenetic relationships between species is probably associated with the recent divergence of *P. leucocephalus* group *s.s.* (a mean divergence of 0.90 million years with an interval of 1.77–0.31; Lavor et al. 2018), incomplete lineage sorting and/or long generational times. Similar situations occur in other plant groups, such as *Myosotis* (Meudt et al. 2015), *Astragalus* (Bagheri et al. 2017), and *Agave* (Jiménez-Barron et al. 2020), which also show recent diversification, which complicates determination of the phylogenetic relationships between their species.

On the other hand, when jointly analyzing morphological and molecular characters, we found clear recognition of six species and their probable internal relationships within *P.*

leucocephalus group *s.s.* This analysis allows us to infer the lineages *P. alensis*, *P. chrysacanthus* (including *P. quadricentralis*), *P. collinsii*, *P. gaumeri*, *P. leucocephalus* (including *P. cometes*), and *P. purpusii* at the species level. Within *P. leucocephalus* group *s.s.*, the relationships lack support and differ from the results obtained in previous works (Calvente et al. 2016; Lavor et al. 2018, 2020), mainly because we identified *P. leucocephalus* as the sister species to the remaining species constituting the group, and *P. collinsii* appears to be the sister species of *P. gaumeri*.

In conclusion, the group *Pilosocereus leucocephalus s.s.* distributed in Mexico and Central America is supported as a monophyletic group, in which we recognize six species based on morphological and molecular characters. The most important morphological characters that contribute to the formation of groups and in being able to correctly discriminate between certain species are areole length, branch diameter, distance between areoles, and spines colors, for which its potential use in other *Pilosocereus* species is suggested. Regarding molecular characters, only *P. alensis*, *P. gaumeri*, and *P. purpusii* were recovered with reciprocal monophyly using chloroplast markers, although by including a nuclear marker only *P. purpusii* was recovered. Given the uncertainty in the taxonomic circumscription of the closely related species in this group with the previous suggestion of a likely recent divergence, the combination of morphological and molecular characters offers good results in the delimitation of its species and reveals as one same species *P. chrysacanthus* and *P. quadricentralis* as well as *P. cometes* and *P. leucocephalus*, while *P. collinsii* and *P. purpusii* turned out to be distinct species, and *P. gaumeri* closely related to the Mesoamerican species, differing from the Caribbean. For future research, we suggest that other unexplored characters should be evaluated, such as chromosome numbers or anatomical information, and conduct genomic or microsatellite analyses to broaden our knowledge of this rather complex group.

Taxonomic treatment

The *P. leucocephalus* group *s.s.* occurring in Mexico and Central America is characterized here with amendment of the proposal made by Hunt et al. (2006) as follows: shrubby cacti, very rarely treelike, between 3.5 and 10 m high; thick branches, not very woody except at the base, often glaucous, usually 7 to 15 ribs; few to many spines, mostly thick, differentiated into central and radial; weakly differentiated floriferous areoles with long dense tufts of hairs; medium to large flowers with straight tubes, medium to large seeds (rarely small), and smooth and shiny cuticles.

Based on the results of this study, we recognize the following six species in the *P. leucocephalus* group *s.s.*:

1. ***Pilosocereus alensis*** (F.A.C.Weber) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19: 66. 1957. ≡ *Pilocereus alensis* F.A.C.Weber ex Rol.-Goss., Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 11(6): 508 (–509). 1905. ≡ *Cephalocereus alensis* (F.A.C.Weber) Britton & Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 415. 1909. ≡ *Cereus alensis* Vaupel, Monatsschr. Kakteenk. 23: 23, 24, 83. 1913. TYPE: Mexico, Jalisco, Sierra del Alo, near Manzanillo, *L.Diguet s.n.* (holotype: P?; isotypes: US?, RB 00537920!).
2. ***Pilosocereus chrysacanthus*** (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19: 66. 1957. ≡ *Pilocereus chrysacanthus* F.A.C.Weber ex K.Schum., Gesamteschr. Kakt. 178. 1897. ≡ *Cereus chrysacanthus* Orcutt, W. Amer. Sci. 13: 63. 1902. ≡ *Cephalocereus chrysacanthus* Britton & Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 416. 1909. ≡ *Cephalophorus chrysacanthus* (F.A.C.Weber) Boom, Succulenta (Netherlands) 46: 107. 1967. TYPE: Mexico, near Tehuacán, *Weber s.n.* (not preserved). NEOTYPE (designed by Zappi, Succ. Pl. Res. 3: 144. 1994): Mexico, Puebla, Tehuacán, 30 Aug to 08 Sep 1905, *J.N.Rose, J.H.Painter & J.S.Rose 9993* (neotype: US 00170926!; isoneotype: NY 02256593!).
= *Pilocereus tehuacanus* Weing., Z. Sukkulente. 3: 58. 1927. ≡ *Cephalocereus tehuacanus* (Weing.) Borg, Cacti (Borg), ed. 2. 150. 1951. ≡ *Pilosocereus tehuacanus* (Weing.) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19: 69. 1957. TYPE: Mexico, Puebla, Tehuacán area, *C.A.Purpus s.n.*, 1907 (not preserved).
= *Cephalocereus quadricentralis* E.Y.Dawson, Allan Hancock Found. Publ. Occas. Pap. 1: 14, tab. 3, fig. 5. 1948. ≡ *Pilosocereus quadricentralis* (E.Y.Dawson) Backeb., Cactaceae (Backeberg) 4: 2437. 1960. TYPE: Mexico, Oaxaca, east of Oaxaca-Chiapas, Pan-Pacific Highway, 1,000 m, 25 Jan 1947, *E.Y.Dawson 3004* (holotype: AHH 8259). Note: holotype transferred to RSA 0008868!. **Synon. nov.**
3. ***Pilosocereus collinsii*** (Britton & Rose) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19: 66. 1957. ≡ *Cephalocereus collinsii* Britton & Rose, Cactaceae (Britton & Rose) 4: 269, fig. 242. 1923. ≡ *Pilocereus collinsii* (Britton & Rose) F.M.Knuth, Kaktus-ABC [Backeb. & Knuth] 330. 1936. LECTOTYPE (designed by Zappi, Succ. Pl. Res. 3: 150. 1994): Mexico, Oaxaca, Tehuantepec [*O.F.Cook & G.N.Collins s.n.*, 1902] (lectotype: US 00115537!; isolectotypes: NY 00118700!, 00120552!).
4. ***Pilosocereus gaumeri*** (Britton & Rose) Backeb., Cactaceae (Backeberg) 4: 2462. 1960. ≡ *Cephalocereus gaumeri* Britton & Rose, Cactaceae (Britton & Rose) 2: 47. 1920. ≡ *Cereus gaumeri* Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 3: 366. 1930. ≡ *Pilocereus gaumeri*

- (Britton & Rose) F.M.Knuth, Kaktus-ABC [Backeb. & Knuth] 330. 1936. LECTOTYPE (designed by Zappi, Succ. Pl. Res. 3: 151. 1994): Mexico, Yucatán, Progreso, 1918, *G.F.Gaumer 23934* (lectotype: US 00115539!; isolectotypes: NY 00120553!, 00120554!, 00120555!).
5. *Pilosocereus leucocephalus* (Poselg.) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19: 67. 1957. ≡ *Pilocereus leucocephalus* Poselg., Allg. Gartenzeitung (Otto & Dietrich) 21: 126. 1853. ≡ *Cephalocereus leucocephalus* Britton & Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 417. 1909. TYPE: Mexico, Sonora, near Horcasitas, *Poselger* (not preserved). NEOTYPE (designed by Zappi, Succ. Pl. Res. 3: 147. 1994): *E.Palmer 362* (neotype: US 00115543!; isoneotypes: NY 00120557!, CM 1478!, K 000062714!). Note: this neotype designated by Zappi is the type of *Cephalocereus palmeri* (see below).
 = *Cereus cometes* Scheidw., Allg. Gartenzeitung (Otto & Dietrich) 8: 339. 1840. ≡ *Pilocereus cometes* Mittl. ex C.F.Först., Handb. Cacteenk. [Förster] 357. 1846. ≡ *Pilocereus jubatus* Salm-Dyck, Cact. Hort. Dyck. ed. I. 24; Lem. in Rev. Hort. 427. 1862. ≡ *Cephalocereus cometes* Britton & Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 416. 1909. ≡ *Pilosocereus cometes* (Scheidw.) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19: 66. 1957. TYPE: Mexico, [San Luis] Potosí, [*Galeotti?*] (not preserved).
 = *Cephalocereus maxonii* Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 417. 1909. ≡ *Cereus maxonii* Vaupel, Monatsschr. Kakteenk. 23: 23, 26. 1913. ≡ *Pilocereus maxonii* A.Berger, Kakteen (Berger) 345. 1929. ≡ *Pilosocereus maxonii* (Rose) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19: 67. 1957. TYPE: Guatemala, Jalapa, near El Rancho, 4 Apr 1905, *W.R.Maxon & R.H.Hay 3769* (holotype: US 00115542!).
 = *Cephalocereus palmeri* Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 418. 1909. ≡ *Cereus victoriensis* Vaupel, Monatsschr. Kakteenk. 23: 24, 37. 1913. ≡ *Pilocereus palmeri* (Rose) F.M.Knuth, Kaktus-ABC [Backeb. & Knuth] 333. 1936. ≡ *Pilosocereus palmeri* (Rose) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19: 67. 1957. ≡ *Pilosocereus palmeri* var. *victoriensis* (Vaupel) Backeb., Kakteenlexikon 367. 1966. ≡ *Cephalophorus palmeri* (Rose) Boom, Succulenta (Netherlands) 46: 107. 1967. ≡ *Pilosocereus leucocephalus* subsp. *palmeri* (Rose) Scheinvar, Fl. Cactológ. Est. Querétaro 192. 2004. TYPE: Mexico, Tamaulipas, near Victoria, 320 m, 01 May–13 June 1907, *E.Palmer 362* (holotype: US 00115543!; isotypes: NY 00120557!, CM 1478!, K 000062714!).
 = *Cephalocereus sartorianus* Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 419. 1909. ≡ *Cereus sartorianus* (Britton & Rose) Kupper ex A.Berger, Kakteen (Berger) 157. 1929. ≡ *Pilocereus sartorianus* (Britton & Rose) A.Berger, Kakteen (Berger) 345. 1929. ≡ *Pilosocereus sartorianus* (Rose) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19: 69. 1957. ≡ *Pilosocereus palmeri* var. *sartorianus* (Rose) Lodé, Fichier Encycl. Cact. Autres Succ. 19: 1776. 1997. TYPE: Mexico, Veracruz, 1908, *C.A.Purpus s.n.* (holotype: US 00115545!).
6. *Pilosocereus purpusii* (Britton & Rose) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19: 67. 1957. ≡ *Cephalocereus purpusii* Britton & Rose, Cactaceae (Britton & Rose) 2: 56. 1920. ≡ *Pilocereus purpusii* (Britton & Rose) F.M.Knuth, Kaktus-ABC [Backeb. & Knuth] 333. 1936. LECTOTYPE (designed by Zappi, Succ. Pl. Res. 3: 150. 1994): Mexico, Sinaloa, Mazatlán, near the town overlooking the sea, 31 Mar 1910, *J.N.Rose, P.C.Standley & P.G.Russell 13749* (lectotype: US 00115544!; isolectotype: NY 00120558!).
 = *Pilocereus guerreronis* Backeb., Beitr. Sukkulente-nk. Sukkulente-npflege 1: 3. 1941. ≡ *Pilosocereus guerreronis* (Backeb.) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19: 67. 1957. ≡ *Cephalocereus guerreronis* (Backeb.) Buxb., Bot. Stud. 12: 101. 1961. TYPE: Mexico, Guerrero, Cañón del Zopilote, 800 m (not preserved). LECTOTYPE (designed by Zappi, Succ. Pl. Res. 3: 144. 1994): Backeberg, in *ibid.*: 4, photo. 1941.
Synon. nov.
- In previous works, *P. guerreronis* had been assumed to be a local form of the widespread *P. alensis* (Anderson 2001; Hunt et al. 2006), and in some cases had been included in *P. alensis* with a question mark (Korotkova et al. 2021; Zappi 1994). Moreover, its morphological traits of branches and fertile region show differences with respect to *P. alensis*. Herein the name *P. guerreronis* is recognized as a synonym for *P. purpusii* as by examining the protologue of *P. guerreronis* (Backeberg 1941) its description and distribution is more consistent with our recognition of *P. purpusii* by presenting branches of 7 cm diameter, ribs of 14 mm height, distance between areoles of 15 mm, discontinuous fertile region, and whitish flowers.

Species key to *Pilosocereus leucocephalus* group s.s.

1. Branches 7.5–15 cm diameter with the apical region usually bluish green; ribs 1.5–3.5 cm high with width 2–4 cm 2
1. Branches often 5–7 cm diameter with the apical region usually light to dark green; ribs 0.7–1.5 cm high with width 1–2 cm 4
2. Small areoles, length and width 2–3 mm; hairs long 7 to 15 cm long *P. alensis*
2. Large areoles, length and width 3.5–5.5 mm; hairs short 2.5–6.5 cm long 3
3. Treelike; distance between ribs < 4 cm; seeds approximately 1.5 mm long *P. chrysacanthus*
3. Shrubby; distance between ribs > 4 cm; seeds approximately 2.3 mm long *P. leucocephalus*
4. Length of radial spines around 1 cm; distance between areoles < 1.5 cm; length of HMR approximately 0.7 mm *P. purpusii*
4. Length of radial spines around 1.5 cm; distance between areoles > 1.5 cm; length of HMR approximately 0.9–1.0 mm 5
5. Elliptical areole; dark brown spines; hair length 4 cm *P. collinsii*
5. Circular areole; yellow spines; hair length 2 cm *P. gaumeri*

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s10265-022-01384-x>.

Acknowledgments This paper constitutes part of the doctoral research of Daniel Franco Estrada, who thanks the graduate program Doctorado en Ciencias Biológicas, UNAM and acknowledges the scholarships provided by CONACYT. We especially thank Abraham Torres, Arturo Mora Olivo, Daniel Sánchez Carbajal, Germán Carnevali Fernández-Concha, Isaias Escalante, Juan Ismael Calzada, and Martha González Elizondo for supporting the field work during this research and Laura M. Márquez Valdelamar and Nelly María López Ortiz for their support in sequencing (LANABIO, Instituto de Biología, UNAM). We thank Jenny Elizabeth Menjivar Cruz, José Gabriel Cerén López, and Lilian Ferrufino for providing samples and Yolanda Morales for her support in the greenhouse. Alice Calvente, Tania Escalante, and José Luis Villaseñor provided valuable comments on the preliminary version; we also thank the anonymous reviewers and Associate Editors for their relevant suggestions that allowed us to improve this contribution. This work was financially supported by UNAM-DGAPA-PAPIIT <IN208619> to S. A.

Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

References

- Akoglu H (2018) User's guide to correlation coefficients. Turk J Emerg Med 18:91–93. <https://doi.org/10.1016/j.tjem.2018.08.001>
- Alvarado-Sizzo H, Casas A, Parra F, Arreola-Nava HJ, Terrazas T, Sánchez C (2018) Species delimitation in the *Stenocereus griseus*

(Cactaceae) species complex reveals a new species *S. huastecorum*. PLoS ONE 13:e0190385

- Anderson EF (2001) The cactus family. Timber Press, Portland
- Arroyo-Cosultchi G, Terrazas T, Arias S, Arreola-Nava HJ (2006) The systematic significance of seed morphology in *Stenocereus* (Cactaceae). Taxon 55:983–992. <https://doi.org/10.2307/25065693>
- Backeberg C (1941) Die Kakteen des Zopilote-Cañons (Geierschlucht) in Guerrero (Mexico). Beitr Sukkulente Sukkulente Pflege 1:1–7
- Bagheri A, Maassoumi AA, Rahiminejad MR et al (2017) Molecular phylogeny and divergence times of *Astragalus* section *Hymenostegis*: an analysis of a rapidly diversifying species group in Fabaceae. Sci Rep 7:14033. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-14614-3>
- Baker MA (2016) Morphological and cytological analyses in *Cylindropuntia* (Cactaceae): the taxonomic circumscription of *C. echinocarpa*, *C. multigeniculata*, and *C. whipplei*. J Bot Res Inst Tex 10:325–343
- Baker MA, Johnson RA (2000) Morphometric analysis of *Escobaria sneedii* var. *sneedii*, *E. sneedii* var. *leei*, and *E. guadalupensis* (Cactaceae). Syst Bot 25:577–587. <https://doi.org/10.2307/2666722>
- Barthlott W, Burstedde K, Geffert J et al (2015) Biogeography and biodiversity of cacti. Schumannia 7:1–205
- Bravo-Hollis H (1978) Las cactáceas de México. Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Britton NL, Rose JN (1920) The Cactaceae: descriptions and illustrations of plants of the cactus family. The Carnegie Institution of Washington, Washington
- Bustamante E, Búrquez A, Scheinvar E, Eguiarte LE (2016) Population genetic structure of a widespread bat-pollinated columnar cactus. PLoS ONE 11:e0152329. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0152329>
- Byles RS, Rowley GD (1957) *Pilosocereus* Byl. & Rowl. nom. gen. nov. (Cactaceae). Cact Succ J Gr Brit 19:66–67
- Calonje M, Meerow AW, Griffith MP et al (2019) A time-calibrated species tree phylogeny of the New World cycad genus *Zamia* L. (Zamiaceae, Cycadales). Int J Plant Sci 180:286–314. <https://doi.org/10.1086/702642>
- Calvente A, Moraes EM, Lavor P et al (2016) Phylogenetic analyses of *Pilosocereus* (Cactaceae) inferred from plastid and nuclear sequences. Bot J Linn Soc 183:25–38. <https://doi.org/10.1111/boj.12491>
- Chavent M, Kuentz-Simonet V, Labenne A, Saracco J (2017) Multi-variate analysis of mixed data: the R package PCAmixdata. <http://arxiv.org/abs/14114911>

- Chen J, Wu G, Shrestha N et al (2021) Phylogeny and species delimitation of Chinese *Medicago* (Leguminosae) and its relatives based on molecular and morphological evidence. *Front Plant Sci* 11:619799. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.619799>
- Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D (2012) jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nat Methods* 9:772–772. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2109>
- de Mendiburu F (2013) Statistical procedures for agricultural research. Package “agricolae”. CRAN-R. The R Foundation, Vienna
- de Queiroz K (1998) The general lineage concept of species, species criteria, and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations. In: Howard D, Berlocher S (eds) *Endless forms: species and speciation*. Oxford University Press, Oxford, pp 57–75
- Doyle JJ, Doyle JL (1987) A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem Bull* 19:11–15
- Doyle ED, Prates I, Sampaio I et al (2021) Molecular phylogenetic inference of the howler monkey radiation (Primates: *Alouatta*). *Primates* 62:177–188. <https://doi.org/10.1007/s10329-020-00854-x>
- Duminil J, Di Michele M (2009) Plant species delimitation: a comparison of morphological and molecular markers. *Plant Biosyst* 143:528–542. <https://doi.org/10.1080/11263500902722964>
- Edgar RC (2004) Muscle: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Res* 32:1792–1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
- Farris JS, Källersjö M, Kluge AG, Bult C (1994) Testing significance of incongruence. *Cladistics* 10:315–319
- Franck AR, Barrios D, Campbell KCSE et al (2019) Revision of *Pilosocereus* (Cactaceae) in the Caribbean and northern Andean region. *Phytotaxa* 411:129–182. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.411.3.1>
- Granados MC, Granados-Aguilar X, Donadio S et al (2017) Geographic structure in two highly diverse lineages of *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Botany* 95:641–651. <https://doi.org/10.1139/cjb-2016-0250>
- Granados-Aguilar X, Granados MC, Cervantes CR et al (2021) Unraveling reticulate evolution in *Opuntia* (Cactaceae) from southern Mexico. *Front Plant Sci* 11:2168. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.606809>
- Guzmán U, Arias S, Dávila P (2003) Catálogo de cactáceas mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Hernández-Canchola G, León-Paniagua L (2017) Genetic and ecological processes promoting early diversification in the lowland Mesoamerican bat *Sturnira parvidens* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Mol Phylogenet Evol* 114:334–345. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.06.015>
- Hernández-Hernández T, Hernández HM, De-Nova JA et al (2011) Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *Am J Bot* 98:44–61. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000129>
- Hunt D, Taylor N, Charles G (2006) *The new cactus lexicon*. DH Books, Milborne Port
- Jiménez-Barrón O, García-Sandoval R, Magallón S et al (2020) Phylogeny, diversification rate, and divergence time of *Agave sensu lato* (Asparagaceae), a group of recent origin in the process of diversification. *Front Plant Sci* 11:1651. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.536135>
- Korkmaz S, Goksuluk D, Zararsiz G (2014) MVN: an R package for assessing multivariate normality. *R J* 6:151–162. <https://doi.org/10.32614/RJ-2014-031>
- Korotkova N, Aquino D, Arias S et al (2021) Cactaceae at Caryophyllales.org—a dynamic online species-level taxonomic backbone for the family. *Willdenowia* 51:251–270. <https://doi.org/10.3372/wi.51.51208>
- Lavor P, Calvente A, Versieux LM, Sanmartin I (2018) Bayesian spatio-temporal reconstruction reveals rapid diversification and Pleistocene range expansion in the widespread columnar cactus *Pilosocereus*. *J Biogeogr* 46:238–250. <https://doi.org/10.1111/jbi.13481>
- Lavor P, Versieux LM, Calvente A (2020) Phylogenetic relationships of *Pilosocereus* (Cactaceae) and taxonomic implications. *Plant-Now* 1:52–70. <https://doi.org/10.6084/m9.figshare.12895124>
- Leaché AD, Koo MS, Spencer CL, Papenfuss TJ, Fisher RN, McGuire JA (2009) Quantifying ecological, morphological, and genetic variation to delimit species in the coast horned lizard species complex (*Phrynosoma*). *Proc Natl Acad Sci* 106:12418–12423
- Lemus-Barríos H, Barrios D, García-Beltrán JA et al (2021) Taxonomic implications of seed morphology in *Melocactus* (Cactaceae) from Cuba. *Willdenowia* 51:91–113. <https://doi.org/10.3372/wi.51.51108>
- Lendel A (2013) South American cacti in time and space: studies on the diversification of the tribe Cereeae, with particular focus on subtribe Trichocereinae (Cactaceae). Dissertation, Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Zürich
- Lewis PO (2001) A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Syst Biol* 50:913–925. <https://doi.org/10.1080/106351501753462876>
- Meudt HM, Prebble JM, Lehnbach CA (2015) Native New Zealand forget-me-nots (*Myosotis*, Boraginaceae) comprise a Pleistocene species radiation with very low genetic divergence. *Plant Syst Evol* 301:1455–1471. <https://doi.org/10.1007/s00606-014-1166-x>
- Moraes E, Perez M, Téo M, Zappi D, Taylor N, Machado M (2012) Cross-species amplification of microsatellites reveals incongruence in the molecular variation and taxonomic limits of the *Pilosocereus aurisetus* group (Cactaceae). *Genetica* 140:277–285. <https://doi.org/10.1007/s10709-012-9678-1>
- Morrone JJ (2014) Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782:1–110. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3782.1.1>
- Müller J, Müller K, Quandt D, Neinhuis C (2005) PhyDE, phylogenetic data editor v.0.995. <http://www.phyde.de/>. Accessed 28 Jul 2020
- Pessoa EM, Alves M, Alves-Araújo A, Palma-Silva C, Pinheiro F (2012) Integrating different tools to disentangle species complexes: a case study in *Epidendrum* (Orchidaceae). *Taxon* 61:721–734. <https://doi.org/10.1002/tax.614002>
- Piedra-malagón EM, Albarrán-lara AL, Rull J, Piñero D, Sosa V (2016) Using multiple sources of characters to delimit species in the genus *Crataegus* (Rosaceae): the case of the *Crataegus rosei* complex. *Syst Biodivers* 14:244–260. <https://doi.org/10.1080/14722000.2015.1117027>
- Pinheiro F, Dantas-Queiroz MV, Palma-Silva C (2018) Plant species complexes as models to understand speciation and evolution: a review of South American studies. *Crit Rev Plant Sci* 37:54–80
- R Core Team (2013) R: a language and environment for statistical computing. <http://www.r-project.org/>. Accessed 29 Nov 2019
- Rambaut A (2014) FigTree. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>. Accessed 28 Jul 2020
- Ripley B, Venables B, Bates DM et al (2013) Package “MASS”. CRAN-R. The R Foundation, Vienna
- Rivera-Lugo M, García-Mendoza A, Simpson J, Solano E, Gil-Vega K (2018) Taxonomic implications of the morphological and genetic variation of cultivated and domesticated populations of the *Agave angustifolia* complex (Agavoideae, Asparagaceae) in Oaxaca, Mexico. *Plant Syst Evol* 304:969–979. <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1525-0>
- Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P et al (2012) MrBayes 3.2: efficient bayesian phylogenetic inference and model choice

- across a large model space. *Syst Biol* 61:539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Ronquist F, Huelsenbeck J, Teslenko M (2011) MrBayes version 3.2 manual: tutorials and model summaries. <http://nbsiweben.github.io/MrBayes/manual.html>. Accessed 28 Jul 2020
- Sánchez D, Gómez-Quintero D, Vargas-Ponce O et al (2020) Species delimitation in the *Echinocereus pulchellus* complex (Cactaceae). *Brittonia* 72:433–452. <https://doi.org/10.1007/s12228-020-09632-x>
- Schlumpberger BO, Renner SS (2012) Molecular phylogenetics of *Echinopsis* (Cactaceae): polyphyly at all levels and convergent evolution of pollination modes and growth forms. *Am J Bot* 99:1335–1349. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100288>
- Shaw J, Lickey EB, Schilling EE, Small RL (2007) Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *Am J Bot* 94:275–288. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.3.275>
- Simmons MP, Ochoterena H (2000) Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Syst Biol* 49:369–381. <https://doi.org/10.1093/sysbio/49.2.369>
- Stamatakis A (2014) RAxML version 8: a tool for phylogenetic analysis and post-analysis of large phylogenies. *Bioinformatics* 30:1312–1313. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu033>
- Su X, Wu G, Li L, Liu J (2015) Species delimitation in plants using the Qinghai-Tibet Plateau endemic *Orinus* (Poaceae: Tridentinae) as an example. *Ann Bot* 116:35–48. <https://doi.org/10.1093/aob/mcv062>
- Swofford DL (2003) PAUP*: phylogenetic analysis using parsimony (* and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland
- Taberlet P, Gielly L, Pautou G, Bouvet J (1991) Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Mol Biol* 17:1105–1109. <https://doi.org/10.1007/BF00037152>
- Valencia-A S (2020) Species delimitation in the genus *Quercus* (Fagaceae). *Bot Sci* 99:1–12. <https://doi.org/10.17129/botsci.2658>
- Vázquez-Sánchez M, Terrazas T, Arias S (2012) El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cactaceae (Cactaceae, Cactoideae). *Bot Sci* 90:97–108
- Wei T, Simko V (2017) Package “corrplot”: visualization of a correlation matrix. CRAN-R. The R Foundation, Vienna
- Yetman D (2007) The great cacti: ethnobotany and biogeography. University of Arizona Press, Tucson
- Zappi DC (1994) *Pilosocereus* (Cactaceae): the genus in Brazil. *Suc Plant Res* 3:1–160

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.

CAPÍTULO II

Daniel Franco-Estrada, Enrique Ortiz, José Luis Villaseñor & Salvador Arias
(2022)

Species distribution modelling and predictor variables for species distribution and niche preferences of *Pilosocereus* *leucocephalus* group s.s. (Cactaceae)

Systematics and Biodiversity 20(1): 2128928





RESUMEN. La modelación del nicho ecológico es útil para estimar los requerimientos ambientales de las especies y con base en esta modelación permite estimar sus áreas de distribución geográfica. Para la mayoría de las cactáceas, la modelación de los nichos ecológicos y las comparaciones entre especies solo se han realizado para un conjunto de variables principalmente asociadas con la temperatura y la precipitación. Con el fin de ampliar los predictores ambientales, además de las variables climáticas, se utilizaron variables topográficas y edáficas. Los objetivos de este estudio fueron determinar qué factores ambientales influyen en la distribución geográfica de las especies del grupo *P. leucocephalus* s.s. de México y América Central, así como construir modelos de distribución de especies y evaluar si las especies tienen preferencias climáticas diferentes. Con base en la modelación del nicho ecológico, las principales variables ambientales que contribuyen a la distribución de las especies se infirieron con Maxent mientras que las similitudes o diferencias en los nichos ecológicos entre las especies con ENMTools. Los resultados mostraron que las especies estudiadas tuvieron diferentes respuestas a las variables ambientales, resultando en una combinación única de condiciones para cada especie y mostrando solo seis variables ambientales en común. En general, las variables con la mayor contribución a los modelos fueron las climáticas, seguidas de las variables edáficas y topográficas. Los resultados de la cuantificación de los nichos entre las especies mostraron valores de superposición en términos de la *D* de Schoener menor a 0.5, lo que sugiere divergencia de nichos para las especies del grupo, pero en ambientes más similares de lo esperado por el azar. Aunque las especies comparten afinidades por los bosques tropicales estacionalmente secos, la importancia de las preferencias por diferentes conjuntos de variables ambientales para cada especie fue clara. Además, las divergencias de los nichos entre las especies estrechamente relacionadas del grupo *P. leucocephalus* s.s. son congruentes con su previa delimitación a nivel de especie.

Palabras clave: bosques tropicales estacionalmente secos, cactáceas columnares, divergencia de nicho, Maxent, modelos de distribución de especies, nicho ecológico.

Research Article



Species distribution modelling and predictor variables for species distribution and niche preferences of *Pilosocereus leucocephalus* group s.s. (Cactaceae)

DANIEL FRANCO-ESTRADA^{1,2} , ENRIQUE ORTIZ³ , JOSÉ LUIS VILLASEÑOR³  & SALVADOR ARIAS² 

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Mexico City, 04510, Mexico

²Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Tercer Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Mexico City, 04510, Mexico

³Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Tercer Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Mexico City, 04510, Mexico

(Received 29 April 2022; accepted 22 September 2022)

Ecological niche modelling is useful in estimating the environmental requirements of species and, by extension, can also estimate their distributional areas. For most cacti, ecological niche modelling and comparisons between species have only been performed for a set of variables mainly associated with temperature and precipitation. To expand environmental predictors in addition to climate variables, we use topographic and edaphic variables. The aims of this study were to determine which environmental factors influence the geographical distribution of the *P. leucocephalus* species group s.s. from Mexico and Central America, to build species distribution models, and to assess whether species have different climatic preferences. Based on ecological niche modelling, the main environmental variables that contribute to the distribution of species and the similarities or differences in ecological niches between species were inferred using Maxent and ENMTools. The results revealed that the studied species had different responses to environmental variables, resulting in a unique combination of conditions for each species, showing only six environmental variables in common. In general, variables with the greatest contributions to the models were climatic, followed by edaphic and topographic variables. The results of the quantification of niches between species showed that there was less than 0.5 overlap in Schoener's *D* values, suggesting niche divergence for the group species but in environments more similar than would be expected by random chance. Although species shared affinities for seasonally dry tropical forests, the importance of preferences for different sets of environmental variables by each species was clear. In addition, niche divergence between closely related species of the *P. leucocephalus* group s.s. is concordant with the previous delimitation at the species level.

Key words: columnar cacti, ecological niche, Maxent, niche divergence, seasonally dry tropical forests, species distribution models

Introduction

Pilosocereus Byles & G.D.Rowley is a genus of Cactaceae that includes tree-like or shrubby species up to 10 m tall, commonly known as columnar cacti. Some distinctive characteristics are its flower-bearing areoles with abundant trichomes (hairs) near the tips of the stems, where flowers emerge in the summer and are pollinated

by bats or occasionally by hawk moths (Anderson, 2001; Hunt et al., 2006). *Pilosocereus* is a characteristic element of semiarid environments of the Neotropical region, predominantly occurring in seasonally dry tropical forests (Zappi, 1994) in the south-eastern United States, Mexico, and Central America and passing through the Caribbean to the northern part of the Andean region and south-eastern Brazil (Barthlott et al., 2015; Franck et al., 2019). According to the molecular phylogeny of the genus (Calvente et al., 2016), the species of *Pilosocereus* distributed in Mexico and Central America form a

Correspondence to: Daniel Franco-Estrada. E-mail: daniel.franco@st.ib.unam.mx; Salvador Arias. E-mail: sarias@ib.unam.mx

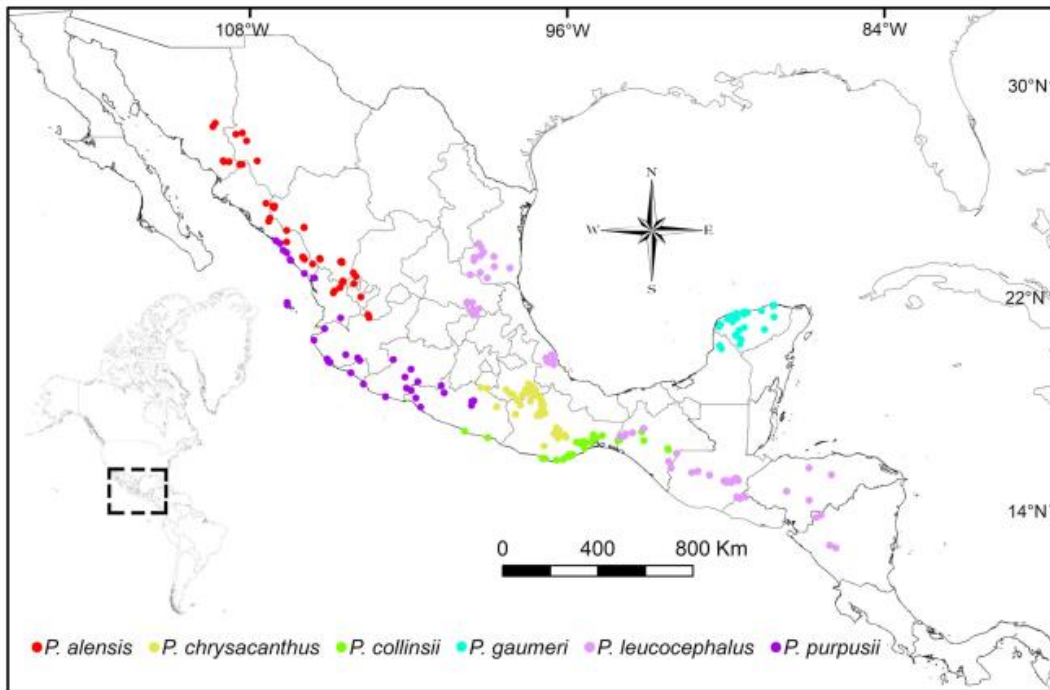


Fig. 1. Known distribution of the *P. leucocephalus* species group *s.s.* based on georeferenced herbarium records.

monophyletic clade recognized as *Pilosocereus leucocephalus* group *sensu stricto* (*s.s.*).

The taxonomic history of the *P. leucocephalus* species group *s.s.* is complex, but based on a phylogenetic study including morphological and molecular data (Franco-Estrada *et al.*, 2022), the monophyly of the *P. leucocephalus* group *s.s.* is supported as proposed by Calvente *et al.* (2016), and six species are recognized: *P. alensis* (F.A.C. Weber) Byles & G.D. Rowley, *P. collinsii* (Britton & Rose) Byles & G.D. Rowley, and *P. purpusii* (Britton & Rose) Byles & G.D. Rowley are distributed in western Mexico, *P. chrysacanthus* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) Byles & G.D. Rowley is from central Mexico, *P. gaumeri* (Britton & Rose) Backeb. is from the Yucatán Peninsula, and *P. leucocephalus* (Poselg.) Byles & G.D. Rowley has the widest distribution, from Tamaulipas in Mexico to Nicaragua in Central America (Fig. 1). The most distinctive characteristic of this species group is the long dense tufts of hairs near the stem tips, with trichome lengths of up to 15 cm in *P. alensis* (Franco-Estrada *et al.*, 2022).

From a biogeographical point of view, the distribution of the *P. leucocephalus* group *s.s.* is largely congruent with the Mesoamerican dominion (*sensu* Morrone, 2014), and the species show allopatric distributions, although the

main barriers that could contribute to isolation between species remain unknown. The environmental factors affecting the geographical distribution of species in this group are also unknown. In general, the most important environmental factor affecting and/or limiting the geographical distribution of Cactaceae species is low temperature, with most species distributed in arid and semiarid regions where precipitation is low and the amount of water in the soil is very limited for most of the year (Drennan, 2009; Gibson & Nobel, 1986). Latitude is another factor that influences the geographical distribution of cacti (Drennan, 2009; Nobel, 1988), as it is an indirect measure of several climatic variables, including annual precipitation, annual mean temperature, and seasonality (Drennan, 2009). As latitude increases, the growth forms and species diversity decrease; the effect is more pronounced for columnar cacti and less pronounced, for example, for species of *Opuntia* (L.) Mill., which have the most extreme latitudinal distributions, reaching the Patagonian steppe in South America and the Canadian prairies in the north (Loik & Nobel, 1993; Mourelle & Ezcurra, 1996).

Ecological niche modelling (ENM) is now widely used to estimate environmental requirements at a coarse resolution of species niche dimensions. By extension of this niche assessment, the distributional areas of species

can also be determined (Peterson et al., 2011). ENM focuses on understanding which conditions favour species fitness, whereas species distribution modelling (SDM) aims to predict the geographical species distribution (Peterson & Soberón, 2012). There are several methods for modelling species ecological niches based on presence/absence, presence-only, and presence/background, with the maximum entropy within the latter (Graham et al., 2004; Sillero et al., 2021). The maximum entropy method in Maxent is based on a machine-learning response designed to make inferences from incomplete information (Phillips et al., 2004, 2006). This approach estimates a more uniform distribution of data compared to the locations that characterize the environment (background), given a set of constraints that represent incomplete information about the target distribution (Phillips et al., 2006). Compared to other methods, maximum entropy has higher prediction accuracy and can obtain satisfactory results with relatively few distribution records (Elith et al., 2006).

Studies using Maxent in ENM and SDM for columnar cacti have focused on using a set of environmental predictors associated mainly with temperature and precipitation. For example, studies have evaluated the conservation status and distribution of *Espostoa frutescens* Madsen (Loaiza-S, 2017), analysed the current and past potential distribution areas in a paleoenvironmental context for *Cephalocereus columna-trajani* (Karw.) K. Schum. (Cornejo-Romero et al., 2017), *Echinopsis terscheckii* (Pfeiff.) H. Friedrich & G.D. Rowley (Quipildor et al., 2018), and the *Pilosocereus aurisetus* species complex (Bonatelli et al., 2014), and assessed differences between the ecological niches of the *Stenocereus griseus* species complex (Alvarado-Sizzo et al., 2018). A quantitative synthesis of the importance of environmental variables used in species distribution models (SDMs) for terrestrial plants in Maxent showed that in addition to temperature and precipitation, there were other groups of variables, such as distance to water (nearest stream), atmospheric moisture (evapotranspiration, humidity), soil characteristics (pH, clay, carbon, depth), altitude (elevation), and types of vegetation, which also had important contributions to model performance (Bradie & Leung, 2017). However, the importance of environmental variables in the models can vary between different taxonomic groups, for instance, at the level of Kingdom, Phylum, Class, and Order (Bradie & Leung, 2017).

Based on the factors influencing the geographical distribution of Cactaceae species and allopatric distributions in the group species, two hypotheses are relevant for our study: (1) the species distributions would be more affected by climatic variables associated with low temperatures and at least by some edaphic variables,

and (2) the ecological niches among species will be clearly differentiated. In order to test the hypotheses, we used ENM for the *P. leucocephalus* species group *s.s.* to examine which environmental factors influence the geographical distribution of species and to carry out SDMs. Furthermore, we evaluated the similarities or differences in the ecological niches among species in this group using climatic, topographic, and edaphic variables.

Materials and methods

Study area and species data

The study area encompassed the entire geographical distribution of the *P. leucocephalus* species group *s.s.* (c. 78°–111°W and 8°–31°N), which extends from the east and west coasts of Mexico to Central America and covers much of the Mesoamerican dominion (*sensu* Morrone, 2014), comprising mainly seasonally dry tropical forests, with an elevation gradient from sea level to approximately 2 000 m.a.s.l.

We assembled species occurrence records that were supported by specimens deposited in 16 herbaria as well as recent field collections for the group species (Franco-Estrada et al., 2022) and by the Southeast Regional Network of Expertise and Collections database (SERNEC, <https://semecportal.org/portal/index.php>). These occurrence records consisted of collected herbarium specimens from May 1892 to July 2019. Supplemental Appendix S1 provides more details on supporting the accuracy of species occurrence records. To reduce problems associated with spatial sampling biases, we eliminated records with spatial autocorrelation using pattern analysis (Cruz-Cárdenas et al., 2014) in the Ilwis v.3.8.5 program (<http://52north.org/ilwis>). This analysis allowed us to estimate the distance at which the presence data for each species are not correlated. The distance obtained in pattern analysis was used for data filtering without spatial autocorrelation using the spThin package (Aiello-Lammens et al., 2015), implemented in the data module of the Wallace v.1.0.6.1 program (Kass et al., 2018).

Environmental data

A total of 67 environmental variables were considered as possible predictive covariates of the ecological niches of the *P. leucocephalus* species group *s.s.*; of these, 35 constitute climatic variables obtained from WorldClim v2.1 and ENVIREM databases (Fick & Hijmans, 2017; Title & Bemmels, 2018), 10 constitute topographic variables from EarthEnv project (Amatulli et al., 2018), and 22 constitute edaphic variables from Global Soil dataset (Shangguan et al., 2014). However, the nonindependence of predictor variables (collinearity) potentially

Table 1. Accessible area (*M*) used in models for the *P. leucocephalus* species group *s.s.* based on biogeographic provinces *sensu* Morrone (2014) and Morrone *et al.* (2017).

Species	Biogeographic province
<i>P. alensis</i>	Pacific Lowlands, Sierra Madre Occidental
<i>P. chrysacanthus</i>	Balsas Basin, Pacific Lowlands, Sierra Madre del Sur
<i>P. collinsii</i>	Chiapas Highlands, Pacific Lowlands, Veracruz
<i>P. gaumeri</i>	Yucatán Peninsula
<i>P. leucocephalus</i>	Chiapas Highlands, Eastern Central America, Pacific Lowlands, Sierra Madre Oriental, Tamaulipas, Veracruz
<i>P. purpusii</i>	Balsas Basin, Pacific Lowlands, Sierra Madre del Sur, Transmexican Volcanic Belt

leads to the incorrect identification of predictors relevant to the model (Dormann *et al.*, 2013). Therefore, to avoid model overparameterization, a correlation analysis was performed with the NicheToolbox package (Osorio-Olvera *et al.*, 2020) in the program R v.4.0.2 (R Core Team, 2013) to identify variables with Pearson correlation coefficients less than 0.85 (Syfert *et al.*, 2013). The correlation analysis was performed considering the geographical distribution of the entire study group (Simões *et al.*, 2020), *c.* 78°–111°W and 8°–31°N, and all environmental variables were analysed at a spatial resolution of 30 arc-seconds (~1 km²). The downloaded edaphic variables were from a depth range of 0–28.9 cm, corresponding to the general depth of cactus roots (5–15 cm; Gibson & Nobel, 1986).

Species distribution models

With the Wallace package (Kass *et al.*, 2018), candidate models were generated for each species using a combination of parameters designed to select the most appropriate model (Morales *et al.*, 2017). Estimating an accessible area (*M*) for a species is a crucial step in determining its calibration area under the analysis of ENM and related to SDM (Barve *et al.*, 2011). The *M* for each species was considered based on the biogeographic provinces of Mexico and Central America (Morrone, 2014; Morrone *et al.*, 2017; Table 1). The following parameters were considered in the candidate models: species occurrence records without spatial autocorrelation, environmental variables without high correlations, 10 000 background points selected for each species *M*, nonspatial partition of the type jackknife ($k=n$) suitable for small samples (Shcheglovitova & Anderson, 2013), a range to evaluate the regularization multiplier from 0.5 to 6 with 0.5 increments, and parameters were combined with all feature classes (L, LQ, H, LQH, and LQHP). Once the candidate models were obtained in Wallace, the best model, including the optimal settings and considering a difference in the Akaike information criterion (Delta-AICc) close to zero, was selected (Velasco & González-Salazar, 2019; Warren & Seifert, 2011). The models selected according to these

criteria have shown better performance than models with a default configuration (Gao *et al.*, 2021; Zhuo *et al.*, 2020). Ultimately, the most appropriate model for each species was performed in the Maxent v3.4.4 program (Phillips *et al.*, 2006).

In Maxent, we built models using 75% of the species records to generate the models and using the remaining 25% of the species records as data for evaluation. For the representation of the available environments of each species, we sampled 10 000 background points within their respective *M*. Ten bootstrap replicates were performed, without extrapolation, with 500 iterations as default in the maximum number of iterations and a cloglog output format. A cloglog transform is recognized as the most appropriate model to estimate the probability of presence (Phillips *et al.*, 2017). The importance of environmental variables was determined in Maxent through the jackknife test, which establishes the contribution of each variable to the final model by randomly swapping the values of each variable between the presence data and measuring the relative decrease in the area under the curve (AUC), normalised to percentages (Phillips *et al.*, 2006).

The final models were evaluated based on the AUC values obtained from the Maxent analysis. AUC values are between 0 and 1, where values closer to 1 indicate a higher prediction accuracy of the model, and values below 0.5 indicate that the model is not better than a randomly generated model (Peterson *et al.*, 2011). In addition, each model replicate was evaluated with the partial receiver operating characteristic (ROC) test using the NicheToolBox package (Osorio-Olvera *et al.*, 2020) in R (R Core Team, 2013). This test was performed with the following parameters: 0.05 of omission proportion, 50% of random points, 500 iterations for the bootstrap, and considering independent records, which were not used to generate the models. In this test, the value deviates from 1 as the ROC curve of the model improves with respect to random expectations (Osorio-Olvera *et al.*, 2020; Peterson *et al.*, 2008).

Finally, for the conversion of the continuous model from suitability to the binary model (0 = absence, 1 = presence), the results of Maxent were imported to ArcGIS v.10.5 (ESRI, Redlands, CA, USA), using the

maximum training sensitivity plus specificity as the threshold criterion. This criterion is recognized as the best threshold for SDMs with presence-only data (Liu et al., 2013), except for *P. alensis*, *P. gaumeri*, and *P. purpusii*, where the minimum training presence threshold indicated the lowest rates of omission errors.

Quantification of niche similarity

To compare climatic requirements between species of the *P. leucocephalus* group *s.s.*, we used niche overlap, identity, and background tests using ecological niche models (ENMs) (Warren et al., 2008). These tests were generated with the ENMTools program, which uses a maximum entropy method in Maxent to generate the models (Warren et al., 2010). Unlike the models in the previous section that had configured characteristics, in this section, the models were restricted to default settings due to the requirements of using Maxent within ENMTools.

The niche overlap test measures the geographic overlap of niches between ENMs generated for two or more species using Hellinger's *I* and Schoener's *D* metrics. Both are similarity metrics, which range from 0 to 1; a value of 0 indicates that predicted environmental tolerances of the species do not overlap and a value of 1 indicates that all cells in the grid of a study area are equally suitable for both species, providing complete overlap (Schoener, 1970). In this study, the metric *D* was used because it allows a historical ecological interpretation that is not connected to *I*. The interpretation of *D* implicitly assumes that the suitability values produced by Maxent are proportional to the abundance of species, while *I* treats the ENMs as a probability distribution (Warren et al., 2008).

The niche identity test, also known as niche equivalency, allows us to assess whether habitat suitability values generated by the ENMs of two species show statistically significant ecological differences based on the *D* metrics. The test begins by grouping the georeferenced data points for a pair of species. Then, the records of the species are mixed, and finally, two new random samples of each species are extracted with the same sizes as the original two samples. Non-equivalence of ecological niches is determined if the overlap value of the species being compared is significantly lower than the overlap value of the null distribution (Warren et al., 2008). It is necessary to mention that identity tests could be very sensitive and tend to reject the null hypothesis of niche identity when, in truth, this is not the case (Peterson, 2011).

Finally, the background test, also known as niche similarity, allows us to assess whether the ENMs of two species are more or less similar than expected,

considering the underlying environmental differences between the regions where these species are found. The background test verifies similarity by generating a null distribution for the expected ENM difference between a species and occurrence records randomly placed within the range of other species. If the observed values of niche similarity (*D* metrics) obtained from two species are significantly higher (or lower) than expected by the null distribution, the null hypothesis that similarity (or divergence) between species is not different than expected based on habitat availability is rejected (Warren et al., 2008). For the niche identity and background tests, 100 replicates each were performed.

Results

Selection of the environmental variables

Pearson correlation coefficients for the 67 environmental variables are shown in Supplemental Table S1. Of the total variables analysed, 26 environmental variables showed correlations greater than 0.85, and 41 environmental variables were considered in the models according to the selection procedure. The selected environmental variables included 18 climatic, 6 topographic, and 17 edaphic variables (Table 2).

Model performance

The AUC values for the training data and the test data for *P. chrysacanthus*, *P. collinsii*, and *P. gaumeri* had excellent final model accuracy ($0.9 \leq \text{AUC} < 1$); for *P. alensis* and *P. purpusii*, good accuracy ($0.8 \leq \text{AUC} \leq 0.9$); and for *P. leucocephalus*, lower accuracy ($0.7 \leq \text{AUC} \leq 0.8$; Table 3). The partial ROC values for all species models were better than expected by random chance ($1 < \text{partial ROC} < 2$) with a *p* value equal to zero. The occurrence records that were considered in generating the models for each species, as well as other relevant parameters, are indicated in Table 3.

Distribution models for the *P. leucocephalus* species group *s.s.*

The suitable area for *P. alensis* was principally between the northern part of the Pacific Lowlands province and the Sierra Madre Occidental province, from the states of Sonora and Chihuahua to Jalisco and Zacatecas in Mexico (Fig. 2a). *P. chrysacanthus* had higher suitability to the east of the Balsas Basin and Sierra Madre del Sur provinces, mainly concentrated in the states of Puebla and Oaxaca in Mexico (Fig. 2b). *P. collinsii* distributes with the highest suitability over the area to the

Table 2. Environmental variables used in models with Pearson correlation coefficients less than 0.85.

No.	Type	Variable	Source	
1	Climatic	Annual mean temperature (Bio01)	Fick and Hijmans (2017): worldclim.org/	
2		Mean diurnal range (Mean of monthly (maximum temperature – minimum temperature)) (Bio02)		
3		Isothermality (Bio02/Bio07) ($\times 100$) (Bio03)		
4		Maximum temperature in the warmest month (Bio05)		
5		Minimum temperature in the coldest month (Bio06)		
6		Mean temperature in the wettest quarter (Bio08)		
7		Annual precipitation (Bio12)		
8		Precipitation in the driest month (Bio14)		
9		Precipitation seasonality (Coefficient of variation) (Bio15)		
10		Precipitation in the warmest quarter (Bio18)		
11		Precipitation in the coldest quarter (Bio19)		
12		Annual potential evapotranspiration (AnnualPET)		Title and Bemmels (2018): envirem.github.io/
13		Thornthwaite aridity index (AIT)		
14		Climatic moisture index (CMI)		
15		Continentality (Mean temperature in the warmest month – mean temperature in the coldest month)		
16	Maximum temperature in the coldest month (MTCM)			
17	Mean monthly PET in the driest quarter (PETDQ)			
18	Mean monthly PET in the wettest quarter (PETWQ)			
19	Topographic	Aspect cosine (Aspect-cosine)	Amatulli <i>et al.</i> (2018): earthenv.org/topography	
20		Aspect sine (Aspect-sine)		
21		Aspect eastness (Aspect-eastness)		
22		Aspect northness (Aspect-northness)		
23		Roughness (Roughness)		
24	Edaphic	Topographic position index (Tpi)	Shangguan <i>et al.</i> (2014): globalchange.bnu.edu.cn/ research/soilw	
25		Total carbon (Tc)		
26		Total sulfur (Ts)		
27		Calcium carbonate (CaCO ₃)		
28		PH(H ₂ O) (Phh2o)		
29		Electrical conductivity (Ece)		
30		Exchangeable calcium (Exca)		
31		Exchangeable magnesium (Exmg)		
32		Exchangeable potassium (Exk)		
33		Exchangeable aluminum (Exal)		
34		Exchangeable acidity (Exh)		
35		Cation exchange capacity (Cec)		
36		Base saturation (Bs)		
37		Silt content (Silt)		
38		Clay content (Clay)		
39		Gravel content (Grav)		
40		Bulk density (Bd)		
41	Total potassium (Tk)			

For more details, see Table S1.

south of the Pacific Lowlands and Veracruz provinces in the states of Guerrero, Oaxaca, and Chiapas in Mexico (Fig. 2c). The more suitable conditions for *P. gaumeri* covered the western part of the Yucatán Peninsula province in the states of Campeche and Yucatán in Mexico (Fig. 2d). *P. leucocephalus* distributes with high suitability in the Chiapas Highlands, Eastern Central America, Pacific Lowlands, Sierra Madre Oriental, and Veracruz provinces, in the eastern part from Nuevo León and Tamaulipas in Mexico to

Rivas in Nicaragua and in the western part from Sinaloa to Oaxaca in Mexico (Fig. 2e). Finally, the suitable area for *P. purpusii* is mainly in the Balsas Basin and the Pacific Lowlands provinces, from Sinaloa in Mexico to Jutiapa in Guatemala (Fig. 2f).

The results of distribution models showed that the species with the largest modelled distribution areas were *P. leucocephalus* with 294 639 km², *P. alensis* with 135 546 km², and *P. purpusii* with 115 910 km²; species with smaller areas were *P. chrysacanthus* with 58

Table 3. Occurrence records and model parameters for the *P. leucocephalus* species group *s.s.* For more details regarding the accuracy of records, see Supplemental Appendix S1.

Parameter	Species					
	<i>P. alensis</i>	<i>P. chrysanthus</i>	<i>P. collinsii</i>	<i>P. gaumeri</i>	<i>P. leucocephalus</i>	<i>P. purpusii</i>
Total records	50	68	39	32	74	37
Filtering distance (km)	66	33	22	33	89	77
Records to build the models	15	16	10	12	16	14
RM	3.5	4.5	3.5	4.5	5	2.5
FC	H	LQ	L	H	LQ	L
Training data (AUC)	0.943	0.962	0.993	0.901	0.861	0.957
Test data (AUC)	0.847	0.957	0.991	0.902	0.794	0.800
Fractional predicted area	0.356	0.099	0.031	0.381	0.286	0.248
Training omission rate	0	0	0	0	0	0
Test omission rate	0	0	0	0	0.250	0.333
Partial ROC	1.77,	1.89,	1.96,	1.78,	1.68,	1.61,
(\bar{x} σ)	0.05	0.02	0.02	0.06	0.06	0.09
<i>P</i> value pROC	0	0	0	0	0	0
Threshold	0.616	0.618	0.701	0.629	0.683	0.476
Distribution area (km ²)	135 546	58 504	48 809	49 399	294 639	115 910

RM = regularization multiplier, FC = feature classes, L = linear, Q = quadratic, H = hinge, P = product, Partial ROC = partial ROC test value (\bar{x} : mean, σ : standard deviation), and *P* value pROC = *p* value of the partial ROC test.

504 km², *P. gaumeri* with 49 399 km², and *P. collinsii* with 48 809 km². All estimated areas for each species are shown in Fig. 3.

Key environmental variables in the models

The result of the jackknife test, which reflects the importance of environmental variables in the distribution of *P. leucocephalus* species group *s.s.*, is shown in Table 4. In all species, at least one of the 41 variables evaluated showed considerable importance for the Maxent models (27–71%). For the species group, except for *P. purpusii*, there were variables that contributed more than 39% to the models: minimum temperature in the coldest month for *P. alensis* (40.8%), mean monthly potential evapotranspiration in the driest quarter for *P. chrysanthus* (56.6%), precipitation in the coldest quarter for *P. collinsii* (71.9%) and *P. leucocephalus* (47.1%), and precipitation in the warmest quarter for *P. gaumeri* (57.2%). The order of importance and climatic attributes of the six environmental variables shared by most species in the group was (1) precipitation in the coldest quarter of 2 to 150 (391) mm (between the colder months of January and March), (2) minimum temperature in the coldest month of 3–20 °C, (3) total potassium of 0.3–2.0% (chemical property of the soil), (4) continentality of 1.8–14 °C (difference between the mean temperature in the warmest month and mean temperature in the coldest month), (5) climatic moisture index of –0.85 to 0.03 (0.31), and (6) precipitation seasonality of (43) 54 to 127 mm. In general, climatic variables contributed most to the models, followed by edaphic and topographic

variables, with the latter only contributing highly for *P. alensis* and *P. purpusii* (Table 4).

Quantification of niche similarity

The geographic overlap of niches (niche overlap) in terms of equivalence (Schoener's *D* values) between species was generally low (less than 0.5; Table 5). The species pairs with the highest niche overlap values were *P. alensis* and *P. purpusii* (0.41), *P. collinsii* and *P. leucocephalus* (0.31), and *P. chrysanthus* and *P. leucocephalus* (0.3). Specifically, *P. gaumeri*, with a geographical distribution restricted to the Yucatán Peninsula, showed the lowest *D* values, and *P. leucocephalus*, with the widest distribution, showed the highest *D* values (Fig. 1, Table 5).

The niche identity test suggests no ecological equivalence between species of the group at a significance level of 0.05; namely, there were statistically significant ecological differences between them (Table 5). Ecological differences were highly significant between *P. gaumeri* and the rest of the species, and marginally significant between three pairs of species: (1) *P. collinsii* and *P. leucocephalus* (*D* observed = 0.31, *D* replicates = 0.32), (2) *P. chrysanthus* and *P. leucocephalus* (*D* observed = 0.3, *D* replicates = 0.38), and (3) *P. alensis* and *P. purpusii* (*D* observed = 0.41, *D* replicates = 0.5). The results of this test are shown in the Supplemental Figs S1 and S2.

The background test indicates that niche models between most of the species studied were significantly more similar than would be expected by random chance,

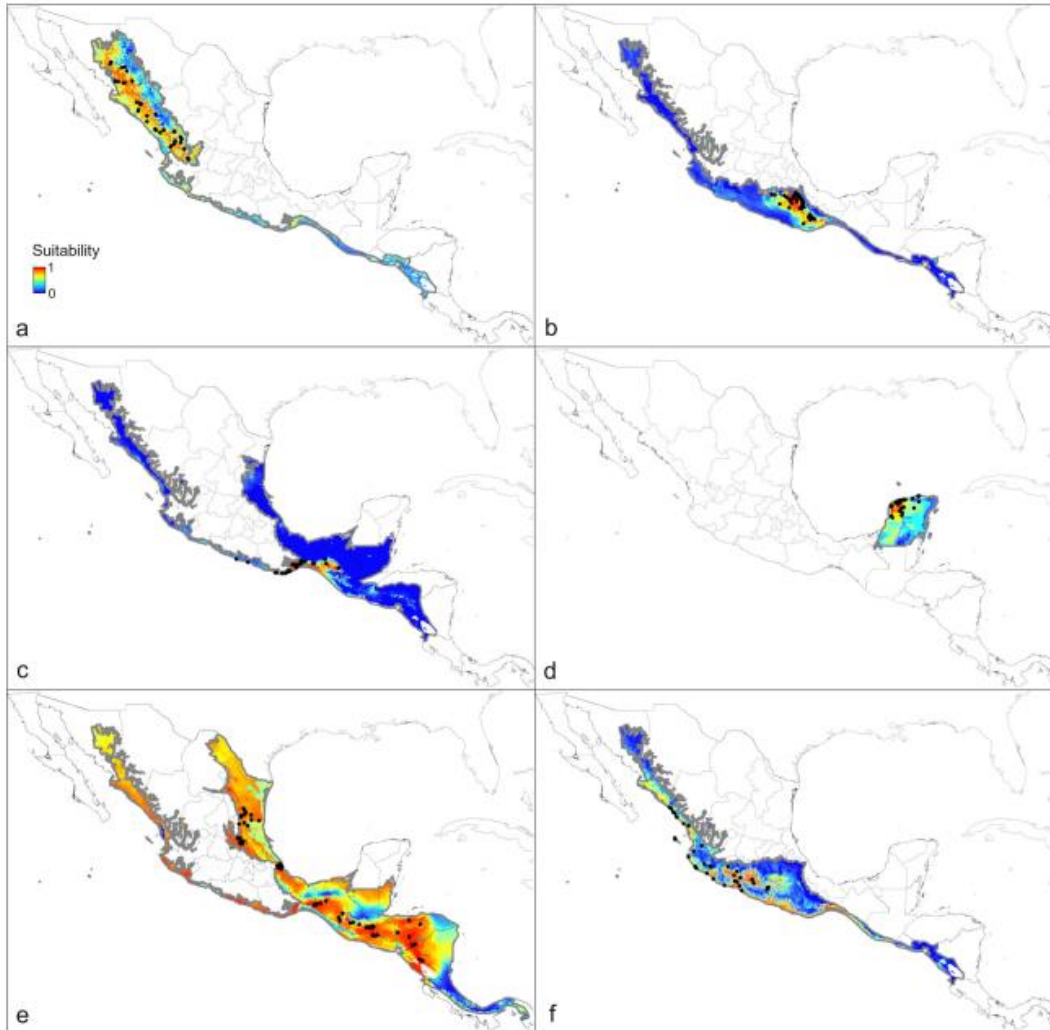


Fig. 2. Continuous models of suitability of the *P. leucocephalus* species group *s.s.* (a) *P. alensis*. (b) *P. chrysacanthus*. (c) *P. collinsii*. (d) *P. gaumeri*. (e) *P. leucocephalus*. (f) *P. purpusii*. The grey outline indicates the accessible area (M) of each species and the points indicate the species occurrence records according to Tables 1 and 3. Suitability values equal to 0 (blue) indicate unsuitable climatic conditions for species presence while values close to 1 (red-orange) indicate more suitable conditions for the growth of the species.

taking into account the underlying environmental differences between the regions where these species are found (Table 5). In other words, the environments in which the study species are found are not completely divergent, with the exception of four comparisons (at a level of significance of 0.05) only in one direction: (1) *P. alensis* in the background of *P. chrysacanthus* (D observed = 0.18, D replicates = 0.25), (2) *P. alensis* in the background of *P. collinsii* (D observed = 0.12, D replicates = 0.15), (3) *P. leucocephalus* in the

background of *P. collinsii* (D observed = 0.31, D replicates = 0.35), and (4) *P. purpusii* in the background of *P. chrysacanthus* (D observed = 0.26, D replicates = 0.37). Significant differences in these four cases suggest, for example, that samples from *P. alensis* are more different from background from the range of *P. chrysacanthus* than expected by chance, but not vice versa, and the remaining three cases demonstrate a similar pattern. The results of this test are shown in the Supplemental Figs S3–S6.

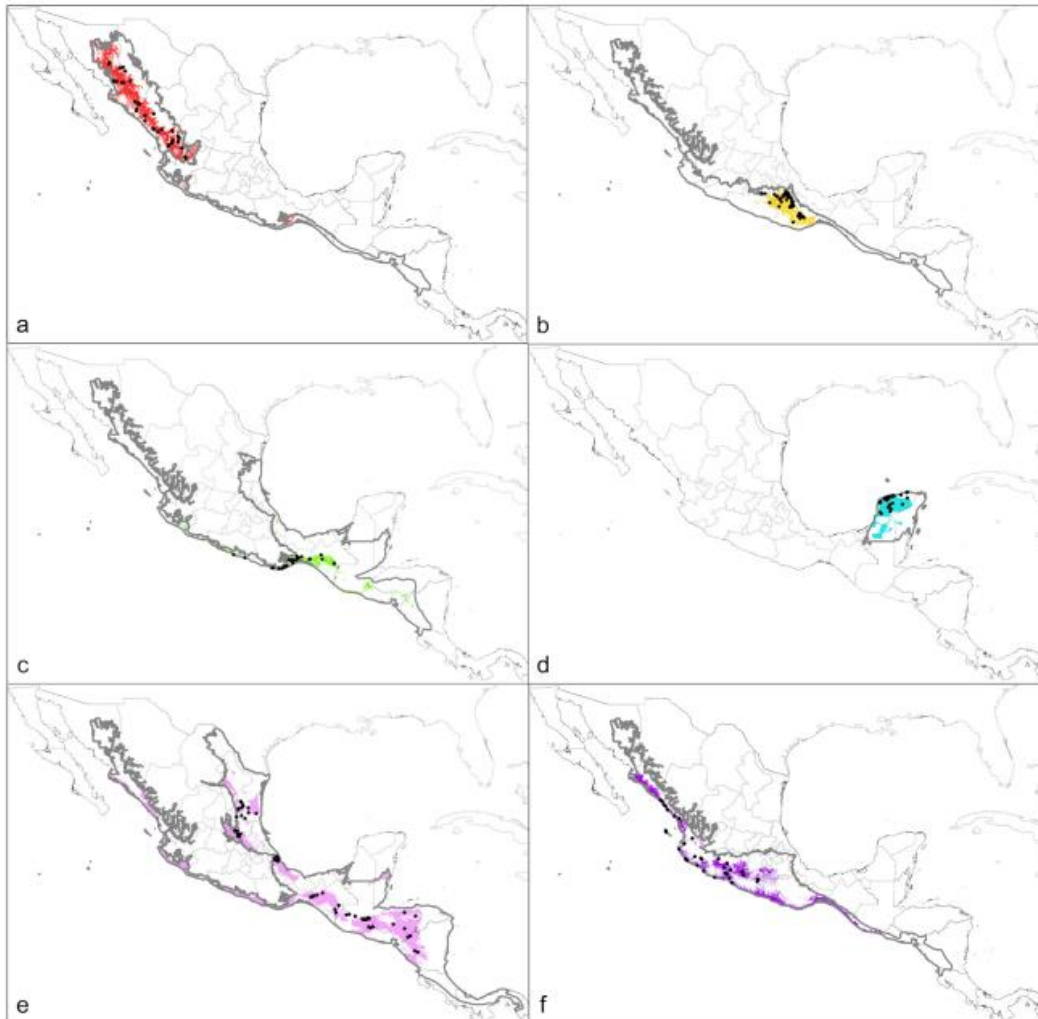


Fig. 3. Species distribution models (shaded areas) of the *P. leucocephalus* group *s.s.* (a) *P. alensis*. (b) *P. chrysacanthus*. (c) *P. collinsii*. (d) *P. gaumeri*. (e) *P. leucocephalus*. (f) *P. purpusii*. The grey outline indicates the accessible area (*M*) of each species and the points indicate the species occurrence records according to Tables 1 and 3.

Discussion

Distribution patterns for the *P. leucocephalus* species group *s.s.*

Cactaceae species usually withstand high temperatures, rarely withstand low temperatures, and possess extremes of tolerance to temperatures higher than 55 °C as in the Mexican arid zone of the Chihuahuan Desert (*Ariocarpus fissuratus* (Engelm.) K. Schum.) and down to –40 °C as in semi-cold zones of the Canadian prairies (*Opuntia fragilis* (Nutt.) Haw.) (Nobel, 2011). For

the studied species, there was concordance between their distribution and the distribution of seasonally dry tropical forests from Mexico and Central America (see Lott & Atkinson, 2006; Trejo & Dirzo, 2002). In addition to these patterns, the most distinguishable climatic and edaphic conditions in which the group species grow were winter rainfall, semi-arid zones, seasonality in rainfall, and total potassium. Although tropical soils have low concentrations of available potassium (Prado, 2021), this nutrient is important. Potassium is relevant to the metabolism of plants because it acts as an enzyme

Table 4. Percent contribution of the environmental variables to the Maxent model for the *P. leucocephalus* species group *s.s.*

Variable	Species					
	<i>P. alensis</i>	<i>P. chrysacanthus</i>	<i>P. collinsii</i>	<i>P. gaumeri</i>	<i>P. leucocephalus</i>	<i>P. purpusii</i>
Climatic						
Bio01	0.1	0	0	0	0	7.8
Bio02	0	0.5	0	0	3.6	0
Bio05	0	0	0.2	0	0	0
Bio06	40.8	1.1	0.2	0	0	0
Bio12	1.3	0	0	0	22.1	0
Bio14	0	0	0	0	0	27.7
Bio15	0	9.6	0.3	0	0	5.6
Bio18	0	0	1.5	57.2	0	0
Bio19	0	1.6	71.9	0	47.1	8.9
AIT	0	0	0	0	0	0.1
CMI	2.9	16	0.3	0	0	1.1
Continentality	18.6	0.4	0.9	0	9.8	0
MTCM	0	0	0.1	0	0	23.2
PETDQ	0	56.6	11.4	0	0	0
Topographic						
Aspect-cosine	0	0.3	0	0	0	0
Aspect-sine	5.3	0	0	0	0	14.9
Roughness	31	0	0	0	0	1.7
Tpi	0	1.4	0	0	0	4.5
Edaphic						
Te	0	1.1	7.1	0	0	0
CaCO3	0	0	0.9	15.9	0	0
Ece	0	0.1	0	0	11.8	0
Exca	0	4.7	0	0	0	0
Exmg	0	0.1	0	0	0	0
Exal	0	0	0	0	5.5	0.8
Fxh	0	0	0.5	0	0	0
Bs	0	0	1.4	0	0	0
Silt	0	0	0	0	0	0.1
Tk	0	6.4	3.4	27	0	3.7

The highest values that add up to 85% or more for each species are highlighted in bold, and the percentages are different from zero on a grey background.

Table 5. Ecological niche pairwise comparisons for the *P. leucocephalus* species group *s.s.*

Species group		Overlap (<i>D</i>) ^a	Identity	Background	
<i>x</i>	<i>y</i>			<i>x</i> → <i>y</i>	<i>y</i> → <i>x</i>
<i>P. alensis</i>	<i>P. chrysacanthus</i>	0.18	Different*	sd	Similar*
	<i>P. collinsii</i>	0.12	Different*	sd	Similar*
	<i>P. gaumeri</i>	0.02	Different*	Similar*	Similar*
	<i>P. leucocephalus</i>	0.19	Different*	Similar*	Similar*
	<i>P. purpusii</i>	0.41	Different*	Similar*	Similar*
<i>P. chrysacanthus</i>	<i>P. collinsii</i>	0.28	Different*	Similar*	Similar*
	<i>P. gaumeri</i>	0.02	Different*	Similar*	Similar*
	<i>P. leucocephalus</i>	0.30	Different*	Similar*	Similar*
<i>P. collinsii</i>	<i>P. purpusii</i>	0.26	Different*	Similar*	sd
	<i>P. gaumeri</i>	0.11	Different*	Similar*	Similar*
	<i>P. leucocephalus</i>	0.31	Different*	Similar*	sd
<i>P. gaumeri</i>	<i>P. purpusii</i>	0.23	Different*	Similar*	Similar*
	<i>P. leucocephalus</i>	0.08	Different*	Similar*	Similar*
<i>P. leucocephalus</i>	<i>P. purpusii</i>	0.03	Different*	Similar*	Similar*
<i>P. leucocephalus</i>	<i>P. purpusii</i>	0.22	Different*	Similar*	Similar*

^aNiche overlap values are indicated for comparing identity and background tests of species *x* versus species *y* (see Figs. S1–S6). An * = ecological niches that are significantly ($P=0.05$) more different or similar than would be expected by chance, and sd = significantly different.

activator, helps cells expand the central vacuole, mediates stomatal opening and closing, allows water retention in the tissues, and helps the plant tolerate droughts and frosts, as well as contributes to the growth of fruits or meristematic tissues (Prado, 2021).

For most species in the group, a high proportion of winter rainfall has the same effect as annual rainfall (Trejo & Dirzo, 2002), probably promoting the germination of seeds. For example, it is known that the flowering phenology of *P. leucocephalus* is associated with the highest temperatures of the year (between the warmer months of April and July); shortly after flowering begins, the development of fruits that mature in approximately one month (Munguía-Rosas & Sosa, 2010) and the formation of seeds coincide with winter rainfall. For all species, flowers are mainly found in spring and summer (from March to August), with the most extensive flowering period occurring for *P. leucocephalus*. In general, seed germination in cacti seems to respond more to the presence of water by precipitation than to temperature variation, considering that the optimum temperatures for seed germination are similar to the ideal temperatures for the establishment of a species; in other words, the germination temperature can be considered species-specific according to the temperature where a species is distributed, thus favourably positioning the seedlings spatially and temporally in the environment (Drennan, 2009). It is very likely that germination depends not only on rainfall but also on positive photoblasticism, which is well-documented for most Cactaceae species (Barrios et al., 2020; Rojas-Aréchiga et al., 2013). In some plants, seed germination influenced by conditions of obligated light is known as positive photoblasticism (Baskin & Baskin, 2014).

The modelled distributions of the *P. leucocephalus* species group *s.s.* were mostly congruent with the distributions currently known (Figs. 1, 3a–d, f), except for *P. leucocephalus*, which is highly relevant because the geographical distribution of this species is not recognized in western Mexico (Figs. 1, 3e). The results of modelling could be verified in future fieldwork; however, these results do not indicate the species' presence in those localities. Models should be considered with caution because we did not include the role of biotic interactions, which can significantly improve the predictive accuracy of the models, as was shown in the study of four boreal owl species (Heikkinen et al., 2007).

A recent study reported that the geographical distribution of the migratory nectarivorous bat *Choeronycteris mexicana* Tschudi was predominantly explained by the distribution of *P. leucocephalus* based on its contribution to the *C. mexicana* distribution model (Burke et al., 2019). For this bat, high environmental suitability exists

throughout south-central Mexico and the western and eastern regions of Mexico, even though its summer distribution is explained by other plants, including *P. chrysacanthus* (Burke et al., 2019). Interestingly, if we consider continuous gene flow, the latitudinal migration of *C. mexicana* along a corridor of changing food resources (Burke et al., 2019) adds independent support for connectivity between *P. leucocephalus* populations found in markedly fragmented or discontinuous distribution areas. Furthermore, this same distribution pattern is shared by the seasonally dry tropical forests in eastern Mexico (see Lott & Atkinson, 2006; Trejo & Dirzo, 2002).

Environmental variables that determine the geographical distribution of *P. leucocephalus* species group *s.s.*

The different sets of environmental variables that determine the geographical distribution of species of the group can help to highlight the differences between these closely related species. A recent study in *Epithelantha* F.A.C. Weber ex Britton & Rose (Cactaceae) showed similar results between sister species and its close genera (tribe Cacteeae), highlighting the environmental differences between species and the importance of edaphic and topographic variables in species distribution (Aquino et al., 2021). This is partially in agreement with our hypothesis and results because climatic variables contributed more to the distribution, followed by edaphic and topographic variables. Species distributions at macro-scales (landscapes, continents, or global) are mainly determined by climatic variables (Elith et al., 2006; Pearson et al., 2002) as deduced here for the analysed species and other columnar cacti from South America (Mourelle & Ezcurra, 1997).

Distributed at higher latitudes, *P. alensis* (see Barthlott et al., 2015), has the highest tolerance to cold temperatures (3–14 °C). In some cacti, the shading generated by spines and hairs on the stem tip can influence the stem temperature. For example, such shading can raise the tissue temperatures in the winter from 5 to 7 °C, allowing these plants to develop at higher latitudes and altitudes (Nobel, 2011). In the case of *P. alensis*, there is congruence between the presence of dense tufts of hairs at the apex of the stem and distribution at higher latitudes and altitudes (78–1 737 m.a.s.l.); this species also has the longest hairs among the *P. leucocephalus* species group *s.s.* (hairs of 7–15 cm; Franco-Estrada et al., 2022).

In central Mexico, where *P. chrysacanthus* is distributed, relevant variables such as potential evapotranspiration in the driest quarter (96–159 mm/month) and a

negative climatic moisture index (-0.85 to -0.14 (-0.07)) are characteristic of dry climates and may be in equilibrium with precipitation seasonality (83–108 mm) and precipitation in the driest quarter (116–410 mm). These variables, together with a key characteristic of cacti, crassulacean acid metabolism (CAM), which is highly efficient under conditions of low water availability and drought (Nobel & Bobich, 2002), account for the distribution of *P. chrysacanthus*. Potential evapotranspiration is a measure of the ability of the atmosphere to remove water (sum of plant transpiration and soil evaporation) (Yepez & Williams, 2009); where *P. collinsii* distributes, potential evapotranspiration in the driest quarter (119–164 mm/month) does not exceed precipitation in the driest quarter (183–526 mm). For the other species in the group, it appears that overall potential annual evapotranspiration exceeds annual precipitation, as can occur in arid and semiarid environments (Yepez & Williams, 2009). In addition, for *P. collinsii*, total soil carbon was among the three most important variables (Table 4). Carbon in the soil exists in organic and inorganic forms, of which total carbon is defined as the sum of both, and it functions to retain water in the soil and as a reservoir of nutrients, with favourable effects for plants that include the growth of shoots and roots, greater water absorption, and a better germination rate of seeds (Nieder & Benbi, 2008). Therefore, this variable is combined with winter rainfall (2–49 mm) to explain the distribution of *P. collinsii*.

The most important variables that explained the distribution of *P. gaumeri* were precipitation in the warmest quarter and nutrients in the soil (total potassium and calcium carbonate), which are common characteristics in the Yucatán Peninsula. This region is characterized by a scarce relief with altitudes mainly less than 50 m, a hardened calcareous layer, and exposed soil formation factors. The region was shaped by its progressive emergence since the Paleogene and Quaternary, after it remained below sea level during the Cretaceous (Bautista *et al.*, 2011). Calcium, which is highly available in calcareous soils, has many relevant functions: in the structure of a plant as part of the cell wall, to increase the mechanical resistance of tissues, in the stability of the cell membrane, and the selective absorption of ions, in mitotic elongation and cell division reflected in root growth, and as a messenger in many developmental processes in response to stress, minimizing damage to plant growth (Prado, 2021). Another nutrient that was important in explaining the distribution of *P. gaumeri* was potassium, whose properties are described above. Evidence in other cacti has shown that the contribution of soil properties has an important role in their geographical distributions as well as in ecological

barriers that maintain the identity of lineages at the species level (Aquino *et al.*, 2021; Bárcenas-Argüello *et al.*, 2010).

In the eastern distribution of the group, *P. leucocephalus* dominates in suitable regions with variables mainly associated with precipitation and electrical conductivity. It is known that electrical conductivity and salinity are associated with the drainage of the soil (Batjes, 2012), which is important in the context of precipitation in the coldest quarter of 19 to 156 (391) mm and annual precipitation of 543–1 645 (3 184) mm because some cacti are especially susceptible to rotting by excess water (personal observation by the first author). However, these variables should be considered with caution because of their AUC values, as the model showed moderate accuracy compared to other species models (Table 3). This may be attributed to *P. leucocephalus* being a generalist species since rare or specialist species generally have better model performance (Regos *et al.*, 2019). Particular attention is needed for this species due to its broad geographical range and low performance of the distribution model in the present study (Fig. 1, Table 3). Future studies on *P. leucocephalus* niche at intraspecific level may provide more information on how climate gradients and local requirements shape the species distribution, as has been recognized for other taxonomic groups (e.g., amphibians: Rodríguez-Rodríguez *et al.*, 2020; conifers: Rehfeldt *et al.*, 2014; Shinneman *et al.*, 2016).

Finally, for *P. purpusii*, aspect was recognized as important. This species was influenced by an aspect of -0.82 to 0.48 (north/south exposure), mainly associated with southern slopes that were little pronounced ($<30^\circ$) and usually exposed to a greater amount of solar radiation. Its sites were characterized by precipitation in the driest month of 0–5 mm. The geographical distributions of plants associated with aspect in the Northern Hemisphere have been attributed to limitations in photosynthetically active radiation or to higher soil water content on slopes receiving less direct incident radiation (Drennan, 2009). Although precipitation can sometimes be minimal, precipitation as low as 6 or 7 mm on totally dry soil is sufficient to lead to water uptake by cacti and other desert plants (Gibson & Nobel, 1986), as can be deduced for *P. purpusii*.

Quantification of niche similarity

According to the most recent phylogenetic tree, the niche overlap in *D* terms between species of the group appears to be more closely related to geographical proximity than to phylogenetic relationships (Franco-Estrada *et al.*, 2022). Only two cases were found where geographical proximity and a close phylogenetic relationship were observed. The first case was between *P. alensis* and *P. purpusii*, and the second case was

between *P. chrysacanthus* and *P. leucocephalus*. The only species whose range hardly overlapped with the other species in the group was *P. gaumeri*. This species is the only in the group for which soil calcium was one of the most important variables limiting its distribution and perhaps it can constitute an edaphic barrier. For example, there are reports in plants where chemical soil properties (pH conditions) and/or soil type are an edaphic barrier (Aquino et al., 2021; Crisp & Cook, 2007).

The niche identity test allows us to infer niche divergence within the *P. leucocephalus* species group *s.s.* Consequently, this test supports our hypothesis that the ecological niches among species are clearly differentiated (Table 5). In general, the result of identity test allows us to assume that there is no ecological niche conservatism between species in the group. The background test suggests that the environments where the species are found are similar (conserved); therefore, it is interesting to note that closely related species are ecologically similar. In this sense, phylogenetic signals are distinct from phylogenetic niche conservatism; conservatism is observed when closely related species are more ecologically similar than would be expected based on their phylogenetic relationships, while a phylogenetic signal is noted when the ecological similarity between species is related to phylogenetic relatedness (Losos, 2008). Therefore, using the results of identity and background tests (Table 5), we infer that different niche preferences between species show a break of conservatism and the affinities for the environmental variables shared by most species, characteristics of seasonally dry tropical forests, indicate phylogenetic signal. These findings are generally concordant with those of previous studies of niche evolution that found highly divergent niches and no evidence of generalized niche conservatism in closely related species of lizards of the *Anolis sagrei* group (Dactyloidae) from Cuba (Knouft et al., 2006), plants of the genus *Oenothera* L. (sections *Anogra* and *Kleinia*, Onagraceae) from western North America (Evans et al., 2009), and bears of the genus *Ursus* L. (Ursidae) distributed along the Northern Hemisphere (Luna-Arangur  et al., 2020). Furthermore, considering the temporal dimension, ecological niche characteristics are frequently conserved over short to moderate time periods (from 1 to 10 000 or 100 000 years), while after these periods of time, often an increase in the degree of breakdown of conservatism is observed (Peterson, 2011). This breakdown may occur in the *P. leucocephalus* group *s.s.*, given its probable timescale of diversification (~1 million years; Lator et al., 2018).

Significant differences in ecological niches also reflect the taxonomic divisions reported among the *P.*

leucocephalus species group *s.s.* (Franco-Estrada et al., 2022). It is known that low temperatures and some soil properties limit not only the geographical distribution of the species group but also regional coexistence. The most obvious examples are tolerance to low temperatures in *P. alensis* and tolerance to calcium carbonate in *P. gaumeri*. We may also infer niche divergence for these closely related taxa, despite their close phylogenetic relationships. Similar results have been reported, for example, between the species of columnar cacti with a wide geographical distribution of the *Stenocereus griseus* complex (Cactaceae) (Alvarado-Sizzo et al., 2018), for Mexican white pines (subgenus *Strobus* (D. Don) Lemmon, *Pinus* L., Pinaceae) showing similar but not equivalent ecological niches (Aguirre-Guti rrez et al., 2015), and for geckos of the genus *Phelsuma* Gray (Gekkonidae) on the island of Madagascar (Raxworthy et al., 2007). A review of such cases indicated that ecological and phylogenetic similarities were often unrelated (Losos, 2008).

Finally, niche identity and background tests highlight the importance of preferences for different sets of environmental variables by each species within a similar environment (see Tables 4 and 5). Species probably show little tolerance toward types of vegetation other than seasonally dry tropical forests. The environmental similarities of the distant geographical regions where species of the genus *Pilosocereus* are found have been previously suggested (Lator et al., 2018; Zappi, 1994), although the environmental similarities have not been evaluated quantitatively, as in the present study, for the *P. leucocephalus* species group *s.s.* However, for the whole genus, knowledge of species' climatic requirements and quantitative comparisons between species are still lacking. For future quantitative comparisons in *Pilosocereus* species, we suggest using the variables that were most relevant in our study group.

In conclusion, our study of the species within the *P. leucocephalus* group *s.s.*, distributed in Mexico and Central America, shows that a particular set of environmental variables determine the geographical distribution of each species. In general, climatic variables made the greatest contributions to the models, followed by edaphic variables and then topographic variables. Regarding the quantification of niche similarity, closely related species that encompassed the group had low niche overlap and occupied significantly different (not identical) ecological niches but in environments (seasonally dry tropical forests) that were more similar than would be expected by chance. In addition, niche divergence between species is concordant with the previous species delimitation of the *P. leucocephalus* group *s.s.*

Acknowledgements

This article constitutes part of the doctoral research of Daniel Franco Estrada, who thanks the graduate program Doctorado en Ciencias Biológicas, UNAM and acknowledges the scholarships provided by CONACyT. We thank the staff from the herbaria CIDIIR, ENCB, FCME, HCIAD, IBUG, IZTA, MEXU, OAX, UAMIZ, and UAT, particularly to M. R. García Peña (MEXU) for their support in requesting and obtaining images from several herbarium specimens. We also thank Alice Calvente for their valuable comments on the preliminary version and two anonymous reviewers for their relevant suggestions that allowed us to improve this contribution.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the author(s).

Supplemental material

Supplemental material for this article can be accessed here: <https://doi.org/10.1080/14772000.2022.2128928>.

Funding

This work was supported by the UNAM-DGAPA-PAPIIT under Grant <IN208619> to S. Arias.

ORCID

Daniel Franco-Estrada  <http://orcid.org/0000-0002-8788-0025>

Enrique Ortiz  <http://orcid.org/0000-0003-2932-5098>

José Luis Villaseñor  <http://orcid.org/0000-0002-0781-8548>

Salvador Arias  <http://orcid.org/0000-0002-7674-7050>

References

- Aguirre-Gutiérrez, J., Serna-Chavez, H. M., Villalobos-Arambula, A. R., Pérez de la Rosa, J. A., & Raes, N. (2015). Similar but not equivalent: Ecological niche comparison across closely-related Mexican white pines. *Diversity and Distributions*, *21*, 245–257. <https://doi.org/10.1111/ddi.12268>
- Aiello-Lammens, M. E., Boria, R. A., Radosavljevic, A., Vilela, B., & Anderson, R. P. (2015). spThin: An R package for spatial thinning of species occurrence records for use in ecological niche models. *Ecography*, *38*, 541–545. <https://doi.org/10.1111/ecog.01132>
- Alvarado-Sizzo, H., Casas, A., Parra, F., Arreola-Nava, H. J., Terrazas, T., & Sánchez, C. (2018). Species delimitation in the *Stenocereus griseus* (Cactaceae) species complex reveals a new species, *S. huastecorum*. *Public Library of Science One*, *13*, e0190385. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190385>
- Amatulli, G., Domisch, S., Tuanmu, M.-N., Parmentier, B., Ranipeta, A., Malczyk, J., & Jetz, W. (2018). A suite of global, cross-scale topographic variables for environmental and biodiversity modeling. *Scientific Data*, *5*, 180040. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.40>
- Anderson, E. F. (2001). *The cactus family*. Timber Press.
- Aquino, D., Moreno-Letelier, A., González-Botello, M. A., & Arias, S. (2021). The importance of environmental conditions in maintaining lineage identity in *Epithelantha* (Cactaceae). *Ecology and Evolution*, *11*, 4520–4531. <https://doi.org/10.1002/ece3.7347>
- Bárceñas-Argüello, M. L., del Carmen Gutiérrez-Castorena, M., Terrazas, T., & López-Mata, L. (2010). Rock-soil preferences of three *Cephalocereus* (Cactaceae) species of tropical dry forests. *Soil Science Society of America Journal*, *74*, 1374–1382. <https://doi.org/10.2136/sssaj2009.0310>
- Barrios, D., Sánchez, J. A., Flores, J., & Jurado, E. (2020). Seed traits and germination in the Cactaceae family: A review across the Americas. *Botanical Sciences*, *98*, 417–440. <https://doi.org/10.17129/botsci.2501>
- Barthlott, W., Burstedde, K., Geffert, J., Ibsch, P., Korotkova, N., Miebach, A., Rafiqpoor, M., Stein, A., & Mutke, J. (2015). Biogeography and biodiversity of cacti. *Schumannia*, *7*, 1–205.
- Barve, N., Barve, V., Jiménez-Valverde, A., Lira-Noriega, A., Maher, S. P., Peterson, A. T., Soberón, J., & Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, *222*, 1810–1819. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2011.02.011>
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). *Seeds: Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination* (2nd ed.). Academic Press.
- Batjes, N. H. (2012). *ISRIC-WISE derived soil properties on a 5 by 5 arc-minutes global grid (ver. 1.2)* (Report 2012/01). ISRIC-World Soil Information, Wageningen. https://www.isric.org/sites/default/files/isric_report_2012_01.pdf
- Bautista, F., Palacio, G., Páez-Bistraín, R., Carmona-Jiménez, M. E., Delgado-Carranza, C., Cantarell, W., & Tello, H. (2011). Geografía de suelos regional: Península de Yucatán. In P. Krasilnikov, Jiménez N. F. J., T. R. Trujillo, & García C. N. E. (Eds.), *Geografía de suelos de México* (pp. 355–402). Las prensas de ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bonatelli, I. A. S., Perez, M. F., Peterson, A. T., Taylor, N. P., Zappi, D. C., Machado, M. C., Koch, L., Pires, A. H. C., & Moraes, E. M. (2014). Interglacial microrefugia and diversification of a cactus species complex: Phylogeography and palaeodistributional reconstructions for *Pilosocereus aurisetus* and allies. *Molecular Ecology*, *23*, 3044–3063. <https://doi.org/10.1111/mec.12780>
- Bradie, J., & Leung, B. (2017). A quantitative synthesis of the importance of variables used in MaxEnt species distribution models. *Journal of Biogeography*, *44*, 1344–1361. <https://doi.org/10.1111/jbi.12894>
- Burke, R. A., Frey, J. K., Ganguli, A., & Stoner, K. E. (2019). Species distribution modelling supports “nectar corridor” hypothesis for migratory nectarivorous bats and conservation of tropical dry forest. *Diversity and*

- Distributions*, 25, 1399–1415. <https://doi.org/10.1111/ddi.12950>
- Calvente, A., Moraes, E. M., Lavor, P., Bonatelli, I. A. S., Nacagama, P., Versieux, L. M., Taylor, N. P., & Zappi, D. C. (2016). Phylogenetic analyses of *Pilosocereus* (Cactaceae) inferred from plastid and nuclear sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 183, 25–38. <https://doi.org/10.1111/boj.12491>
- Cornejo-Romero, A., Vargas-Mendoza, C. F., Aguilar-Martínez, G. F., Medina-Sánchez, J., Rendón-Aguilar, B., Valverde, P. L., Zavala-Hurtado, J. A., Serrato, A., Rivas-Arancibia, S., Pérez-Hernández, M. A., López-Ortega, G., & Jiménez-Sierra, C. (2017). Alternative glacial-interglacial refugia demographic hypotheses tested on *Cephalocereus columna-trajani* (Cactaceae) in the intertropical Mexican drylands. *Public Library of Science One*, 12, e0175905. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0175905>
- Crisp, M. D., & Cook, L. G. (2007). A congruent molecular signature of vicariance across multiple plant lineages. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43, 1106–1117. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.02.030>
- Cruz-Cárdenas, G., López-Mata, L., Villaseñor, J. L., & Ortiz, E. (2014). Potential species distribution modeling and the use of principal component analysis as predictor variables. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 189–199. <https://doi.org/10.7550/rmb.36723>
- Dormann, C. F., Elith, J., Bacher, S., Buchmann, C., Carl, G., Carré, G., Marquéz, J. R. G., Gruber, B., Lafourcade, B., Leitão, P. J., Münkemüller, T., McClean, C., Osborne, P. E., Reineking, B., Schröder, B., Skidmore, A. K., Zurell, D., & Lautenbach, S. (2013). Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*, 36, 27–46. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x>
- Drennan, P. M. (2009). Temperature influences on plant species of arid and semi-arid regions with emphasis on CAM succulents. In E. De la Barrera & W. K. Smith (Eds.), *Perspectives in biophysical plant ecophysiology: A tribute to Park S. Nobel* (pp. 57–94). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Elith, J., H. Graham, C., P. Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., J. Hijmans, R., Huettmann, F., R. Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J., G. Lohmann, L., A. Loiselle, B., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., McC. M. Overton, J., Townsend Peterson, A., ... E. Zimmermann, N. (2006). Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography*, 29, 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>
- Evans, M. E. K., Smith, S. A., Flynn, R. S., & Donoghue, M. J. (2009). Climate, niche evolution, and diversification of the “Bird-Cage” evening primroses (*Oenothera*, sections *Anogra* and *Kleinia*). *The American Naturalist*, 173, 225–240. <https://doi.org/10.1086/595757>
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Franck, A. R., Barrios, D., Campbell, K. C. S. E., Lange, J., Pegucero, B., Santiago-Valentín, E., Rigerszki, Z., Haakonsson, J., Gann, G. D., Cinea, W., Howe, N. M. M., John, J. S., Moreno, J. S., & Clark, C. A. (2019). Revision of *Pilosocereus* (Cactaceae) in the Caribbean and northern Andean region. *Phytotaxa*, 411, 129–182. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.411.3.1>
- Franco-Estrada, D., Barrios, D., Cervantes, C. R., Granados-Aguilar, X., & Arias, S. (2022). Phylogenetic and morphological analyses of *Pilosocereus leucocephalus* group *s.s.* (Cactaceae) reveal new taxonomical implications. *Journal of Plant Research*, 135, 423–442. <https://doi.org/10.1007/s10265-022-01384-x>
- Gao, P., Xie, J., Yang, M., Zhou, P., Chen, W., Liang, G., Chen, Y., Han, X., & Wang, W. (2021). Improved soil moisture and electrical conductivity prediction of citrus orchards based on IoT using deep bidirectional LSTM. *Agriculture*, 11, 635. <https://doi.org/10.3390/agriculture11070635>
- Gibson, A. C., & Nobel, P. S. (1986). *The cactus primer*. Harvard University Press.
- Graham, C. H., Ferrier, S., Huettmann, F., Moritz, C., & Peterson, A. T. (2004). New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends in Ecology & Evolution*, 19, 497–503. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.07.006>
- Heikkinen, R. K., Luoto, M., Virkkala, R., Pearson, R. G., & Körber, J.-H. (2007). Biotic interactions improve prediction of boreal bird distributions at macro-scales. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 754–763. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00345.x>
- Hunt, D., Taylor, N., & Charles, G. (2006). *The new cactus lexicon*. DH Books.
- Kass, J. M., Vilela, B., Aiello-Lammens, M. E., Muscarella, R., Merow, C., & Anderson, R. P. (2018). Wallace: A flexible platform for reproducible modeling of species niches and distributions built for community expansion. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 1151–1156. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12945>
- Knouft, J. H., Losos, J. B., Glor, R. E., & Kolbe, J. J. (2006). Phylogenetic analysis of the evolution of the niche in lizards of the *Anolis sagrei* group. *Ecology*, 87, S29–S38. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[29:PAOTEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[29:PAOTEO]2.0.CO;2) [PMCID:16922300]
- Lavor, P., Calvente, A., Versieux, L. M., & Sanmartín, I. (2018). Bayesian spatio-temporal reconstruction reveals rapid diversification and Pleistocene range expansion in the widespread columnar cactus *Pilosocereus*. *Journal of Biogeography*, 46, 238–250. <https://doi.org/10.1111/jbi.13481>
- Liu, C., White, M., & Newell, G. (2013). Selecting thresholds for the prediction of species occurrence with presence-only data. *Journal of Biogeography*, 40, 778–789. <https://doi.org/10.1111/jbi.12058>
- Loaiza-S, C. R. (2017). Área de vida, distribución potencial y estado de conservación de *Espositoa frutescens* Madsen, 1989 (Cactaceae). *Ecología Aplicada*, 16, 1–7. <https://doi.org/10.21704/rea.v16i1.897>
- Loik, M. E., & Nobel, P. S. (1993). Freezing tolerance and water relations of *Opuntia fragilis* from Canada and the United States. *Ecology*, 74, 1722–1732. <https://doi.org/10.2307/1939931>
- Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. *Ecology Letters*, 11, 995–1003. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01229.x>
- Lott, E. J., & Atkinson, T. H. (2006). Mexican and Central American seasonally dry tropical forests: Chamela-

- Cuixmala, Jalisco, as a focal point for comparison. In R. T. Pennington, G. P. Lewis, & J. A. Ratter (Eds.), *Neotropical savannas and seasonally dry forests: Plant diversity, biogeography, and conservation* (pp. 315–342). CRC Press Taylor & Francis Group.
- Luna-Arangur , C., Sober n, J., & V zquez-Dom nguez, E. (2020). A tale of four bears: Environmental signal on the phylogeographical patterns within the extant *Ursus* species. *Journal of Biogeography*, *47*, 472–486. <https://doi.org/10.1111/jbi.13752>
- Morales, N. S., Fern ndez, I. C., & Baca-Gonz lez, V. (2017). MaxEnt's parameter configuration and small samples: Are we paying attention to recommendations? A systematic review. *PeerJ*, *5*, e3093. <https://doi.org/10.7717/peerj.3093>
- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, *3782*, 1–110. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3782.1.1>
- Morrone, J. J., Escalante, T., & Rodr guez-Tapia, G. (2017). Mexican biogeographic provinces: Map and shapefiles. *Zootaxa*, *4277*, 277–279. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4277.2.8>
- Mourelle, C., & Ezcurra, E. (1996). Species richness of Argentine cacti: A test of biogeographic hypotheses. *Journal of Vegetation Science*, *7*, 667–680. <https://doi.org/10.2307/3236378>
- Mourelle, C., & Ezcurra, E. (1997). Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors. *Journal of Vegetation Science*, *8*, 547–558. <https://doi.org/10.2307/3237206>
- Mungu a-Rosas, M. A., & Sosa, V. J. (2010). Phenology of *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae, tribe Cereeae): A columnar cactus with asynchronous pulsed flowering. *Plant Ecology*, *211*, 191–201. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9784-z>
- Nieder, R., & Benbi, D. K. (2008). *Carbon and nitrogen in the terrestrial environment*. Springer Science + Business Media B.V.
- Nobel, P. S. (1988). *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press.
- Nobel, P. S. (2011). *Sabidur a del desierto, agaves y cactus: CO2, agua, cambio clim tico*. Biblioteca B sica de Agricultura.
- Nobel, P. S., & Bobich, E. G. (2002). Environmental biology. In P. S. Nobel (Ed.), *Cacti: Biology and uses*. (pp. 57–74). University of California Press.
- Osorio-Olvera, L., Lira-Noriega, A., Sober n, J., Peterson, A. T., Falconi, M., Contreras-D az, R. G., Mart nez-Meyer, E., Barve, V., & Barve, N. (2020). Ntbox: An R package with graphical user interface for modelling and evaluating multidimensional ecological niches. *Methods in Ecology and Evolution*, *11*, 1199–1206. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13452>
- Pearson, R. G., Dawson, T. P., Berry, P. M., & Harrison, P. A. (2002). SPECIES: A spatial evaluation of climate impact on the envelope of species. *Ecological Modelling*, *154*, 289–300. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00056-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00056-X)
- Peterson, A. T. (2011). Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, *38*, 817–827. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02456.x>
- Peterson, A. T., Pape , M., & Sober n, J. (2008). Rethinking receiver operating characteristic analysis applications in ecological niche modeling. *Ecological Modelling*, *213*, 63–72. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.11.008>
- Peterson, A. T., & Sober n, J. (2012). Species distribution modeling and ecological niche modeling: Getting the concepts right. *Natureza & Conserva o*, *10*, 102–107. <https://doi.org/10.4322/natcon.2012.019>
- Peterson, A. T., Sober n, J., Pearson, R. G., Anderson, R. P., Mart nez-Meyer, E., Nakamura, M., & Ara jo, M. B. (2011). *Ecological niches and geographic distributions (MPB-49)*. Princeton University Press.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., Dud k, M., Schapire, R. E., & Blair, M. E. (2017). Opening the black box: An open-source release of Maxent. *Ecography*, *40*, 887–893. <https://doi.org/10.1111/ecog.03049>
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, *190*, 231–259. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Phillips, S. J., Dud k, M., & Schapire, R. E. (2004). *A maximum entropy approach to species distribution modeling* [Paper presentation]. Proceedings of the Twenty-First International Conference on Machine Learning, 83. <https://doi.org/10.1145/1015330.1015412>
- Prado, R. M. (2021). *Mineral nutrition of tropical plants*. Springer Nature Switzerland AG.
- Quipildor, V. B., Kitzberger, T., Ortega-Baes, P., Quiroga, M. P., & Premoli, A. C. (2018). Regional climate oscillations and local topography shape genetic polymorphisms and distribution of the giant columnar cactus *Echinopsis terscheckii* in drylands of the tropical Andes. *Journal of Biogeography*, *45*, 116–126. <https://doi.org/10.1111/jbi.13106>
- R Core Team. (2013). *R: A language and environment for statistical computing (Version 1.4.1)*. [Computer software]. <http://www.r-project.org/>
- Raxworthy, C. J., Ingram, C. M., Rabibisoa, N., & Pearson, R. G. (2007). Applications of ecological niche modeling for species delimitation: A review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Systematic Biology*, *56*, 907–923. <https://doi.org/10.1080/10635150701775111>
- Regos, A., Gagne, L., Alcaraz-Segura, D., Honrado, J. P., & Dom nguez, J. (2019). Effects of species traits and environmental predictors on performance and transferability of ecological niche models. *Scientific Reports*, *9*, 4221. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40766-5>[PMC][30862919]
- Rehfeldt, G. E., Jaquish, B. C., L pez-Upton, J., S enz-Romero, C., St Clair, J. B., Leites, L. P., & Joyce, D. G. (2014). Comparative genetic responses to climate for the varieties of *Pinus ponderosa* and *Pseudotsuga menziesii*: Realized climate niches. *Forest Ecology and Management*, *324*, 126–137. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.02.035>
- Rodr guez-Rodr guez, E. J., Beltr n, J. F., Tejedo, M., Nicieza, A. G., Llusia, D., M rquez, R., & Arag n, P. (2020). Niche models at inter- and intraspecific levels reveal hierarchical niche differentiation in midwife toads. *Scientific Reports*, *10*, 10942. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67992-6>[PMC][32616878]
- Rojas-Ar chiga, M., Mandujano, M. C., & Golubov, J. K. (2013). Seed size and photoblastism in species belonging to tribe Cacteeae (Cactaceae). *Journal of Plant Research*, *126*, 373–386. <https://doi.org/10.1007/s10265-012-0526-2>

- Schoener, T. W. (1970). Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, *51*, 408–418. <https://doi.org/10.2307/1935376>
- Shangguan, W., Dai, Y., Duan, Q., Liu, B., & Yuan, H. (2014). A global soil data set for earth system modeling. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, *6*, 249–263. <https://doi.org/10.1002/2013MS000293>
- Sheglovitova, M., & Anderson, R. P. (2013). Estimating optimal complexity for ecological niche models: A jackknife approach for species with small sample sizes. *Ecological Modelling*, *269*, 9–17. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2013.08.011>
- Shinneman, D. J., Means, R. E., Potter, K. M., & Hipkins, V. D. (2016). Exploring climate niches of ponderosa pine (*Pinus ponderosa* Douglas ex Lawson) haplotypes in the western United States: Implications for evolutionary history and conservation. *Public Library of Science One*, *11*, e0151811. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151811>
- Sillero, N., Arenas-Castro, S., Enriquez-Urzelai, U., Vale, C. G., Sousa-Guedes, D., Martínez-Freiría, F., Real, R., & Barbosa, A. M. (2021). Want to model a species niche? A step-by-step guideline on correlative ecological niche modelling. *Ecological Modelling*, *456*, 109671. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2021.109671>
- Simões, M., Romero-Alvarez, D., Nuñez-Penichet, C., Jiménez, L., & Cobos, M. E. (2020). General theory and good practices in ecological niche modeling: A basic guide. *Biodiversity Informatics*, *15*, 67–68. <https://doi.org/10.17161/bi.v15i2.13376>
- Syfert, M. M., Smith, M. J., & Coomes, D. A. (2013). The effects of sampling bias and model complexity on the predictive performance of MaxEnt species distribution models. *Public Library of Science One*, *8*, e55158. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0055158>
- Title, P. O., & Bemmels, J. B. (2018). ENVIREM: An expanded set of bioclimatic and topographic variables increases flexibility and improves performance of ecological niche modeling. *Ecography*, *41*, 291–307. <https://doi.org/10.1111/ecog.02880>
- Trejo, I., & Dirzo, R. (2002). Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, *11*, 2063–2084. <https://doi.org/10.1023/A:1020876316013>
- Velasco, J. A., & González-Salazar, C. (2019). Akaike information criterion should not be a “test” of geographical prediction accuracy in ecological niche modelling. *Ecological Informatics*, *51*, 25–32. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2019.02.005>
- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2008). Environmental niche equivalency versus conservatism: Quantitative approaches to niche evolution. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, *62*, 2868–2883. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00482.x>
- Warren, D. L., Glor, R. E., & Turelli, M. (2010). ENMTools: A toolbox for comparative studies of environmental niche models. *Ecography*, *33*, 607–611. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2009.06142.x>
- Warren, D. L., & Seifert, S. N. (2011). Ecological niche modeling in Maxent: The importance of model complexity and the performance of model selection criteria. *Ecological Applications*, *21*, 335–342. <https://doi.org/10.1890/10-1171.1>
- Yepez, E. A., & Williams, D. G. (2009). Precipitation pulses and ecosystem carbon and water exchange in arid and semi-arid environments. In E. De la Barrera & W. K. Smith (Eds.), *Perspectives in biophysical plant ecophysiology: A tribute to Park S. Nobel* (pp. 337–361). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Zappi, D. C. (1994). *Pilosocereus* (Cactaceae): The genus in Brazil. *Succulent Plant Research*, *3*, 1–160.
- Zhuo, Z., Xu, D., Pu, B., Wang, R., & Ye, M. (2020). Predicting distribution of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. in China. *BMC Ecology*, *20*, 46. <https://doi.org/10.1186/s12898-020-00314-6>

Associate Editor: Dr Nadia Bystrikova

CAPÍTULO III

Revisión taxonómica de *Pilosocereus* (Cactaceae) en México y América Central

RESUMEN. Las especies del género *Pilosocereus* distribuidas en México y América Central han sido menos estudiadas en comparación con las que se encuentran en el norte de América del Sur, el Caribe y Brasil. Por tanto, una revisión taxonómica de *Pilosocereus* en México y América Central es presentada. Seis especies son reconocidas en el presente estudio: *P. alensis*, *P. chrysacanthus*, *P. collinsii*, *P. cometes* (aplica el principio de prioridad sobre *P. leucocephalus*), *P. gaumeri* y *P. purpusii*. El reconocimiento de las especies es sustentado con base en análisis filogenéticos previos y en un estudio sobre las diferencias de sus nichos ecológicos. Excepto por *P. cometes*, todas son endémicas de México. Se proporcionan descripciones morfológicas, una clave de identificación de las especies, sinónimos, usos, fotografías, distribución geográfica y especímenes representativos revisados.

Palabras clave: cactáceas columnares, Cactoideae, Cereeae, Mesoamérica, morfología, taxonomía.

ABSTRACT. The species of the genus *Pilosocereus* distributed in Mexico and Central America have been less studied than those from the northern South America, the Caribbean, and Brazil. Therefore, a taxonomic revision of *Pilosocereus* in Mexico and Central America is presented. Six species are recognized in the present study: *P. alensis*, *P. chrysacanthus*, *P. collinsii*, *P. cometes* (applies the principle of priority in *P. leucocephalus*), *P. gaumeri*, and *P. purpusii*. The recognition of the species is based on previous phylogenetic analyses and a study on the differences of their ecological niches. Except for *P. cometes*, all of them are endemic to Mexico. Morphological descriptions, a species identification key, synonymies, uses, photographs, geographical distribution, and representative specimens reviewed are provided.

Keywords: Cactoideae, Cereeae, columnar cacti, Mesoamerica, morphology, taxonomy.

REVISIÓN TAXONÓMICA DE *PILOSOCEREUS* (CACTACEAE) EN MÉXICO Y AMÉRICA CENTRAL

INTRODUCCIÓN. El diverso género *Pilosocereus* Byles & G.D. Rowley es miembro de la subtribu Cereinae (tribu Cereeae), el cual junto con *Melocactus* Link & Otto, representan los dos géneros de la subtribu más ampliamente distribuidos en el continente Americano (Anderson, 2001; Barthlott *et al.*, 2015; Fantinati *et al.*, 2021). El área ancestral de *Pilosocereus* está probablemente en el noreste de Brasil, con posteriores eventos de migración a otros bosques tropicales estacionalmente secos y matorrales xéricos de Mesoamérica (México tropical y América Central) y norte de América del Sur (Lavor *et al.*, 2019). En los bosques tropicales estacionalmente secos, *Pilosocereus* tiene una alta importancia ecológica, proporcionando una de las fuentes primarias de recursos florales a polinizadores o visitantes (Munguía-Rosas *et al.*, 2010; Pennington *et al.*, 2000; Rocha *et al.*, 2007). Sus flores con antesis nocturna son polinizadas principalmente durante el verano por murciélagos u ocasionalmente por polillas (Anderson, 2001; Hunt *et al.*, 2006). Además, algunas especies de *Pilosocereus* son relevantes debido a sus usos (Arellano-Rodríguez *et al.*, 2003; de Lucena *et al.*, 2013; Diguët *et al.*, 1928; Véliz, 2008; Yetman, 2007).

La taxonomía de *Pilosocereus* ha sido históricamente controvertida. Lemaire (1839) propuso al género *Pilocereus* Lem., con el fin de agrupar aquéllas especies que presentan pilosidad en las ramas. Sin embargo, este nombre resultó nomenclaturalmente ilegítimo, debido a que designó como tipo a *P. senilis*, el cual es el mismo tipo de otro género llamado *Cephalocereus* Pfeiff. (Pfeiffer, 1838). Más tarde, Schumann (1894) propuso la inclusión de las especies con pilosidad, en dos géneros: *Pilocereus* con pilosidad en el costado de las ramas y *Cephalocereus* con esta en el ápice de las ramas. Sin embargo, *Pilocereus* resultó ser nuevamente un nombre ilegítimo, ante la carencia de un tipo. Posteriormente, Britton y Rose (1920), incluyeron en *Cephalocereus* a todas las especies columnares con pilosidad, tanto en el costado como en el ápice. Más adelante, con el fin de evitar la sinonimia entre *Pilocereus* y *Cephalocereus*, Byles y Rowley (1957) propusieron el nombre genérico de *Pilosocereus* para reemplazar a *Pilocereus* K.Schum. no Lem. Sin embargo, Buxbaum (1958) no aceptó la separación de las especies norteamericanas de *Pilosocereus* de las de *Cephalocereus*, y Bravo-Hollis (1978) consideró a *Pilosocereus*, un subgénero de *Cephalocereus*. Desde entonces y siguiendo los trabajos de Taylor y Zappi (1989), Hunt y Taylor (1990), la revisión taxonómica de Zappi (1994) y la modificación posterior por Hunt *et al.* (2006), la circunscripción del género *Pilosocereus* se ha mantenido relativamente estable.

El conocimiento actual de las relaciones filogenéticas y los patrones evolutivos en Cactaceae ha revelado concluyentemente que *Pilosocereus* anida en un clado integrado por las tribus Browningieae, Cereeae (subtribu Cereinae) y Trichocereae, las cuales diversificaron en América del Sur (Bárcenas *et al.*, 2011; Hernández-Hernández *et al.*, 2011; Nyffeler & Egli, 2010) y no están cercanamente relacionadas a *Cephalocereus* (tribu Echinocereae). La clasificación infragenérica de *Pilosocereus* propuesta por Zappi (1994) y posteriormente retomada por Hunt *et al.* (2006), reconoce a los subgéneros *Pilosocereus* y *Gounellea*. Sin embargo, los análisis filogenéticos de Lavor *et al.* (2020) infieren a *Pilosocereus* como polifilético y proponen a *Xiquexique* como un nuevo género caracterizado por caracteres moleculares y morfológicos para incluir a todas las especies (3

spp.) anteriormente ubicadas en el subgénero *Gounellea*. Además, un clado —grupo *P. leucocephalus sensu stricto* (s.s.) — que incluye a las especies nativas de México y América Central, está fuertemente apoyado en la primera filogenia molecular de *Pilosocereus* (Calvente *et al.*, 2017) y sustentado en análisis filogenéticos recientes (Franco-Estrada *et al.*, 2022a).

Las especies de *Pilosocereus* distribuidas en México y América Central han recibido la menor atención desde una perspectiva taxonómica, en comparación con aquellas que se encuentran en Brasil (p. ej. Bonatelli *et al.*, 2014; Zappi, 1994), en el Caribe y en el norte de América del Sur, en donde un amplio estudio se llevó a cabo (Franck *et al.*, 2019). Por tal motivo, en este trabajo se desarrolla una revisión taxonómica de las especies de *Pilosocereus* distribuidas en México y América Central, incluyendo una clave de identificación actualizada, descripciones de especies y una síntesis de la información publicada sobre su sistemática e historia natural.

MATERIALES Y MÉTODOS. El trabajo de investigación se llevó a cabo mediante recientes colectas de campo para las especies del grupo (Franco-Estrada *et al.*, 2022a), así como por la revisión de ejemplares en diferentes herbarios mexicanos (CIDIIR, ENCB, FCME, HCIAD, IBUG, IZTA, MEXU, OAX, UAMIZ y UAT), y a través de imágenes digitales de NY, TEFH y US. Información complementaria fue obtenida de las bases de datos de acceso libre SERNEC (<https://sernecportal.org/portal/index.php>) y GBIF (<https://www.gbif.org/>). En GBIF, la búsqueda se realizó exclusivamente para registros con las siguientes características: la palabra del género “*Pilosocereus*”, ejemplares preservados en herbario y distribución geográfica en México y América Central (Belice, Costa Rica, El Salvador, Guatemala, Honduras, Nicaragua y Panamá). La liga de acceso de la búsqueda realizada en GBIF es DOI: <https://doi.org/10.15468/dl.afmjys>.

La medición de las estructuras vegetativas y reproductivas se realizó en ejemplares provenientes de diferentes localidades y a lo largo de todo su intervalo de distribución geográfica. Esta información se complementó con el reporte previo de las especies del grupo (Franco-Estrada *et al.*, 2022a). Además, se realizó una revisión de la literatura relevante para las especies en estudio (Arias *et al.*, 2012; Bravo-Hollis, 1978; Cerén *et al.*, 2015; Paredes *et al.*, 2000; Véliz, 2008).

RESULTADOS. Seis especies son reconocidas para México y América Central (Figuras 1–12), como resultado de un estudio sobre las relaciones filogenéticas con base en caracteres morfológicos y moleculares, complementado con un análisis de la preferencia del nicho y distribución del grupo *P. leucocephalus* (Franco-Estrada *et al.*, 2022a, 2022b).

Los resultados relevantes incluyen la designación de un epítipo para *P. alensis*, la corrección del lectotipo de *P. collinsii* (designado por Zappi, Succ. Pl. Res. 3: 150. 1994) con base en la revisión de su protólogo y un neotipo para *P. cometes*, reconociéndose así el principio de prioridad sobre *P. leucocephalus*.

Tratamiento taxonómico de *Pilosocereus* en México y América Central

Pilosocereus Byles & G.D. Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19(3): 66. 1957. **TIPO:** *Pilosocereus leucocephalus* Poselg.

= *Pseudopilosocereus* Buxb. Beitr. Biol. Pflanzen 44: 249. 1968. **TIPO:** *Pilosocereus arrabidae* Lem.

Descripción. Plantas arbustivas o arborescentes, 1.5–8 m de alto; **ramas** 4–14 cm de ancho, verde claro a azul verdoso claro en el ápice; **costillas** 6–16, 7–35 mm de alto, 9–43 mm de ancho, 13–54 mm distantes entre sí; **aréolas** circulares a elípticas, 1.7–6 mm de largo, 1.7–5.5 mm de ancho, 8–26 mm distantes entre sí; **espinas** amarillas, marrón oscuro o marrón anaranjadas usualmente en el ápice de las ramas, espinas radiales 7–22 mm de largo; **zona fértil**, en las ramas terminales, prolongándose hacia abajo en forma continua o discontinua, con **tricomas** 1.7–15 cm de largo; **flores** 4–10 cm de largo, perianto 2–5 cm de ancho interno, tépalos internos blancos o rosados, estilo 4–9 cm de largo; **frutos** globoso-deprimidos, purpuras, a veces con tonos rojizos, cuando inmaduros verde amarillentos, glabros o con escamas pequeñas y escasas, dehiscencia por hendiduras laterales o centrales irregulares, con segmentos secos del perianto persistentes; **semillas** 1.5–2.8 mm de largo, 1–1.9 mm de ancho, región hilo-micropilo (RHM) 0.4–1.3 mm de largo, 0.3–0.8 mm de ancho.

Clave de especies de *Pilosocereus* en México y América Central
(Modificada de Franco-Estrada *et al.*, 2022a)

- | | |
|--|-------------------------|
| 1. Ramas de 7.2–14 cm de ancho, con la región apical generalmente verde azulado; costillas de 1.2–3.5 cm de alto y 2–4 cm de ancho; flores con los tépalos internos rosados..... | 2 |
| 1. Ramas a menudo de 4–7 cm de ancho, con la región apical generalmente de verde claro a oscuro; costillas de 0.7–1.6 cm de alto y 1–2 cm de ancho; flores con los tépalos internos blancos..... | 4 |
| 2. Aréolas de 1.7–3 mm de largo; tricomas de 5 a 15 cm de largo..... | <i>P. alensis</i> |
| 2. Aréolas de 3.2–6 mm de largo; tricomas usualmente de 2.5 a 6 cm de largo... | 3 |
| 3. Arborescente; distancia entre costillas menor de 4 cm; semillas de alrededor de 1.8 mm de largo..... | <i>P. chrysacanthus</i> |
| 3. Arbustiva; distancia entre costillas mayor de 4 cm; semillas de alrededor de 2.1 mm de largo..... | <i>P. cometes</i> |
| 4. Largo de las espinas radiales de alrededor de 1 cm; distancia entre aréolas menor de 1.5 cm; semillas de alrededor de 1.3 mm de ancho..... | <i>P. purpusii</i> |
| 4. Largo de las espinas radiales de alrededor de 1.5 cm; distancia entre aréolas mayor de 1.5 cm; semillas por lo general de 1.4–1.8 mm de ancho..... | 5 |
| 5. Aréolas elípticas; espinas marrón oscuras; tricomas de 2–6.5 cm de largo..... | <i>P. collinsii</i> |
| 5. Aréolas circulares; espinas amarillas; tricomas de 1.7–2.3 cm de largo..... | <i>P. gaumeri</i> |

1. PILOSOCEREUS ALENSIS (F.A.C.Weber) Byles & G.D. Rowley, *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* 19: 66. 1957. ≡ *Pilocereus alensis* F.A.C.Weber, *Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris)* 11(6): 508 (–509). 1905. ≡ *Cephalocereus alensis* (F.A.C.Weber) Britton & Rose, *Contr. U.S. Natl. Herb.* 12: 415. 1909. ≡ *Cereus alensis* (F.A.C.Weber) Vaupel, *Monatsschr. Kakteenk.* 23: 23, 24, 83. 1913. **TIPO:** MEXICO, Jalisco, [Mpio. Pihuamo], Sierra del Alo, near Manzanillo, *s.f.*, *L. Diguet s.n.* (holotipo: P?; isotipos: US?, RB barcode RB00537920!). **EPITIPO (designado aquí):** MÉXICO, Durango, Pueblo Nuevo, *D.Franco-Estrada et al.* 62 (MEXU No. pendiente). Nota: se designa un epitipo aquí debido a que el ejemplar tipo solo está constituido por una parte de tallo con tricomas, rasgo relevante para el género, pero poco informativo para diferenciarlo del resto de las especies con esta característica.

= *Pilocereus houlettii* Lem., Rev. Hort. (Paris) 428. 1862. ≡ *Pilocereus houlettianum* Lem., Rev. Hort. (Paris) 428. 1862. ≡ *Cereus houlettii* Lem., Gard. Chron., ser 3 32: 252. 1902. ≡ *Cereus houlettii* (Lem.) A. Berger, Rep. Mo. Bot. Gard. 16: 70. 1905. TIPO: México, Sonora (no conservado).

= *Cereus forsteri* Sencke, Cat. 1861. ≡ *Pilocereus forsteri* (Sencke) Lem., Ill. Hort. 13: 472. 1866. TIPO: localidad desconocida (no conservado).

= *Pilocereus marschalleckianus* Zeiss., Monatsschr. Kakteenk. 8(3): 34. 1898. TIPO: México?, Sonora? (no conservado).

Nombres comunes y usos. Aaqui jímsera (Mayo), Barba de viejo, Matácachi y Matagochi (Guarijío), Pitahaya barbón o barbona. En Sonora, los pueblos denominados Guarijío y Mayo consumen sus frutos (Diguët *et al.*, 1928; Gentry, 1942; Paredes *et al.*, 2000; Yetman, 2007).

Descripción. Plantas arbustivas o a veces arborescentes, 2–7(8) m de alto; **ramas** 7–12 cm de ancho, azul verdoso claro en el ápice; **costillas** 9–15, 14–23 mm de alto, 19–30 mm de ancho, 23–42 mm distantes entre sí; **aréolas** circulares, 1.7–3 mm de largo y de ancho, 9–14 mm distantes entre sí; **espinas** marrón anaranjadas usualmente en el ápice de las ramas, espinas radiales 10–17(20) mm de largo; **zona fértil**, en las ramas terminales, prolongándose hacia abajo en forma continua, con **tricomas** 5–15 cm de largo; **flores** 6–8 cm de largo, perianto 2.5–3.5 cm de ancho interno, tépalos internos rosados, estilo 4.5–8 cm de largo; **frutos** purpuras, cuando inmaduros verde amarillentos; **semillas** 2.2–2.8 mm de largo, 1.5–1.9 mm de ancho, RHM 0.8–1.3 mm de largo, 0.4–0.8 mm de ancho. Figura 1.

Etimología. Debe su nombre a la Sierra del Alo (Jalisco), donde fue encontrada por León Diguët durante su último viaje a México (1901–1904).

Discusión. Algunas características similares de la morfología de esta especie con sus especies más cercanas han generado identificaciones erróneas. Ha sido confundida, a veces, con *P. cometes* (= *P. leucocephalus*), *P. chrysacanthus* y *P. purpusii* por el número de costillas y el ancho del tallo. *P. alensis* se distingue de esas tres especies por la combinación del hábito arbustivo, las aréolas de 2–3 mm, las espinas marrón anaranjado, los tricomas de hasta 15 cm de largo y las semillas de 2.2–2.8 mm de largo (Franco-Estrada *et al.*, 2022a). Además, los requerimientos ambientales para esta especie también difieren del resto, ya que tolera temperaturas frías (3–14 °C) y frecuentemente se localiza en zonas con irregularidades en la superficie del terreno. Para *P. alensis* se infiere divergencia de nicho ecológico entre las especies del grupo (Franco-Estrada *et al.*, 2022b).

Pilosocereus guerreronis (*Pilocereus guerreronis*) ha sido incluida erróneamente como conoespecífica de *P. alensis* (Anderson, 2001; Hunt *et al.*, 2006; Korotkova *et al.*, 2021; Zappi, 1994), lo cual se aclara en el apartado de *P. purpusii*.



Figura 1. *Pilosocereus alensis*. a) hábito, b) rama reproductiva, c, d) flor, vistas frontal y lateral y e) fruto. a, b, de Franco-Estrada et al. 61, Mezquital, Durango, Méx.; c, de Franco-Estrada & Sánchez 55, Trinidad García de la Cadena, Zacatecas, Méx.; d, de Franco-Estrada et al. 62, Pueblo Nuevo, Durango, Méx.; e, de Millán-Otero, Badiraguato, Sinaloa, Méx.

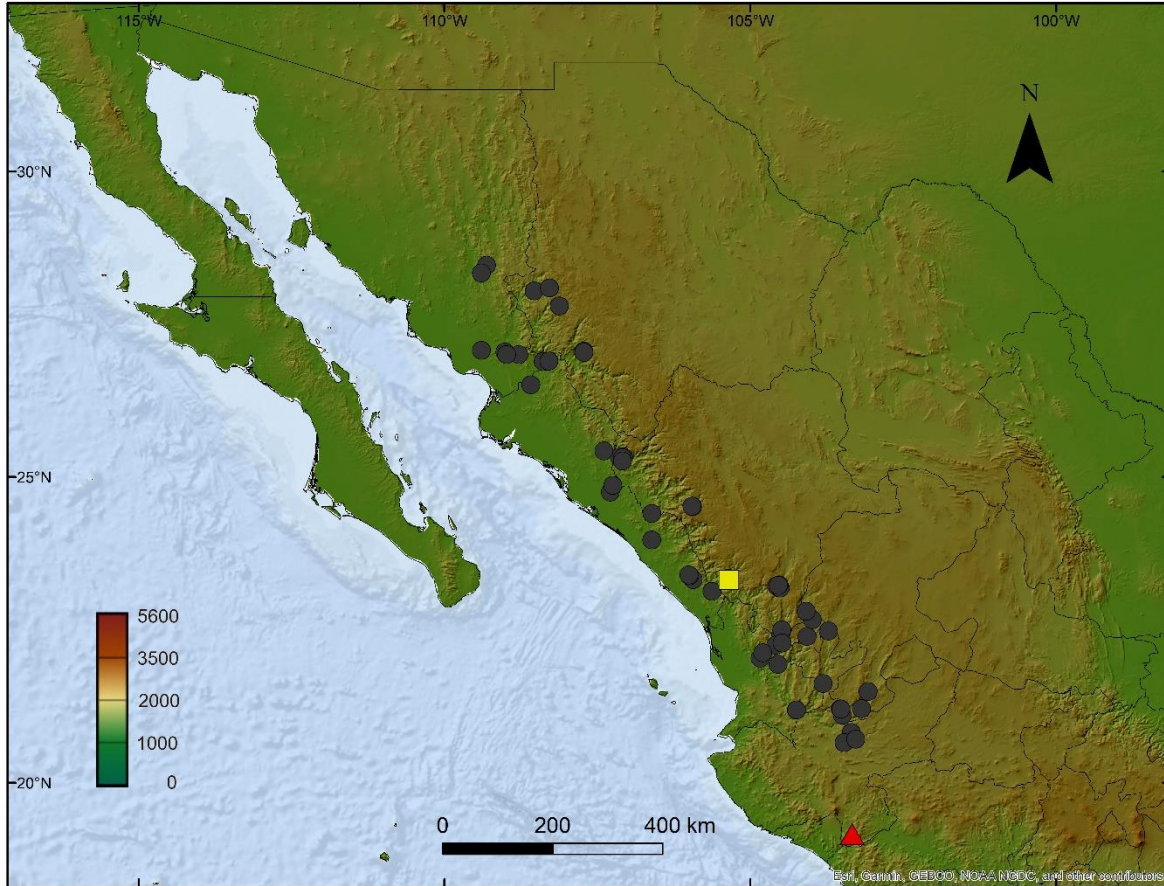


Figura 2. Distribución geográfica de *Pilosocereus alensis* (●). El triángulo indica la localidad del tipo y el cuadrado hace referencia a la localidad del epitipo.

Fenología. Florece de mayo a agosto y fructifica de junio a septiembre, incluso hasta enero. Los principales polinizadores son probablemente murciélagos, como se ha sugerido para la mayoría de las especies del género (Anderson, 2001; Hunt *et al.*, 2006; Rocha *et al.*, 2019; Zappi, 1994). Los dispersores de las semillas son desconocidos, aunque la morfología del fruto sugiere su dispersión por vertebrados voladores (aves y murciélagos), tal como se ha observado en algunos *Pilosocereus* y otras cactáceas columnares (Godínez-Alvarez & Valiente-Banuet, 2000; Munguía-Rosas *et al.*, 2009; Soriano & Ruiz, 2002; Wendelken & Martin, 1988).

Distribución. Occidente de México, desde la parte suroeste de Chihuahua y sureste de Sonora hasta Jalisco. Endémica de México. Crece principalmente en el bosque tropical estacionalmente seco, desde los 78 hasta los 1,700 m s.n.m., aunque eventualmente se le encuentra a los 70 m y por debajo de los 200 m. Figura 2.

Especímenes examinados. MÉXICO. Chihuahua. Batopilas: 1910, *Palmer s.n.* (NY); 6 Jun 1973, *Bye 4000* (CM, COLO, ECON, GH, MEXU). Ocampo: 24 Sep 1994, *Spellenberg et al. 12219* (MEXU, NMC). Uruachi: 18–21 Jul 2010, *Tejero-Díez & Torres 6179* (MEXU). **Durango.** Mezquital: 25 Mar 2010, *Ramírez 3279* (CIIDIR); 8 Nov 2018, *Franco-Estrada et al. 61* (MEXU); 15 Aug 1897, *Rose 3484* (US). Pueblo Nuevo: 9 Nov 2018, *Franco-Estrada et al. 62* (MEXU); 26 Nov 2013, *González & Torres 4572* (CIIDIR); 13 Dec 2012, *Noriega et al. 97* (CIIDIR). San Dimas: 19 Dec 2012, *González & Torres 4464*

(CIIDIR); 2 Jul 2010, *Martínez 46* (CIIDIR). Tamazula: 11 Apr 2013, *Retana et al. 202* (CIIDIR); 12 Apr 2013, *Retana et al. 219* (CIIDIR); 13 Apr 2013, *Retana et al. 226* (CIIDIR). **Jalisco.** [Pihuamo], *Diguet s.n.* (RB). Guadalajara: 21 Jul 1892, *Pringle 5301* (GH, VT); 31 May 1986, *Guzmán 73* (IBUG). Huejuquilla [el Alto]: 21 Aug 2003, *Hernández 3692* (MEXU). Mezquitic: 4 Jan 1985, *Pérez de la Rosa 895* (IBUG). San Martín de Bolaños: 30 Dec 1984, *Arreola 121* (IBUG); 25 May 1990, *Flores & Martínez 1772* (MEXU). Zapopan: 28 Feb 1980, *Pérez s.n.* (IBUG, MEXU); 26 Aug 1984, *Arreola & Vázquez 59* (IBUG); Feb 1989, *Reyna s.n.* (IBUG); 5 May 1979, *García s.n.* (IBUG); 8 Feb 1995, *Arreola & Nepote 1429* (IBUG); 15 Jul 1985, *Arreola 187* (IBUG); 8 Feb 1995, *Arceta-González et al. 1* (IBUG); [Zapopan], Mar 1912, *Diguet s.n.* (F, P). **Nayarit.** Del Nayar: 4 Jul 1993, *Arreola et al. 1354* (IBUG); 6 Dec 2016, *González et al. 4849f* (CIIDIR); [Del Nayar], 28 Jul 1990, *Trejo 1409* (MEXU); [Del Nayar], 23 Jan 1976, *Kimnach & Sánchez-Mejorada 1879* (MEXU). Ixtlán del Río: 20 Apr 1951, *McVaugh & Hoover 12055* (MICH); 22 Jul 1992, *Acevedo & Sosa 1303* (IBUG, WIS). Ruíz: 19 Jan 2016, *González et al. 4823g* (CIIDIR). **Sinaloa.** Choix: 29 May 1988, *Vega & Aguiar 2723* (MEXU). Concordia: 27 Feb 2007, *Ruiz et al. 2007–18* (HCIAD); 24 Feb 2010, *Van Devender et al. 2010–70* (HCIAD); 17 Nov 2010, *Ruiz et al. 2010–499* (HCIAD). Culiacán: 18 Sep 1993, *Vega et al. 4807* (MEXU). [El Fuerte], 1965, *Bravo s.n.* (MEXU). **Sonora.** Álamos: 15 Mar 1910, *Rose et al. 12886* (GH, NY, US); 22 Mar 1953, *Blakley B–1703* (DES); 20 Mar 1992, *Eggle et al. 2000* (K, MEXU, ZSS); 20 Sep 1965, *Felger & Foster 13335* (ARIZ); 20 Feb 1972, *Felger et al. 20330* (ARIZ, MEXU); 12 Mar 1993, *Van Devender et al. 93–180* (ARIZ). Navojoa: 13 Mar 1910, *Rose et al. 12886* (NY). Yécora: 27 May 2004, *Van Devender & Reina 2004–600* (ASU, USON). **Zacatecas.** Apozol: 5 May 1998, *Carrillo-Reyes et al. 304* (IBUG). Moyahua [de Estrada]: 20 Jun 1997, *E.D. Enríquez E. & J.J. Balleza C. 1561* (MEXU). Trinidad García de la Cadena: 7 Sep 2018, *Franco-Estrada & Sánchez 55* (MEXU); 1 Apr 2001, *Carrillo-Reyes et al. 1573* (IBUG); 4 Apr 2011, *Carrillo-Reyes & Castro-Castro 6307* (IBUG).

2. PILOSOCEREUS CHRYSACANTHUS (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Byles & G.D.Rowley, *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* 19(3): 66. 1957. ≡ *Pilocereus chrysacanthus* F.A.C.Weber ex K.Schum., *Gesamtbeschr. Kakt.* 178. 1897. ≡ *Cereus chrysacanthus* (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Orcutt, *W. Amer. Sci.* 13: 63. 1902. ≡ *Cephalocereus chrysacanthus* (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Britton & Rose, *Contr. U.S. Natl. Herb.* 12: 416. 1909. ≡ *Cephalophorus chrysacanthus* (F.A.C.Weber ex K.Schum.) Boom, *Succulenta* (Netherlands) 46: 107. 1967. **TIPO:** Mexico, near Tehuacán, *Weber s.n.* (no conservado). **NEOTIPO (designado por Zappi, Succ. Pl. Res. 3: 144. 1994):** Mexico, Puebla, Tehuacán, 30 Aug to 8 Sep 1905, *J.N.Rose, J.H.Painter & J.S.Rose 9993* (US barcode 00170926!; isoneotipos: F No. 708229!, GH No. 01005760!, NY barcode 02256593!).

= *Pilocereus tehuacanus* Weing., *Z. Sukkulantenk.* 3: 58. 1927. ≡ *Cereus tehuacanus* (Weing.) Werderm. in Backeberg, *Neue Kakteen.* 71. 1931. ≡ *Cephalocereus tehuacanus* (Weing.) Borg, *Cacti* (Borg), ed. 2. 150. 1951. ≡ *Pilosocereus tehuacanus* (Weing.) Byles & G.D.Rowley, *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* 19: 69. 1957. **TIPO:** Mexico, Puebla, Tehuacán area, *C.A.Purpus s.n.*, 1907 (no conservado).

= *Cephalocereus quadricentralis* E.Y.Dawson, *Allan Hancock Found. Publ. Occas. Pap.* 1: 14, tab. 3, fig. 5. 1948. ≡ *Pilosocereus quadricentralis* (E.Y.Dawson) Backeb., *Cactaceae* (Backeberg) 4: 2437. 1960. **TIPO:** Mexico, Oaxaca, east of Oaxaca-Chiapas, Pan-Pacific Highway, 1,000 m, 25 Jan 1947, *E.Y.Dawson 3004* (holotipo: AHFH No. 8259). *Nota:* holotipo transferido a RSA (barcode RSA0008868!).

Nombres comunes y usos. Barba de viejo, Pitayo de abuelito, Viejita, Viejito, Viejo. Los frutos se consumen localmente y las semillas se mezclan con masa de maíz para hacer tortillas (Arias *et al.*, 2012; Diguët *et al.*, 1928; Yetman, 2007).

Descripción. Plantas arborescentes, 2–6 m de alto; **ramas** 7.5–12 cm de ancho, azul verdoso claro en el ápice; **costillas** 8–16, 12–29 mm de alto, 17–35 mm de ancho, 22–43 mm distantes entre sí; **aréolas** circulares, 3–6 mm de largo, 3–5 mm de ancho, 8–22 mm distantes entre sí; **espinas** amarillas usualmente en el ápice de las ramas, espinas radiales 9–20 mm de largo; **zona fértil**, en las ramas terminales, prolongándose hacia abajo en forma discontinua, con **tricomas** 2.5–5 cm de largo; **flores** 6–10 cm de largo, perianto 3–5 cm de ancho interno, tépalos internos rosados, estilo 4–9 cm de largo; **frutos** púrpuras, cuando inmaduros verde amarillentos; **semillas** 1.5–2.2 mm de largo, 1–1.6 mm de ancho, RHM (0.4)0.6–1 mm de largo, 0.3–0.5 mm de ancho. Figura 3.

Etimología. El nombre hace referencia a sus espinas doradas (*chrysacanthus* [griego] = dorado).

Discusión. A menudo *P. chrysacanthus* es confundida con *P. cometes* (= *P. leucocephalus*). Anteriormente se le reconocía como una especie distinta de *P. quadricentralis*, aunque ahora se sabe que corresponden a la misma especie. Los diversos tonos de coloración en las espinas, la presencia de espinas centrales y el azul verdoso claro del ápice de las ramas de *P. chrysacanthus* han causado esta confusión. *Pilosocereus chrysacanthus* presenta por lo general espinas amarillas en el ápice de las ramas, a veces con tonos de amarillo a marrón anaranjado. Asimismo presenta de 1–4 espinas centrales en la parte media de las ramas maduras y la distancia entre las aréolas es de 11 a 22 mm, mientras que su tamaño es de alrededor de 5 mm (Franco-Estrada *et al.*, 2022a). Para *P. chrysacanthus* se reconocen diferencias ecológicas estadísticamente significativas entre sus especies hermanas del grupo (Franco-Estrada *et al.*, 2022b).

Fenología. Florece de marzo a septiembre y fructifica de (marzo) abril a octubre. Las flores son visitadas por varias especies de polinizadores nocturnos *Leptonycteris curasoae*, *L. nivalis* y *Choeronycteris mexicana*, incluso por *Sturnira lilium*, una especie de murciélago frugívoro (Burke *et al.*, 2019; Valiente-Banuet *et al.*, 1997). Los dispersores de las semillas son desconocidos, aunque la morfología del fruto sugiere una dispersión por vertebrados voladores (aves y murciélagos), tal como se ha observado en algunos *Pilosocereus* y otras cactáceas columnares (Godínez-Alvarez & Valiente-Banuet, 2000; Munguía-Rosas *et al.*, 2009; Soriano & Ruiz, 2002; Wendelken & Martin, 1988).

Distribución. Centro y sur de México, en Guerrero, Morelos, Oaxaca y Puebla. Endémica de México. Crece principalmente en el bosque tropical estacionalmente seco, desde los 550 hasta los 1,950 m s.n.m., con mayor presencia a partir de los 1,000 m. Figura 4.



Figura 3. *Pilocereus chrysacanthus*. a) hábito, b) rama reproductiva, c, d) flor, vistas frontal y lateral y e) fruto (inmaduro). a, b, de Franco-Estrada et al. 34, Santa María Tecomavaca, Oaxaca, Méx.; c, de Franco-Estrada et al. 42, Acatlán, Puebla, Méx.; d, e, de Franco-Estrada et al. 36, San Juan Bautista Atlatlahuca, Oaxaca, Méx.

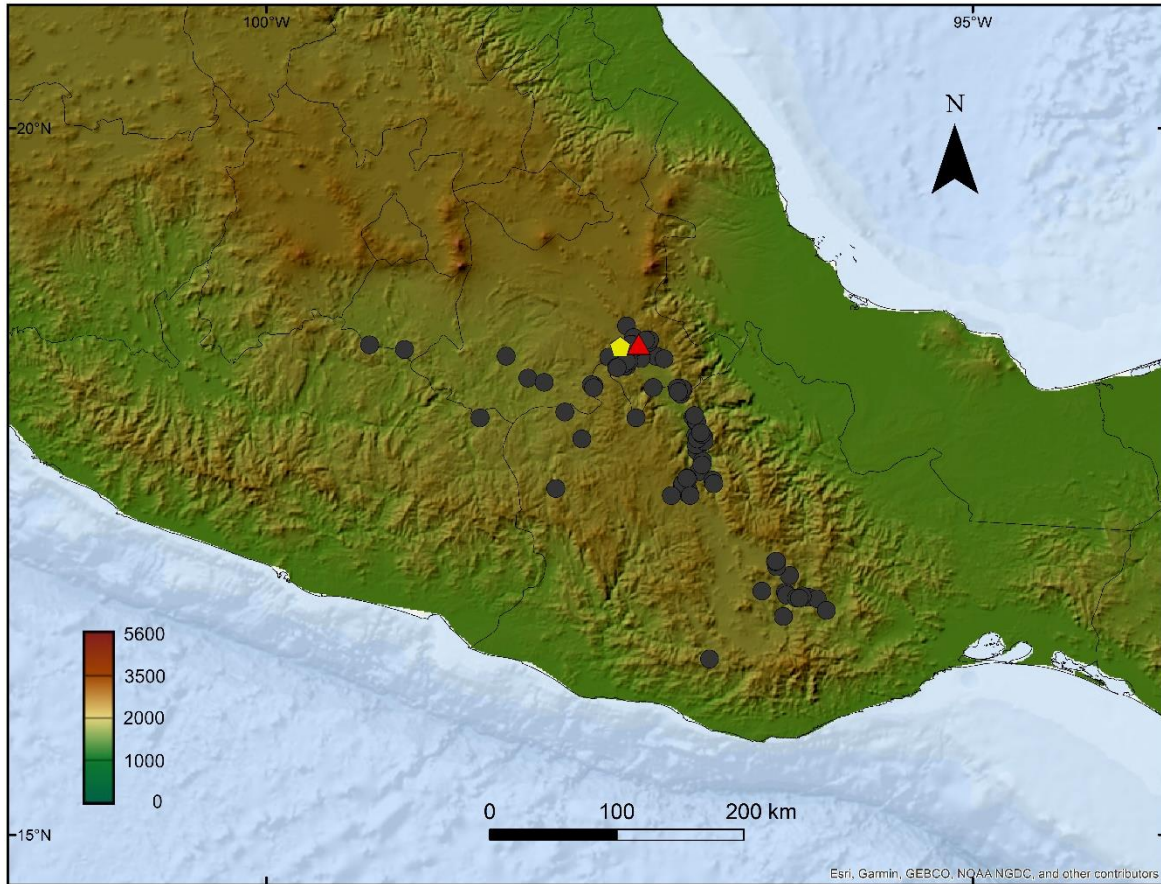


Figura 4. Distribución geográfica de *Pilosocereus chrysacanthus* (●). El triángulo indica la localidad del tipo y el pentágono hace referencia a la localidad del neotipo.

Especímenes examinados. MÉXICO. Guerrero. Xochihuehuetlán: 10 Oct 1987, *Endañú-López 159* (IZTA). **Morelos.** Tilzapotla: 21 Mar 1968, *Vazquez 1955* (MEXU). Tlaquiltenango: 10 Dec 2000, *Gómez-Hinostrosa 1807* (MEXU). **Oaxaca.** Asunción Nochixtlán: 28 Jul 1907, *Conzatti 1934* (F, MEXU). Mitla: Jan 1978, *Cheuva 100* (MEXU); 4 May 2009, *Hernández & López 89* (MEXU); 7 Apr 2009, *Hernández & López 52* (MEXU). San Baltazar Chichicápam: 17 Apr 2011, *Pérez-Cruz 297* (OAX). San Jerónimo Coatlán: 20 Apr 1990, *Reyes et al. 2357* (ARIZ). San Juan Bautista Atlatlahuca: 5 Sep 1992, *Vásquez-Dávila & Martínez 9* (MEXU); 20 Jun 2018, *Franco-Estrada et al. 36* (MEXU); [San Juan Bautista Atlatlahuca], 31 Jul 1985, *Lorence et al. 4659* (MEXU, OAX). San Juan Bautista Cuicatlán: 5 Aug 1990, *Arias et al. 858* (MEXU); 19 Apr 2002, *Cruz-Espinosa & San Pedro 537* (MEXU); 2 Dec 1993, *Torres 164* (MEXU); 8 Dec 1993, *Torres 111* (MEXU); 23 Jun 2009, *Medina et al. 4695* (MEXU); 19 Jun 2018, *Franco-Estrada et al. 35* (MEXU). San Pedro Totolapa: 21 Jul 2001, *Gómez-Hinostrosa 2041* (MEXU); 21 Mar 1957, *Bravo s.n.* (MEXU); 29 Apr 1987, *Saynes 1207* (OAX); 20 Jun 2018, *Franco-Estrada et al. 37* (MEXU); 20 Jun 2018, *Franco-Estrada et al. 38* (MEXU). Santa María Tecomavaca: 19 Jun 2018, *Franco-Estrada et al. 34* (MEXU). Santa María Zoquitlán: 29 Apr 1988, *Acosta 959* (UAMIZ); 3 Apr 2019, *Franco-Estrada & Arias 64* (MEXU). Santiago Chazumba: 9 Aug 2006, *Hernández & Barba 41* (MEXU); 4 Dec 1992, *Guzmán & Arias 944* (MEXU). Santiago Huaucilla: 11 Aug 2011, *Franco-Estrada & Cervantes 22* (ENCB, IZTA, MEXU). Santo Domingo Tehuantepec: Mar 1958, *Rita 363* (FCME). Santos Reyes Pápalo: 15 Sep 1948, *Miranda 4655* (MEXU). Teotitlán de Flores

Magón: Jan 1978, *Cheuva 122* (MEXU); 13 Jul 1990, *Gama et al. 32* (MEXU); 24–29 Mar 1919, *Conzatti 3452* (MEXU); 9 May 1982, *Colmenero s.n.* (ENCB). Tepelmeme: 26 Mar 1994, *Guzmán et al. 1062* (MEXU). Tlacolula: 12 May 2001, *Abascal et al. s.n.* (FCME). Valerio Trujano: 4 Sep 1905, *Rose et al. 10109* (NY, US); 23 Jun 1899, *Rose & Hough 4662* (US). **Puebla.** Acatlán: 24 Jun 2018, *Franco-Estrada et al. 42* (MEXU). Ajalpan: 18 Jun 2018, *Franco-Estrada et al. 32* (MEXU); 18 Jun 2018, *Franco-Estrada et al. 33* (MEXU). Caltepec: 30 Apr 2000, *Guízar & Miranda 4908a* (IBUG, IZTA, UAMIZ). Chapulco: 7 Aug 2006, *Hernández & Barba 17* (MEXU). Petlalcingo: 1 Aug 1988, *Cornejo 6* (FCME). Tehuacán: 21 Oct 1979, *Scheinvar et al. 2452* (MEXU); 25 Jun 1974, *Wolfgang & Bravo 3136* (MEXU); 9 Jul 1990, *Arias et al. 833* (MEXU); 9 Mar 1989, *Hernández & Reyes 1094* (MEXU); 30 Aug to 8 Sep 1905, *Rose et al. 9993* (F, GH, NY, US); Jul 1903, *Diguet s.n.* (P); 31 Jul 1988, *Morales s.n.* (FCME). Tepexi de Rodríguez: 18 May 1986, *González & Cid s.n.* (FCME, MEXU); 2 Jan 1987, *González & Cid s.n.* (FCME).

3. PILOSOCEREUS COLLINSII (Britton & Rose) Byles & G.D.Rowley, *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* 19(3): 66. 1957. \equiv *Cephalocereus collinsii* Britton & Rose, *Cactaceae* (Britton & Rose) 4: 269, fig. 242. 1923. \equiv *Pilocereus collinsii* (Britton & Rose) F.M.Knuth, *Kaktus-ABC* [Backeb. & Knuth] 330. 1936. **LECTOTIPO:** Mexico, Oaxaca, [Tehuantepec], near [San] Gerónimo, Apr 1923, *C.A.Purpus s.n.* (US barcode 00115537!; isolectotipos: NY barcode 118700!, 120551!, 120552!). **Nota:** la designación del lectotipo por Zappi (*Succ. Pl. Res.* 3: 150. 1994) es incorrecta debido a que al publicarse el nombre por Britton & Rose (*Cactaceae* 4: 269. 1923) sí se indicó la localidad, el colector y la fecha de colecta (mes y año).

Nombres comunes y usos. Abuelito, Órgano, Pitaya de borracho, Pitayo viejo. Usos desconocidos.

Descripción. Plantas arbustivas, 1.5–5 m de alto; **ramas** 4.5–7 cm de ancho, verde medio; **costillas** 7–12, 7–15 mm de alto, 10–18 mm de ancho, 13–25 mm distantes entre sí; **aréolas** elípticas, 2.7–5.5 mm de largo, 2–4 mm de ancho, 16–26 mm distantes entre sí; **espinas** marrón oscuro usualmente en el ápice de las ramas, espinas radiales 9–17 mm de largo; **zona fértil**, en las ramas terminales, prolongándose hacia abajo en forma discontinua, con **tricomas** 2–6.5 cm de largo; **flores** 6–7.5 cm de largo, perianto 2.5–3.5 cm de ancho interno, tépalos internos blancos, estilo 4.5–7 cm de largo; **frutos** purpuras, cuando inmaduros verde amarillentos; **semillas** 2–2.3 mm de largo, 1.4–1.6 mm de ancho, RHM 0.8–1.1 mm de largo, 0.4–0.6 mm de ancho. Figura 5.

Etimología. El nombre es en honor a Guy N. Collins (1872–1938), botánico y explorador del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos (USDA, por sus siglas en inglés). G.N. Collins y O.F. Cook reportaron a esta planta en 1902 para Tehuantepec, Oaxaca, México.

Discusión. *Pilosocereus collinsii* ha sido confundida con *P. purpusii* por poseer ambas un hábito arbustivo, y similar ancho de ramas, largo de espinas radiales y altura de costillas (Anderson, 2001; Hunt *et al.*, 2006; Zappi, 1994). Actualmente, con base en análisis multivariados utilizando caracteres morfológicos, se reconoce que difieren entre sí por la distancia entre las aréolas de 16 a 26 mm en *P. collinsii*, mientras que en *P. purpusii* esta es menor de 15 mm. Asimismo, las aréolas elípticas y espinas marrón oscuro en *P. collinsii* son otros rasgos característicos que permiten diferenciarla con respecto a *P. purpusii*, que tiene aréolas circulares y espinas amarillas (Franco-Estrada *et al.*, 2022a). Además, los requerimientos ambientales de ambas especies son diferentes. *P. collinsii* crece en áreas con precipitaciones invernales (2–49 mm) y es frecuente en suelos con presencia de carbono, favorable para retener agua en el suelo y como un depósito de nutrientes,

mientras que *P. purpusii* se encuentra en zonas con baja precipitación (0–5 mm en el mes más seco) y principalmente asociada a laderas con orientación sur que por lo general reciben una gran cantidad de radiación solar. Entre ambas especies se reconocen diferencias ecológicas estadísticamente significativas (Franco-Estrada *et al.*, 2022b).

Fenología. Florece de febrero a septiembre y fructifica de marzo a octubre. Los principales polinizadores son probablemente murciélagos como se ha sugerido para la mayoría de las especies del género (Anderson, 2001; Hunt *et al.*, 2006; Rocha *et al.*, 2019; Zappi, 1994). Los dispersores de las semillas son desconocidos, aunque la morfología del fruto sugiere dispersión por vertebrados voladores (aves y murciélagos), tal como se ha observado en algunos *Pilosocereus* y otras cactáceas columnares (Godínez-Alvarez & Valiente-Banuet, 2000; Munguía-Rosas *et al.*, 2009; Soriano & Ruiz, 2002; Wendelken & Martin, 1988).

Distribución. Suroeste de México, en Chiapas, Guerrero y Oaxaca. Endémica de México. Crece principalmente en el bosque tropical estacionalmente seco, desde cerca del nivel del mar hasta los 1,200 m s.n.m., con menor presencia a partir de los 800 m. Figura 6.

Especímenes examinados. MÉXICO. Chiapas. Cintalapa: 24 Mar 2007, *Ishiki 3169* (MEXU); 24 Mar 2007, *Ishiki 3173* (MEXU). San Fernando: 29 Jul 2001, *Gómez-Hinostrosa 2093* (MEXU). Tzimol: 17 Feb 2007, *Ishiki et al. 3151* (MEXU). **Guerrero.** Acapulco: 17 Nov 1992, *Diego & Oviedo 5957* (MEXU); 17 Nov 1992, *Diego & Oviedo 5957a* (MEXU); 17 Nov 1992, *Diego & Oviedo 5958* (MEXU). **Oaxaca.** Ciudad Ixtepec: 16 Jun 2002, *Gómez-Hinostrosa et al. 2212* (MEXU); 8 Jul 2007, *Arreola et al. 2246* (MEXU); 2 Aug 1995, *Gallardo et al. 1590* (OAX). Juchitán de Zaragoza: 10 Jun 2002, *Gómez-Hinostrosa et al. 2181* (MEXU). Magdalena Tequisistlán: 23 May 2010, *Velasco et al. 4714* (MEXU); 23 May 2010, *Velasco et al. 4715* (MEXU). Salina Cruz: 1952, *Bravo s.n.* (MEXU); 1952, *Bravo s.n.* (MEXU). San Bartolo Yautepec: 23 Apr 2012, *López 2807* (MEXU); 13 Aug 1980, *Cedillo & Lorence 542* (MEXU). San Jerónimo Tlacoahuaya: 1923, *Purpus 2* (NY). San Miguel Chimalapa: 29 Aug 2004, *Gómez-Hinostrosa & García 2337* (MEXU). San Miguel del Puerto: 19 Apr 2000, *Rivera et al. 2344* (MEXU); 10 Feb 2005, *Manuel-Félix 4* (OAX). San Pedro Huamelula: 28 Jun 2002, *Elorsa 6143* (MEXU); 15 Jan 1998, *Torres et al. 1467* (MEXU); 15 May 1999, *Martínez et al. 32138* (MEXU); 4 Apr 2019, *Franco-Estrada & Arias 66* (MEXU); 4 Apr 2019, *Franco-Estrada & Arias 67* (MEXU). San Pedro Pochutla: 1958, *Cox s.n.* (MEXU); 4 Apr 2019, *Franco-Estrada & Arias 65* (MEXU). San Pedro Tapanatepec: 23 Jul 2001, *Gómez-Hinostrosa & Cervantes 2070* (MEXU). Santa María Huatulco: 24 Sep 1999, *Perret et al. 534* (MEXU); 13 Apr 2019, *Franco-Estrada et al. 69* (MEXU). Santa María Jalapa del Marqués: 9 Jun 2002, *Gómez-Hinostrosa et al. 2177* (MEXU). Santa María Mixtequilla: 17 Jun 2002, *Gómez-Hinostrosa & Alvarado 2218* (MEXU). Santa María Tonameca: 5 Apr 2019, *Franco-Estrada & Arias 68* (MEXU). Santo Domingo Tehuantepec: 22 Jul 2001, *Gómez-Hinostrosa & Cervantes 2056* (MEXU); 21 Jul 2001, *Gómez-Hinostrosa 2052* (MEXU); 26 Aug 1991, *Campos & Martínez 3817* (MEXU); 6 May 1991, *Campos & Torres 3635* (MEXU); 30 Mar 1984, *Torres & Martínez 4891* (MEXU); 6 Nov 1990, *Torres 13808* (MEXU); 1923, *Purpus 5* (NY, US); 21 Jun 2018, *Franco-Estrada et al. 39* (MEXU); 21 Jun 2018, *Franco-Estrada et al. 40* (MEXU).



Figura 5. *Pilosocereus collinsii*. a) hábito, b) rama reproductiva, c, d) flor, vistas frontal y lateral y e) fruto. a, de Franco-Estrada et al. 39, Santo Domingo Tehuantepec, Oaxaca, Méx.; b, de Franco-Estrada & Arias 65, San Pedro Pochutla, Oaxaca, Méx.; c, e, de Franco-Estrada & Arias 66, San Pedro Huamelula, Oaxaca, Méx.; d, de Franco-Estrada et al. 40, Santo Domingo Tehuantepec, Oaxaca, Méx.

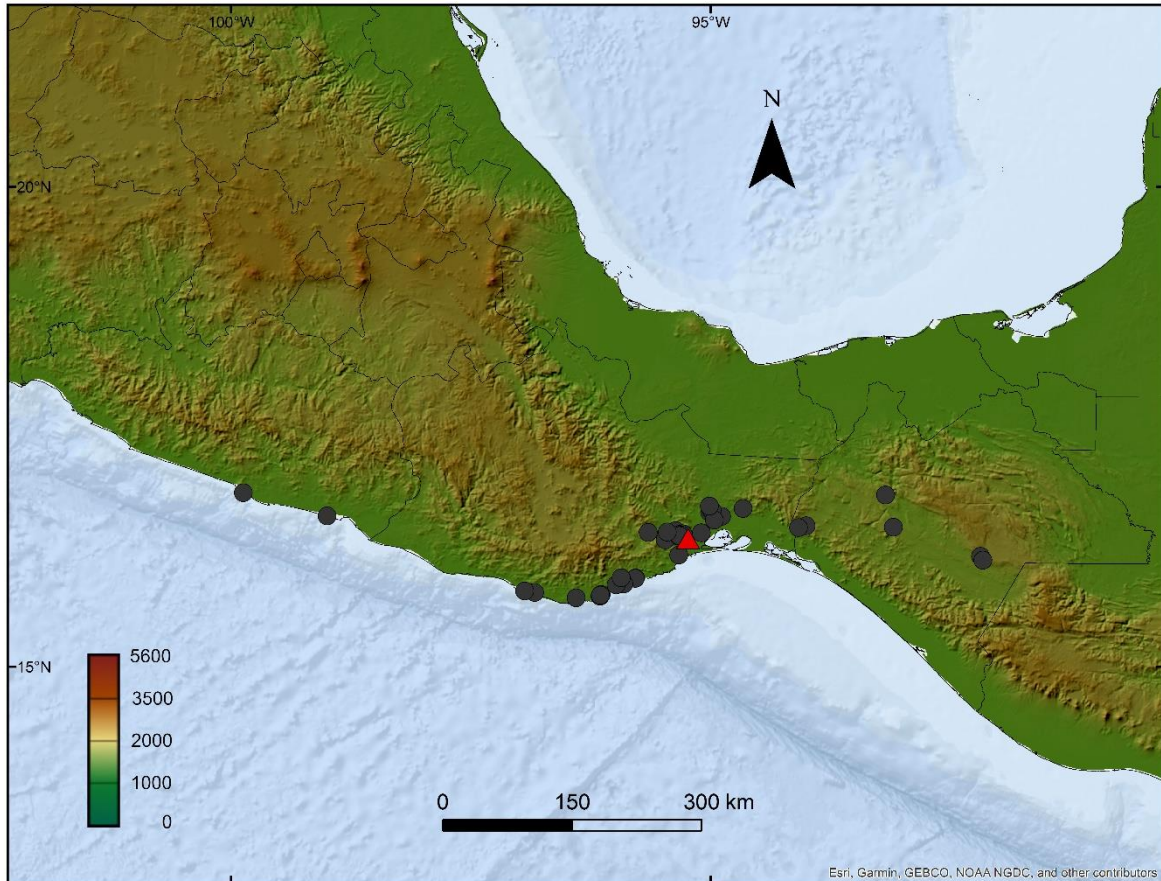


Figura 6. Distribución geográfica de *Pilosocereus collinsii* (●). El triángulo indica la localidad del tipo.

4. PILOSOCEREUS COMETES (Scheidw.) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19(3): 66. 1957. ≡ *Cereus cometes* Scheidw., Allg. Gartenzeitung (Otto & Dietrich) 8: 339. 1840. ≡ *Pilocereus cometes* (Scheidw.) Mittl. ex C.F.Först., Handb. Cacteenk. [Förster] 357. 1846. ≡ *Cephalocereus cometes* (Scheidw.) Britton & Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 416. 1909. **TIPO:** Mexico, [San Luis] Potosí, [Galeotti?] (no conservado). **NEOTIPO (designado aquí):** Mexico, San Luis Potosí, Lagunillas, Vaqueros, 12 Aug 2018, *D.Franco-Estrada & J.I.Calzada 48* (MEXU No. pendiente).

= *Pilocereus jubatus* Salm-Dyck ex C.F.Först., Cact. Hort. Dyck. 24. 1844. ≡ *Cereus jubatus* Salm-Dyck ex C.F.Först., Handb. Cacteenk. 357. 1846. **TIPO:** Mexico, San-Luis de Potosi [San Luis Potosí] (no conservado).

= *Cereus flavicomus* Salm-Dyck, Cact. Hort. Dyck. 202. 1849. ≡ *Pilocereus flavicomus* Salm-Dyck ex Rümpler, Handb. Cacteenk. 2: 658. 1886. **TIPO:** localidad desconocida (no conservado).

= *Pilocereus leucocephalus* Poselg., Allg. Gartenzeitung (Otto & Dietrich) 21(16): 126. 1853. ≡ *Cephalocereus leucocephalus* (Poselg.) Britton & Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 417. 1909. ≡ *Pilosocereus leucocephalus* (Poselg.) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19: 67. 1957. **TIPO:** Mexico, Tamaulipas, near Horcasitas, *s.f.*, *Poselger s.n.* (holotipo?: MO No. 2229233!). **NEOTIPO (designado por Zappi, Succ. Pl. Res. 3: 147. 1994):** Mexico, Tamaulipas, near Victoria, 320 m, 1 May–13 Jun 1907, *E.Palmer 362* (US barcode 00115543!; isoneotipos: NY barcode 120557!, CM barcode

1478!, K barcode K000062714!). Nota: este neotipo designado por Zappi es el tipo de *Cephalocereus palmeri* (ver abajo).

= *Cephalocereus maxonii* Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 417. 1909. ≡ *Cereus maxonii* (Rose) Vaupel, Monatsschr. Kakteenk. 23: 23, 26. 1913. ≡ *Pilocereus maxonii* (Rose) A.Berger, Kakteen (Berger) 345. 1929. ≡ *Pilocereus maxonii* (Rose) F.M.Knuth, Kaktus-ABC. 232. 1935. ≡ *Pilosocereus maxonii* (Rose) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19: 67. 1957. TIPO: Guatemala, Jalapa, near El Rancho, 4 Apr 1905, *W.R.Maxon & R.H.Hay 3769* (holotipo: US barcode 00115542!).

= *Cephalocereus palmeri* Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 418. 1909. ≡ *Cereus victoriensis* Vaupel, Monatsschr. Kakteenk. 23: 24, 37. 1913. ≡ *Pilocereus palmeri* (Rose) F.M.Knuth, Kaktus-ABC [Backeb. & Knuth] 333. 1936. ≡ *Pilosocereus palmeri* (Rose) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19: 67. 1957. ≡ *Pilosocereus palmeri* var. *victoriensis* (Vaupel) Backeb., Kakteenlexikon 367. 1966. ≡ *Cephalophorus palmeri* (Rose) Boom, Succulenta (Netherlands) 46: 107. 1967. ≡ *Pilosocereus leucocephalus* subsp. *palmeri* (Rose) Scheinvar, Fl. Cactológ. Est. Querétaro 192. 2004. TIPO: Mexico, Tamaulipas, near Victoria, 320 m, 1 May–13 Jun 1907, *E.Palmer 362* (holotipo: US barcode 00115543!; isotipos: NY barcode 120557!, CM barcode 1478!, K barcode K000062714!).

= *Cephalocereus sartorianus* Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 419. 1909. ≡ *Cereus sartorianus* (Rose) Kupper ex A.Berger, Kakteen (Berger) 157. 1929. ≡ *Pilocereus sartorianus* (Rose) A.Berger, Kakteen (Berger) 345. 1929. ≡ *Pilosocereus sartorianus* (Rose) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19(3): 69. 1957. ≡ *Cephalocereus palmeri* var. *sartorianus* (Rose) Krainz, Kat. Stadt. Sukk. Sammlg. (Zürich) 2: 41. 1967. ≡ *Pilosocereus palmeri* var. *sartorianus* (Rose) Lodé, Fichier Encycl. Cact. Autres Succ. 19: 1776. 1997. TIPO: Mexico, Veracruz, 1908, *C.A.Purpus s.n.* (holotipo: US barcode 00115545!; isotipo: US barcode 00188648!).

= *Cephalocereus leucocephalus* var. *actopanensis* Rol.-Goss. ex Bois, Bull. Mus. Hist. Nat. (Paris) 32: 403. 1926. TIPO: Mexico, [Veracruz], near Xalapa, Barranca de Actopan, Jul 1907, *Diguet s.n.* (no conservado).

= *Cephalocereus leucocephalus* f. *cristatus* P.V.Heath, Calyx 2(3): 110. 1992. TIPO: localidad desconocida (no conservado).

= *Cephalocereus palmeri* f. *cristatus* P.V.Heath, Calyx 2(3): 110. 1992. TIPO: localidad desconocida (no conservado).

Nombres comunes y usos. Cabeza de viejo, Órgano, Pitayón, Tuno. La planta es utilizada como ornamental en El Salvador, Guatemala y Veracruz (México), como cerco vivo en Guatemala y sus frutos son consumidos localmente (Bravo-Hollis, 1978; Cerén *et al.*, 2015; Véliz, 2008; Yetman, 2007).

Descripción. Plantas arbustivas o a veces arborescentes, 2–6(7) m de alto; **ramas** (6)9–14 cm de ancho, azul verdoso claro en el ápice; **costillas** 6–12, 21–35 mm de alto, 22–43 mm de ancho, 34–54 mm distantes entre sí; **aréolas** circulares, 4–5.5 mm de largo, 3.5–5.5 mm de ancho, 10–26 mm distantes entre sí; **espinas** marrón oscuro usualmente en el ápice de las ramas, espinas radiales 10–22 mm de largo; **zona fértil**, en las ramas terminales, prolongándose hacia abajo en forma continua, con **tricomas** 3–8(10) cm de largo; **flores** 4–8.5 cm de largo, perianto 2.5–4.5 cm de ancho interno, tépalos internos rosados, raras veces blancos, estilo 4–7 cm de largo; **frutos** purpuras, a veces con

tonos rojizos, cuando inmaduros verde amarillentos; **semillas** 1.8–2.4 mm de largo, 1.2–1.7 mm de ancho, RHM 0.7–1.1 mm de largo, 0.3–0.6 mm de ancho. Figura 7.

Etimología. Su nombre probablemente proviene de la palabra del griego antiguo: *κομήτης* (*kométes*), que significa "de cabello largo".

Discusión. Franco-Estrada *et al.* (2022a) confirmaron que los ejemplares procedentes de San Luis Potosí (*P. cometes*) y Tamaulipas (*P. leucocephalus*) son conespecíficos. Al aplicar el principio de prioridad de publicación (Principio III), el nombre *P. cometes* debe ser utilizado para nombrar a la especie. Por otro lado, su amplia distribución geográfica llevó a pensar que existe más de un taxón. Sin embargo, las evidencias más recientes sugieren que se trata de una especie, con áreas de distribución disjuntas, que comparten el mismo patrón del bosque tropical estacionalmente seco de México y América Central (Franco-Estrada *et al.*, 2022a, 2022b).

Fenología. Su floración es bien conocida solo para las localidades de Veracruz, la cual se presenta de manera pulsada y asincrónica, con abundancia de flores durante la parte más cálida del año (Munguía-Rosas & Sosa, 2010). Florece de febrero hasta octubre (noviembre) y fructifica de marzo a noviembre. Los principales polinizadores son los murciélagos *Choeroniscus godmani*, *Choeronycteris mexicana*, *Glossophaga soricina* y, en menor grado, *Leptonycteris curasoae* subsp. *yerbabuena* y *L. nivalis* (Burke *et al.*, 2019; Munguía-Rosas *et al.*, 2010). Los principales dispersores de sus semillas son las hormigas *Solenopsis aurea* y dos especies de *Pheidole*, las aves *Arremonops*, *Campylorhynchus*, *Icterus*, los murciélagos *Artibeus jamaicensis*, *Carollia sowelli*, entre otros inclusive nectarívoros, y probablemente el roedor *Peromyscus mexicanus* (para más detalles véase Munguía-Rosas *et al.*, 2009; Vázquez-Castillo *et al.*, 2019).

Distribución. Del oriente de México a América Central, en México desde Tamaulipas a Chiapas y en América Central desde Guatemala a Nicaragua. Crece principalmente en el bosque tropical estacionalmente seco, desde los 100 hasta los 1,100 (1,800) m s.n.m., con menor presencia a partir de los 1,000 m. Figura 8.



Figura 7. *Pilosocereus cometes*. a) hábito, b) rama reproductiva, c, d) flor, vistas frontal y lateral y e) fruto (inmaduro). a, c, de Franco-Estrada & Calzada 47, Arroyo Seco, Querétaro, Méx.; b, d, de Franco-Estrada & Mora 60, Jaumave, Tamaulipas, Méx.; e, de Franco-Estrada & Calzada 43, Xalapa, Veracruz, Méx.

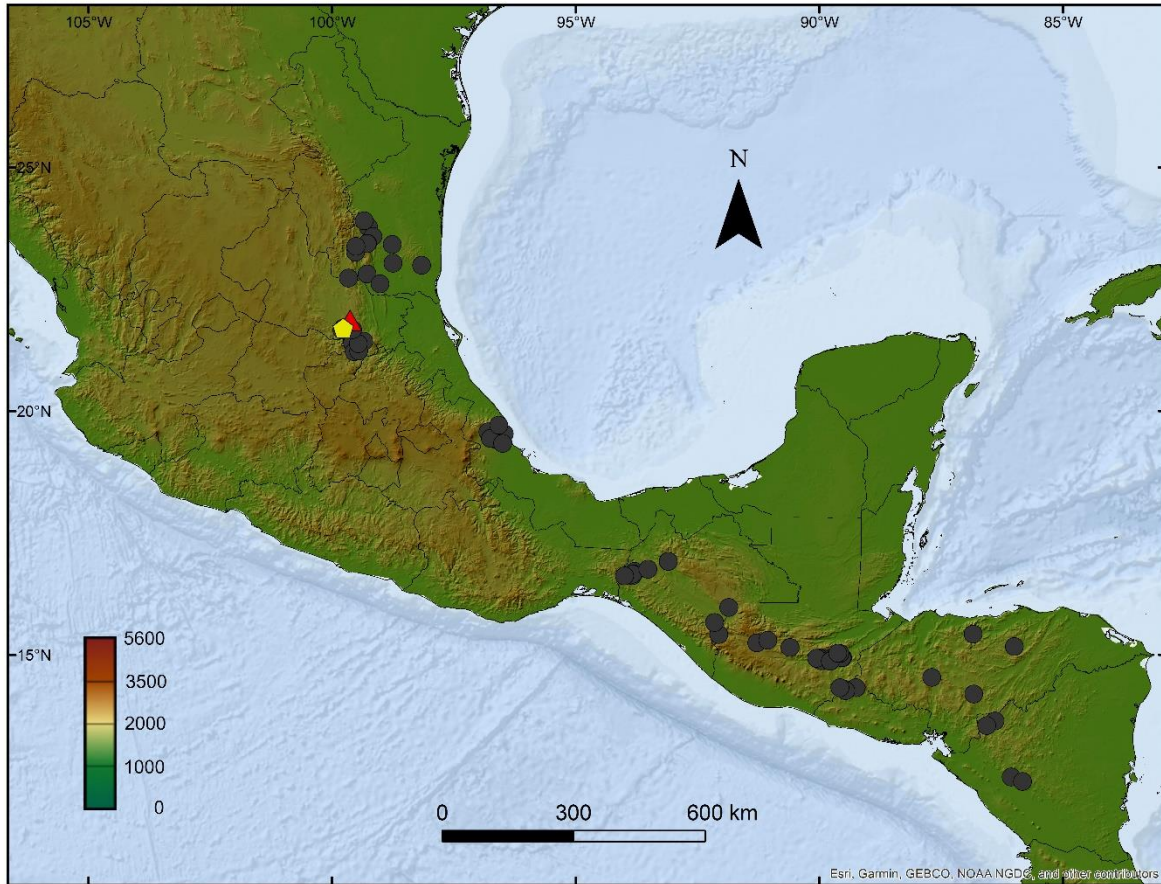


Figura 8. Distribución geográfica de *Pilosocereus cometes* (●). El triángulo indica la localidad aproximada del tipo y el pentágono hace referencia a la localidad del neotipo.

Especímenes examinados. MÉXICO. Chiapas. Chicoasén: 14 Jun 2002, *Gómez-Hinostrosa et al.* 2198 (MEXU); 18 Jan 2007, *Arias et al.* 1621 (MEXU). Cintalapa: 17 May 1965, *Breedlove* 9952 (F); 26 Mar 2004, *Gómez-Hinostrosa & Hernández* 2322 (MEXU); 21 Jun 2018, *Franco-Estrada et al.* 41 (MEXU). [Frontera Comalapa], 11 Apr 1972, *Sánchez-Mejorada* 72-4055 (MEXU); 1957, *Bravo s.n.* (MEXU). Ocozucua: 25 Mar 1967, *Bravo s.n.* (MEXU). **Querétaro.** Arroyo Seco: 11 Dec 1986, *Sánchez & Galindo* 1 (MEXU); 20 Mar 1992, *Scheinvar et al.* 5857 (MEXU); 6 Aug 1992, *Trejo* 2358 (MEXU); 11 Aug 2018, *Franco-Estrada & Calzada* 47 (MEXU). Jalpan de Serra: 2 Mar 1985, *Scheinvar et al.* 4067 (MEXU); 22 Mar 1985, *Scheinvar* 4123B (MEXU); 24 Jan 1988, *Velazco et al.* 10 (FCME); 24 Jan 1988, *Scheinvar & Cid* 5124 (MEXU); 18 Aug 1996, *Zamudio & Carranza* 9965 (CIIDIR, MEXU, UAMIZ). **San Luis Potosí.** Lagunillas: 12 Aug 2018, *Franco-Estrada & Calzada* 48 (MEXU). San Cirilo de Acosta: 12 Aug 2018, *Franco-Estrada & Calzada* 49 (MEXU). San Luis Potosí: 17 Apr 1958, *Bravo s.n.* (MEXU). **Tamaulipas.** Aldama: 29 Jul 1957, *Dressler* 2066 (MO); Feb–Dic 1996, *González* 83 (MEXU). Casas: 8 Jun 1994, *Martínez-Avalos et al.* 414 (UAT). El Mante: 20 May 1958, *Bravo s.n.* (MEXU). [Gómez Farías], May 1958, *Bravo s.n.* (MEXU). [González], *s.f.*, *Poselger s.n.* (MO). Jaumave: 16 Jun 1999, *Goettsch & Gómez-Hinostrosa* 289 (MEXU); 16 Jun 1999, *Gómez-Hinostrosa & Goettsch* 1704 (MEXU); 6 Oct 2018, *Franco-Estrada & Mora* 60 (MEXU). Palmillas: 19 Jun 1999, *Goettsch & Gómez-Hinostrosa* 372 (MEXU). Victoria: 1 May–13 Jun 1907, *Palmer* 362 (CM, GH, K, MO, NY, US); 4 May 1973, *Sánchez-Mejorada* 2057 (MEXU); 5 Oct 2018, *Franco-Estrada & Mora* 58 (MEXU); 6 Oct 2018,

Franco-Estrada et al. 59 (MEXU). **Veracruz.** Actopan: 2 Sep 1972, *Scheinvar et al.* 869 (MEXU); 5 Aug 1976, *Ortega* 428 (F, WIS); 27 Apr 1985, *Acosta* 528 (IBUG). [Alto Lucero de Gutiérrez Barrios], 24 Jun 1972, *Vázquez* 721 (F). Emiliano Zapata: 12–14 May 1901, *Goldman* 696 (US); 30 Jun 2018, *Franco-Estrada & Calzada* 44 (MEXU); 1 Jul 2018, *Franco-Estrada & Calzada* 45 (MEXU). Jalapa [Xalapa]: 26 Feb 1958, *Rita* 241 (FCME); 1960, *Bravo s.n.* (MEXU); 12 Apr 1965, *Delgadillo* 26 (MEXU); 8 Mar 1970, *Sánchez-Mejorada* 70–0304 (MEXU); 30 Jun 2018, *Franco-Estrada & Calzada* 43 (MEXU). Jilotepec: 20 Oct 2012, *Rivera-Alarcón et al.* 29 (MEXU). Naolinco: 25 Apr 1992, *Cházaro et al.* 6910 (WIS). Puente Nacional: 28 Jun 1970, *González* 91 (F, MEXU). Without locality, 1908, *Purpus s.n.* (US); 1 Jul 2018, *Franco-Estrada & Calzada* 46 (MEXU). **EL SALVADOR. Chalatenango.** Citalá: 30 Oct 2013, *Menjívar et al.* 2997 (MHES). **Santa Ana.** Metapán: 31 Mar 1996, *Linares & Martínez* 3247 (MEXU); 20 Mar 1999, *Linares & Martínez* 4525 (MEXU); 4 Jun 2004, *Linares* 7558 (MEXU); 31 Oct 2013, *Menjívar et al.* 3002 (MHES). **GUATEMALA. Baja Verapaz.** Salamá: 20 Jan 1905, *Maxon & Hay* 3381 (NY, US); 30 May 2006, *Jiménez & Cajas* 158 (PH). **Chiquimula.** Chiquimula: Oct 1946, *Clover* 9220 (MICH). **El Progreso.** El Rancho: 6–9 Jun 1909, *Deam* 6202 (MICH, NY); 8–11 Jun 1909, *Deam* 6244 (MICH, MO, NY); 21 Nov 1946, *Clover* 9499 (F, MICH); 9 Mar 2003, *Ramírez et al.* 481 (MEXU). Pasaagua: 2 Apr 2003, *Ramírez & García* 562 (MEXU); 2 Apr 2003, *Ramírez & García* 592 (MEXU). San Agustín Acasaguastlán: 14 Aug 1979, *Paniagua* 52 (MEXU); 1 Apr 2003, *Véliz & Pérez* 13286 (F, MEXU); 1 Apr 2003, *Véliz & Pérez* 13309 (F, MEXU); 4 Apr 2003, *Véliz & Pérez* 13420 (F, MEXU, TEX). **Jalapa.** El Rancho: 4 Apr 1905, *Maxon & Hay* 3769 (US). Jalapa: 18 Jan 1947, *Clover* 10086, 10087 (MICH). **Jutiapa.** Jutiapa: 24 Oct–5 Nov 1940, *Standley* 75683 (F). **Zacapa.** Cabañas: 3 Apr 2003, *Véliz & Pérez* 13408 (F, MEXU, TEX). Estanzuela: 18 May 2001, *Véliz et al.* 11271 (MEXU). Río Hondo: 6 May 2003, *García & Véliz* 528 (F); 1 Apr 2003, *Véliz & Pérez* 13208 (F, MEXU). Zacapa: 6 May 2003, *Cóbar & Ramírez* 297 (MEXU); 1 Apr 2003, *García & Ramírez* 416 (MEXU). **HONDURAS. Comayagua.** Comayagua: 12–23 Mar 1947, *Standley & Chacón P.* 5392 (F); 22 May 1972, *Clewell* 3093 (TEFH); 14 May 2016, *Ferrufino et al.* 749 (TEFH). La Paz: 9 Jun 1984, *Holst* 1826 (TEFH). **El Paraíso.** Morocelí: 8 Jun 2003, *Linares* 6597 (MEXU). Oropolí: 6 Apr 2001, *Duery et al.* 24 (MEXU, MO); 21 Jul 2003, *Martínez et al.* 36403 (MEXU). **Francisco Morazán.** La Venta: 14 Feb 1971, *Molina* 25927 (F, NY). **Yoro.** Coyoles: 23 Jun 1990, *Zimmerman* 2620 (DES). **NICARAGUA. Boaco.** Santa Cruz: 7 Jun 1984, *Stevens* 22909 (MO). **Madriz.** Icalupe: 11 Mar 2016, *Stevens & Montiel* 37212 (MO). Somoto: 6 Dec 2010, *Stevens & Montiel* 30319 (MO). **Managua.** Las Maderas: 13 Dec 1978, *Stevens* 11133 (MO); 14 Feb 2008, *Stevens & Montiel* 27064 (MO). **Nueva Segovia.** Mozonte: 16 Dec 2010, *Stevens & Montiel* 30526 (MO); 22 Jul 2016, *Stevens & Montiel* 37771 (MO); 21 Mar 2017, *Stevens & Montiel* 39300 (MO). Ocotal: 7 Aug 1977, *Stevens* 3063 (MO); 27 Jul 2016, *Stevens & Montiel* 37862 (MO).

5. PILOSOCEREUS GAUMERI (Britton & Rose) Backeb., Cactaceae (Backeberg) 4: 2462. 1960. ≡ *Cephalocereus gaumeri* Britton & Rose, Cactaceae (Britton & Rose) 2: 47. 1920. ≡ *Cereus gaumeri* (Britton & Rose) Standl., Publ. Field Mus. Nat. Hist., Bot. Ser. 3: 366. 1930. ≡ *Pilocereus gaumeri* (Britton & Rose) F.M.Knuth, Kaktus-ABC [Backeb. & Knuth] 330. 1936. ≡ *Pilosocereus polygonus* subsp. *gaumeri* (Britton & Rose) Guiggi, Cactology 5(Suppl. 8): 6. 2020. **LECTOTIPO (designado por Zappi, Succ. Pl. Res. 3: 151. 1994):** Mexico, Yucatán, near Progreso, 1918, *G.F.Gaumer* 23934 (US barcode 00115539!; isolectotipos: NY barcode 00120553!, barcode 00120554!, barcode 00120555!).

Nombres comunes y usos. K'an chooch, Nej kisin, Nekisin, Pak'am, Tso'ots' (Maya). La planta tiene un uso ornamental en la Península de Yucatán y sus frutos son utilizados como forraje para las aves (Arellano-Rodríguez *et al.*, 2003; Bravo-Hollis, 1978; Duno de Stefano *et al.*, 2010).

Descripción. Plantas arborescentes, 1.5–3 m de alto; **ramas** 4.1–5.2 cm de ancho, verde claro; **costillas** 8–12, 8–14 mm de alto, 9–16 mm de ancho, 13–22 mm distantes entre sí; **aréolas** circulares, 2–4 mm de largo, 1.7–3.7 mm de ancho, 13–23 mm distantes entre sí; **espinas** amarillas usualmente en el ápice de las ramas, espinas radiales 10–17 mm de largo; **zona fértil**, en las ramas terminales, prolongándose hacia abajo en forma discontinua, con **tricomas** 1.7–2.3 cm de largo; **flores** 4.5–8 cm de largo, perianto 2–3 cm de ancho interno, tépalos internos blancos, estilo 4–7.5 cm de largo; **frutos** purpuras, a veces con tonos rojizos, cuando inmaduros verde amarillentos; **semillas** 1.7–2.6 mm de largo, 1.1–1.8 mm de ancho, RHM 0.7–1.1 mm de largo, 0.3–0.6 mm de ancho. Figura 9.

Etimología. El nombre es en honor a George Franklin Gaumer (1850–1929), naturalista norteamericano y experto en la flora y fauna de la península de Yucatán.

Discusión. *Pilosocereus gaumeri* se caracteriza por tener un hábito arbóreo con ramas verde claro, de 4.1–5.2 cm de ancho y tricomas notablemente cortos (1.7–2.3 cm). Además, los requerimientos ambientales para esta especie también difieren del resto de las especies, pues presenta una alta tolerancia al carbonato de calcio presente y común en los suelos de la Península de Yucatán. Para *P. gaumeri* se infiere una divergencia de nicho ecológico entre los otros integrantes del grupo, con valores altamente significativos, que es un posible promotor de su diferenciación, dado que los nichos ecológicos entre sus especies hermanas son distintos y la superposición de los modelos de nicho es mínima o nula (Franco-Estrada *et al.*, 2022b; Wiens & Graham, 2005). Tiene relaciones filogenéticas más cercanas a las especies de *Pilosocereus* distribuidas en Mesoamérica (México tropical y América Central) y más distante con las del Caribe (Franco-Estrada *et al.*, 2022a).

Fenología. Florece de abril a junio y fructifica de mayo a junio. Los principales polinizadores son probablemente murciélagos como se ha sugerido para la mayoría de las especies del género (Anderson, 2001; Hunt *et al.*, 2006; Rocha *et al.*, 2019; Zappi, 1994). Los dispersores de las semillas son desconocidos, aunque la morfología del fruto sugiere dispersión por vertebrados voladores (aves y murciélagos), tal como se ha observado en algunos *Pilosocereus* y otras cactáceas columnares (Godínez-Alvarez & Valiente-Banuet, 2000; Munguía-Rosas *et al.*, 2009; Soriano & Ruiz, 2002; Wendelken & Martin, 1988).

Distribución. Sureste de México, en Campeche, Quintana Roo y Yucatán. Endémica de México. Crece principalmente en el bosque tropical estacionalmente seco, desde cerca del nivel del mar hasta los 60 m s.n.m. Figura 10.



Figura 9. *Pilosocereus gaumeri*. a) hábito, b) rama reproductiva, c, d) flor, vistas frontal y lateral y e) fruto. a, c, d, de Franco-Estrada et al. 73, Tecoh, Yucatán, Méx.; b, de Franco-Estrada et al. 70, Ucu, Yucatán, Méx.; e, de Jiménez-Bañuelos, jardín botánico regional Roger Orellana, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C.

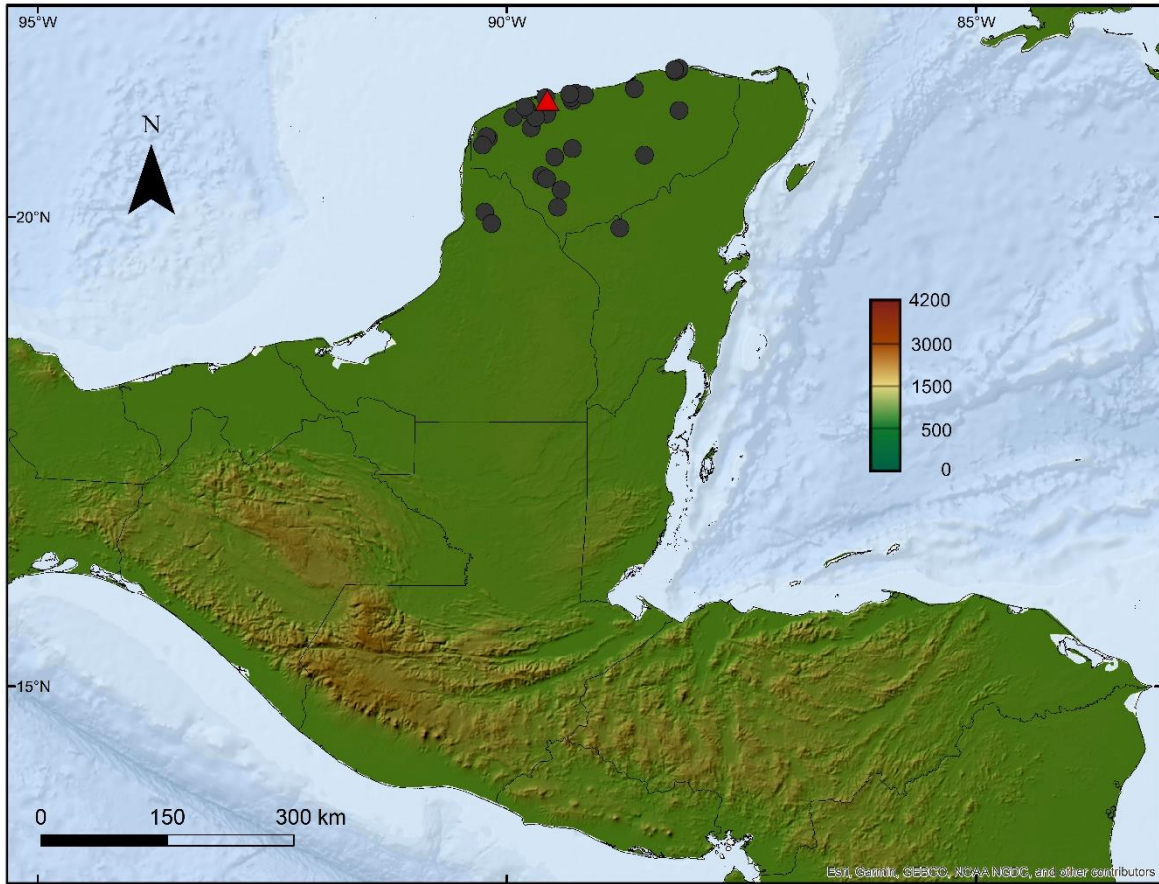


Figura 10. Distribución geográfica de *Pilosocereus gaumeri* (●). El triángulo indica la localidad del tipo.

Especímenes examinados. MÉXICO. Campeche. Tenabo: 29 Nov 1997, *Zamora & Uc Cach* 5957 (TEX). **Quintana Roo.** [José María Morelos], s.f., *Gaumer* 1360 (F, GH, MO); s.f., *Gaumer* 1538 (F). **Yucatán.** Cuzamá: 23 Jul 2019, *Franco-Estrada et al.* 74 (MEXU). Dzempl: 22 Jul 2019, *Franco-Estrada et al.* 71 (MEXU). Dzilam de Bravo: 1895, *Gaumer* 671 (F). Hunucmá: 12 Jan 2001, *Puente et al.* 2063 (ASU, DES). Mérida: May–Aug 1938, *Lundell & Lundell* 7962 (MEXU, MICH). Progreso: 1918, *Gaumer* 23934 (NY, US); 22 Jul 2019, *Franco-Estrada et al.* 72 (MEXU). Río Lagartos: 25 Aug 1976, *Quero* 2479 (MEXU). San Felipe: 28 Jul 1992, *Hernández & Ucán* 2234 (MEXU); 9 Feb 1992, *Granados et al.* 21 (UAT). Santa Helena: 10 Jan 1966, *Bravo* 5311 (MEXU). Tecoh: 23 Jul 2019, *Franco-Estrada et al.* 73 (MEXU). Telchac Puerto: 2 Aug 2001, *Gómez-Hinostrosa & González* 2115 (MEXU); 26 Jul 1992, *Hernández & Flores* 2221 (MEXU); 29 Dec 1995, *Hernández* 2591 (MEXU). Tinum: May–Aug 1938, *Lundell & Lundell* 7387 (LL, MICH); 1960, *Matuda* 4321 (MEXU). Ucú: 22 Jul 2019, *Franco-Estrada et al.* 70 (MEXU).

6. PILOSOCEREUS PURPUSII (Britton & Rose) Byles & G.D.Rowley, *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* 19(3): 67. 1957. \equiv *Cephalocereus purpusii* Britton & Rose, *Cactaceae* (Britton & Rose) 2: 56. 1920. \equiv *Pilocereus purpusii* (Britton & Rose) F.M.Knuth, *Kaktus-ABC* [Backeb. & Knuth] 33. 1936. **LECTOTIPO (designado por Zappi, Succ. Pl. Res. 3: 150. 1994):** Mexico, Sinaloa, Mazatlán, near the town overlooking the

sea, 31 Mar 1910, J.N.Rose, P.C.Standley & P.G.Russell 13749 (US barcode 00115544!; isolectotipo: NY barcode 120558!).

= *Pilosocereus guerreronis* Backeb., Beitr. Sukkulentenk. Sukkulentenpflege 1: 3. 1941. ≡ *Pilosocereus guerreronis* (Backeb.) Byles & G.D.Rowley, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 19: 67. 1957. ≡ *Cephalocereus guerreronis* (Backeb.) Buxb., Bot. Stud. 12: 101. 1961. TIPO: Mexico, Guerrero, Cañón del Zopilote, 800 m (no conservado). LECTOTIPO (designado por Zappi, Succ. Pl. Res. 3: 144. 1994): Backeberg, in *ibid.*: 4, photo. 1941.

Nombres comunes y usos. Cabeza de viejo, Viejo. Los frutos son comestibles (Bravo-Hollis, 1978; Yetman, 2007).

Descripción. Plantas arbustivas, 1.5–3(6) m de alto; **ramas** 6–9 cm de ancho, verde medio; **costillas** 7–16, 7–16 mm de alto, 13–21 mm de ancho, 17–29 mm distantes entre sí; **aréolas** circulares, 2.3–3.2 mm de largo, 2.1–3.2 mm de ancho, 8–16 mm distantes entre sí; **espinas** amarillas usualmente en el ápice de las ramas, espinas radiales 7–14 mm de largo; **zona fértil**, en las ramas terminales, prolongándose hacia abajo en forma discontinua, con **tricomos** 2.5–7 cm de largo; **flores** 5–7.5 cm de largo, perianto 2.6–3.8 cm de ancho interno, tépalos internos blancos, raras veces rosados, estilo 4–7 cm de largo; **frutos** purpuras, cuando inmaduros verde amarillentos; **semillas** 1.8–2.2 mm de largo, 1.2–1.4 mm de ancho, RHM 0.7–0.9 mm de largo, 0.33–0.42 mm de ancho. Figura 11.

Etimología. El nombre es en honor a Carl (Karl) Albert Purpus (1851–1941), colector botánico y farmacéutico.

Discusión. *Pilosocereus purpusii* es fácilmente confundida con *P. alensis* y *P. collinsii*, probablemente por su cercana distribución geográfica con la primera y por compartir algunas similitudes morfológicas con la segunda. Las evidencias más recientes sugieren que se trata de especies distintas (Franco-Estrada *et al.*, 2022a). La combinación de las características morfológicas que permiten distinguirla de ellas incluyen su hábito arbustivo, sus ramas de 6–9 cm de ancho, sus costillas bajas (7–16 mm), las aréolas de alrededor de 3 mm y las espinas amarillas en el ápice de las ramas. *Pilosocereus alensis* se distingue claramente de *P. purpusii* por sus ramas azul verdoso claro, las espinas marrón anaranjado y los tricomas largos (5–15 cm), mientras que *P. collinsii* por la distancia entre las aréolas de 16 a 26 mm, las aréolas elípticas y las espinas marrón oscuro. Para *P. purpusii* se reconocen diferencias ecológicas estadísticamente significativas con respecto a sus especies hermanas del grupo (Franco-Estrada *et al.*, 2022b).

Fenología. Florece de abril a agosto y fructifica de mayo a septiembre. Los principales polinizadores son murciélagos, específicamente *Leptonycteris curasoae* en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala en Jalisco, Méx. (Stoner *et al.*, 2003). Los dispersores de las semillas son desconocidos, aunque la morfología del fruto sugiere dispersión por vertebrados voladores (aves y murciélagos), tal como se ha observado en algunos *Pilosocereus* y otras cactáceas columnares (Godínez-Alvarez & Valiente-Banuet, 2000; Munguía-Rosas *et al.*, 2009; Soriano & Ruiz, 2002; Wendelken & Martin, 1988).

Distribución. Occidente de México, desde la parte sur de Sinaloa hasta el centro de Guerrero. Endémica de México. Crece principalmente en el bosque tropical estacionalmente seco, desde cerca del nivel del mar hasta los 1,500 m s.n.m., con menor presencia a partir de los 1,100 m. Figura 12.



Figura 11. *Pilosocereus purpusii*. a) hábito, b) rama reproductiva, c, d) flor, vistas frontal y lateral y e) fruto (inmaduro). a, d, de Franco-Estrada et al. 63, Mazatlán, Sinaloa, Méx.; b, c, de Franco-Estrada et al. 53, La Huerta, Jalisco, Méx.; e, de Ibarra-Manríquez, Churumuco, Michoacán, Méx.

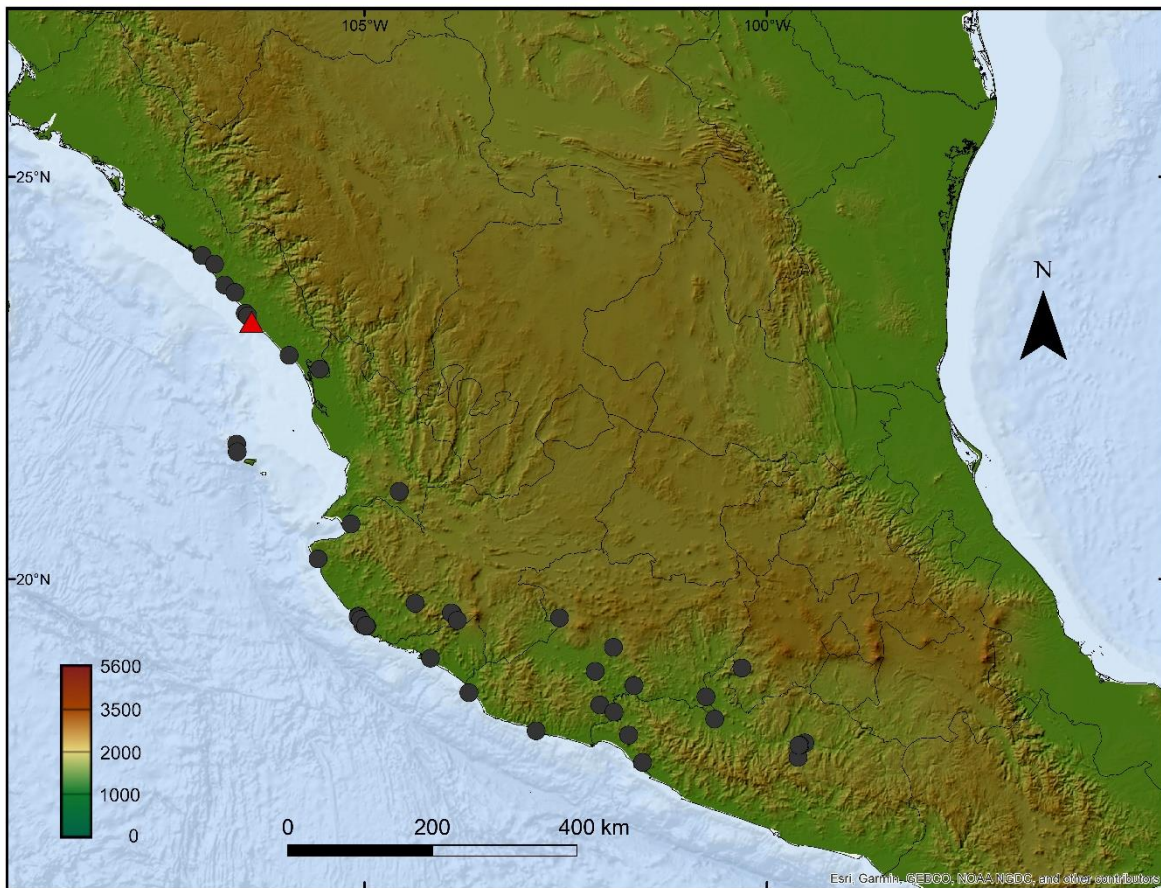


Figura 12. Distribución geográfica de *Pilosocereus purpusii* (●). El triángulo indica la localidad del tipo.

Especímenes examinados. MÉXICO. Colima. Manzanillo: 30 May 1997, *Arreola et al.* 1453 (IBUG); 5 Sep 2018, *Franco-Estrada et al.* 50 (MEXU). **Estado de México.** Temascaltepec: 3 Apr 1933, *Hinton et al.* 3740 (GH, NY); 26 Dec 1934, *Hinton et al.* 7168 (NY, P, USF). **Guerrero.** Eduardo Neri: 16 Mar 1968, *Scheinvar et al.* 693 (MEXU); 30 Apr 1972, *Kruse* 2997 (FCME, MEXU); 7 Jun 1985, *Soto & Aureoles* 8884 (MEXU); 7 Nov 1987, *Endañú-López* 175-A (IZTA); 7 Oct 2001, *Domínguez et al.* 266 (FCME, MEXU). La Unión: 28 May 1995, *Peralta* 483 (FCME); 15 May 2011, *Soto* 18683 (MEXU). [Tixtla de Guerrero], 9 Jun 1987, *Sánchez-Mejorada et al.* 3933 (MEXU). **Jalisco.** Autlán de Navarro: 11 Feb 1983, *Guzmán* 6571 (IBUG); 6 Sep 2018, *Franco-Estrada et al.* 54 (MEXU). Chiquilistlán: 30 May 1892, *Jones* 243 (NY, RSA, US). Cihuatlán: 30 Mar 1985, *Arreola et al.* 137 (IBUG). El Grullo: 3 Apr 1986, *Santana* 1626 (IBUG). Jilotlán de los Dolores: 14 Oct 1984, *Arreola et al.* 102 (IBUG); 10 Aug 1987, *Ornelas et al.* 1108 (IBUG). La Huerta: 31 Mar 1965, *Arreola et al.* 115 (IBUG); 13 Jul 1971, *Sánchez-Mejorada s.n.* (MEXU); 31 Mar 1982, *Lott* 955 (MEXU); 31 Mar 1985, *Arreola et al.* 155 (IBUG); 27 Jun 1986, *Arreola et al.* 400 (IBUG); 16 May 1991, *Sanders et al.* 10983 (MEXU, MICH); 14 Sep 1997, *Téllez-Valdés et al.* 13331 (MEXU); 8 Jul 2001, *Gómez-Hinostrosa* 1979, 1982 (MEXU); 5 Sep 2018, *Franco-Estrada et al.* 51 (MEXU); 6 Sep 2018, *Franco-Estrada et al.* 53 (MEXU); 6 Sep 2018, *Sánchez et al.* 478-B (IBUG). Puerto Vallarta: 1957, *Gold s.n.* (MEXU). Tolimán: 7 Jul 2001, *Gómez-*

Hinostrosa 1972 (MEXU). Tomatlán: 26 Aug 1976, *Rzedowski & McVaugh* 1352 (MICH); 16 Nov 1994, *Guzmán* 56 (IBUG); 19 Sep 2020, *Sánchez & Martínez* 795 (IBUG). **Michoacán**. Apatzingán: 1952, *Bravo s.n.* (MEXU). [Aquila], 20 Oct 1987, *Sánchez-Mejorada et al.* 4261 (MEXU); 21 Oct 1987, *Sánchez-Mejorada et al.* 4276 (MEXU). Arteaga: 31 May 1967, *Espinosa* 859 (ENCB, MICH); 7 Jul 1970, *Sánchez-Mejorada* 70-0704 (MEXU); 26 Mar 1989, *Arias et al.* 709 (MEXU); 1 Aug 1990, Trejo 1474 (MEXU); 24 Jul 2010, *Soto & Gómez* 18237 (MEXU). Huetamo: 14 May 1935, *Hinton et al.* 7761 (NY, USF). Nueva Italia: 1 Jul 1990, *Arias et al.* 819 (MEXU). Tingambato: 7 Jun 1977, *Sánchez-Mejorada* 2744 (MEXU). **Nayarit**. [Ixtlán del Río], 4 Mar 1985, *Arreola et al.* 133 (IBUG). [Jala], May 1965, *Bravo* 132 (MEXU). [San Blas], 10 Jan 1981, *Téllez-Valdés & Sánchez-Mejorada* 4177 (MEXU); 2 Dec 1986, *Chiang & Flores* 1177 (MEXU). **Sinaloa**. Elota: 14 Nov 1977, *Kimnach & Sánchez-Mejorada* 2270 (MEXU). Mazatlán: 31 Mar 1910, *Rose et al.* 13749 (NY, US); 11 Jul 2001, *Gómez-Hinostrosa* 2005 (MEXU); 10 Nov 2018, *Franco-Estrada et al.* 63 (MEXU). San Ignacio: 5 Jul 2017, *Ruiz & García* 2017-208 (CIIDIR).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN. Los estudios filogenéticos enfocados en *Pilosocereus* han mostrado que las especies nativas de México y América Central constituyen un grupo monofilético que está fuertemente apoyado (*Calvente et al.*, 2017; *Franco-Estrada et al.*, 2022a). Las características morfológicas más distintivas de este grupo de especies son los tricomas de alrededor de 8 cm (hasta 15 cm en *P. alensis*) que están ubicados cerca del ápice de las ramas, flores que, por lo general, son mayores a los 5 cm y que tienen estilos de 4 a 9 cm de largo. Sin embargo, estas características morfológicas no tienen valor diagnóstico debido a que también pueden presentarse en algunas especies que no pertenecen a este grupo. Respecto a los caracteres moleculares, hay evidencia de dos sinapomorfías, con base en el intrón rpl16 y el espaciador intergénico petL-psbE (*Franco-Estrada et al.*, 2022a), que sustentan este grupo. Además de estas características morfológicas y moleculares, las condiciones ambientales del bosque tropical estacionalmente seco en donde habitan las especies del grupo muestra un marcado contraste con respecto a otros de la región del Neotrópico (*Trejo & Dirzo*, 2002) así como considerado por algunos estudios como una distintiva unidad fitogeográfica con énfasis en México (*Dryflor et al.*, 2016; *Lott & Atkinson*, 2006). Con relación a esto último, las características ambientales pueden a veces influir o estar asociadas con los patrones filogenéticos de los grupos taxonómicos (p. ej. *Moro et al.*, 2015; *Paz et al.*, 2021).

En cuanto al reconocimiento a nivel de especie, algunos caracteres morfológicos cualitativos y cuantitativos tuvieron una relevancia taxonómica, tales como el color de las espinas y de las ramas en el ápice, la disposición de la parte fértil (zona florífera formada principalmente por abundantes tricomas largos), el ancho de ramas, la altura de las costillas y el largo de los tricomas, así como lo indicaron estudios previos (*Bravo-Hollis*, 1978; *Britton & Rose*, 1920). Otros caracteres que habían pasado desapercibidos pero que se encontró que son importantes para el reconocimiento de las especies analizadas son: la forma de la aréola, el largo de la aréola, la distancia entre las aréolas, el ancho del perianto y el tamaño de la semilla. Por ejemplo la distancia entre las aréolas de 16 a 26 mm en *P. collinsii* es una de las principales características que permite distinguirla de *P. purpusii* que tiene una distancia usualmente menor a los 15 mm, lo angosto del perianto en *P. gaumeri* (ca. 2.5 cm) en comparación a las especies restantes del grupo (generalmente de 3 a 5 cm) y las semillas más grandes en *P. alensis* (2.5 x 1.8 mm) respecto al resto (ca. 2 x 1.5 mm) (*Franco-Estrada et al.*, 2022a). Las estructuras reproductivas como flores y semillas ofrecen valiosa información taxonómica, y probablemente también los frutos, pero son escasas estas estructuras en los

ejemplares de herbario. Una posible explicación de la falta de información en flores puede deberse a que las flores maduras presentan anthesis nocturnas y duran solo una noche (Franck *et al.*, 2019; Munguía-Rosas & Sosa, 2010). Además la recolección de flores y frutos es difícil, ya que las plantas pueden llegar a medir hasta los 8 metros de altura.

Finalmente, como resultado del trabajo desarrollado, se reconoce que en México y América Central se encuentran seis especies de *Pilosocereus* (grupo de especies conocido como *P. leucocephalus* s.s.), lo cual es apoyado por información morfológica, molecular (secuencias de ADN) y ecológica (Franco-Estrada *et al.*, 2022a, 2022b). Además, se hace evidente que *P. alensis*, *P. collinsii* y *P. purpusii* muestran cambios notorios en sus intervalos de distribución geográfica como consecuencia de una nueva circunscripción taxonómica (Franco-Estrada *et al.*, 2022a). Ahora la distribución geográfica de *P. alensis* es de Sonora a Jalisco (Fig. 2) sin cubrir Guerrero, Estado de México y Michoacán como fue reconocido anteriormente (Guzmán *et al.*, 2003). Para esta especie se sugiere que la Faja Volcánica Transmexicana puede representar una barrera que esté limitando la parte sur de su distribución. La controversia en el reconocimiento entre *P. collinsii* y *P. purpusii* llevo a sugerir una simpatria en Oaxaca (Barthlott *et al.*, 2015), sin embargo, con base en la circunscripción actual se reconoce que tienen distribuciones alopátricas y posiblemente parte de la Sierra Madre del Sur esté limitando la distribución entre ellas. Otras barreras que pueden resultar importantes para las especies de *Pilosocereus* analizadas y que han sido reportadas para otros organismos son las condiciones climáticas del istmo de Tehuantepec (Ornelas *et al.*, 2013) y la depresión nicaragüense (Ortiz-Rodríguez *et al.*, 2018). El istmo de Tehuantepec puede considerarse una barrera semi-permeable entre las poblaciones de *P. cometes* en México y América Central, incluso tener el mismo efecto en la distribución de *P. collinsii*. La depresión nicaragüense puede constituir el límite sur de *P. cometes*. No obstante, es evidente que más esfuerzos son requeridos para conocer con más detalle la historia evolutiva y biogeográfica de *Pilosocereus* en México y América Central.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, E. F. (2001). *The cactus family*. Timber Press.
- Arellano-Rodríguez, J. A., Flores-Guido, J. S., Tun-Garrido, J., & Cruz-Bojórquez, M. M. (2003). Nomenclatura, forma de vida, uso, manejo y distribución de las especies vegetales de la Península de Yucatán. En *Etnoflora Yucatanense Fascículo 20* (Flores-Guido J. S., p. 815). Universidad Autónoma de Yucatán.
- Arias, S., Gama-López, S., Guzmán-Cruz, L. U., & Vázquez-Benítez, B. (2012). *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán: Cactaceae Juss.* (2nd ed., fascículo 95). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bárcenas, R. T., Yesson, C., & Hawkins, J. A. (2011). Molecular systematics of the Cactaceae. *Cladistics*, 27(5), 470–489.
- Barthlott, W., Burstedde, K., Geffert, J., Ibisch, P., Korotkova, N., Miebach, A., Rafiqpoor, M., Stein, A., & Mutke, J. (2015). Biogeography and biodiversity of cacti. *Schumannia*, 7, 1–205.
- Bonatelli, I. A. S., Perez, M. F., Peterson, A. T., Taylor, N. P., Zappi, D. C., Machado, M. C., Koch, I., Pires, A. H. C., & Moraes, E. M. (2014). Interglacial microrefugia and diversification of a cactus

- species complex: Phylogeography and palaeodistributional reconstructions for *Pilosocereus aurisetus* and allies. *Molecular Ecology*, 23(12), 3044–3063.
- Bravo-Hollis, H. (1978). *Las cactáceas de México* (Vol. 1). Universidad Nacional Autónoma de México.
- Britton, N. L., & Rose, J. N. (1920). *The Cactaceae: Descriptions and illustrations of plants of the cactus family* (Vol. 2, pp. 1–342). The Carnegie Institution of Washington.
- Burke, R. A., Frey, J. K., Ganguli, A., & Stoner, K. E. (2019). Species distribution modelling supports “nectar corridor” hypothesis for migratory nectarivorous bats and conservation of tropical dry forest. *Diversity and Distributions*, 25(9), 1399–1415.
- Buxbaum, F. (1958). The phylogenetic division of the subfamily Cereoideae, Cactaceae. *Madroño; a West American Journal of Botany*, 14(6), 177–206.
- Byles, R. S., & Rowley, G. D. (1957). *Pilosocereus* Byl. & Rowl. nom. gen. nov. (Cactaceae). *Cactus and Succulent Journal of Great Britain*, 19(3), 66–67.
- Calvente, A., Moraes, E. M., Lavor, P., Bonatelli, I. A. S., Nacaguma, P., Versieux, L. M., Taylor, N. P., & Zappi, D. C. (2017). Phylogenetic analyses of *Pilosocereus* (Cactaceae) inferred from plastid and nuclear sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 183(1), 25–38.
- Cerén, J. G., Menjívar, J. E., & Arias, S. (2015). *Diversidad de cactus de El Salvador*. Museo de Historia Natural de El Salvador.
- de Lucena, C. M., de Lucena, R. F. P., Costa, G. M., Carvalho, T. K. N., Costa, G. G. da S., Alves, R. R. da N., Pereira, D. D., Ribeiro, J. E. da S., Alves, C. A. B., Quirino, Z. G. M., & Nunes, E. N. (2013). Use and knowledge of Cactaceae in Northeastern Brazil. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 9(1), 62.
- Diguet, L., Guillaumin, A., & Bois, D. (1928). *Les cactacées utiles du Mexique*. Au siège de la Société.
- Dryflor, Banda-R, K., Delgado-Salinas, A., Dexter, K. G., Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A., Prado, D., Pullan, M., Quintana, C., Riina, R., Rodríguez M., G. M., Weintritt, J., Acevedo-Rodríguez, P., Adarve, J., Álvarez, E., Aranguren B., A., Arteaga, J. C., Aymard, G., Castaño, A., ... Pennington, R. T. (2016). Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science*, 353(6306), 1383–1387.
- Duno de Stefano, R., Carnevali Fernández-Concha, G., Ramírez Morillo, I. M., Tapia Muñoz, J. L., Can Itzá, L. L., Hernández-Aguilar, S., & Embray, T. (2010). *Flora de la Península de Yucatán*. <https://www.cicy.mx/sitios/flora%20digital/>
- Fantinati, M. R., Soffiatti, P., & Calvente, A. (2021). A new phylogenetic hypothesis for Cereinae (Cactaceae) points to a monophyletic subtribe. *Systematic Botany*, 46(3), 689–699.
- Franck, A. R., Barrios, D., Campbell, K. C. S. E., Lange, J., Peguero, B., Santiago-Valentín, E., Rigerszki, Z., Haakonsson, J., Gann, G. D., Cinea, W., Howe, N. M. M., John, J. S., Moreno, J. S., & Clark, C. A. (2019). Revision of *Pilosocereus* (Cactaceae) in the Caribbean and northern Andean region. *Phytotaxa*, 411(3), 129–182.

- Franco-Estrada, D., Barrios, D., Cervantes, C. R., Granados-Aguilar, X., & Arias, S. (2022a). Phylogenetic and morphological analyses of *Pilosocereus leucocephalus* group s.s. (Cactaceae) reveal new taxonomical implications. *Journal of Plant Research*, 135(3), 423–442.
- Franco-Estrada, D., Ortiz, E., Villaseñor, J. L., & Arias, S. (2022b). Species distribution modelling and predictor variables for species distribution and niche preferences of *Pilosocereus leucocephalus* group s.s. (Cactaceae). *Systematics and Biodiversity* 20(1): 2128928.
- GBIF.org (15 Sep 2022) GBIF occurrence download <https://doi.org/10.15468/dl.afmjys>
- Gentry, H. S. (1942). *Rio Mayo plants: A study of the flora and vegetation of the valley of the Rio Mayo, Sonora*. Carnegie Institution of Washington Publication 527.
- Godínez-Alvarez, H., & Valiente-Banuet, A. (2000). Fruit-feeding behavior of the bats *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* in flight cage experiments: Consequences for dispersal of columnar cactus seeds. *Biotropica*, 32(3), 552–556.
- Guzmán, U., Arias, S., & Dávila, P. (2003). *Catálogo de cactáceas mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hernández-Hernández, T., Hernández, H. M., De-Nova, J. A., Puente, R., Eguiarte, L. E., & Magallón, S. (2011). Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany*, 98(1), 44–61.
- Hunt, D., & Taylor, N. (1990). The genera of Cactaceae: Progress towards consensus. *Bradleya*, 8, 85–107.
- Hunt, D., Taylor, N., & Charles, G. (2006). *The new cactus lexicon*. DH Books.
- Korotkova, N., Aquino, D., Arias, S., Egli, U., Franck, A., Gómez-Hinostrosa, C., Guerrero, P. C., Hernández, H. M., Kohlbecker, A., Köhler, M., Luther, K., Majure, L. C., Müller, A., Metzinger, D., Nyffeler, R., Sánchez, D., Schlumpberger, B., & Berendsohn, W. G. (2021). Cactaceae at Caryophyllales.org—A dynamic online species-level taxonomic backbone for the family. *Willdenowia*, 51(2), 251–270.
- Lavor, P., Calvente, A., Versieux, L. M., & Sanmartin, I. (2019). Bayesian spatio-temporal reconstruction reveals rapid diversification and Pleistocene range expansion in the widespread columnar cactus *Pilosocereus*. *Journal of Biogeography*, 46(1), 238–250.
- Lavor, P., Versieux, L. M., & Calvente, A. (2020). Phylogenetic relationships of *Pilosocereus* (Cactaceae) and taxonomic implications. *PlantNow*, 1(2), 52–70.
- Lemaire, C. A. (1839). *Cactearum genera nova speciesque novae et omnium in Horto monvilliano cultarum ex affinitatibus naturalibus ordinatio nova indexque methodicus*. J. Loss.
- Lott, E. J., & Atkinson, T. H. (2006). Mexican and Central American seasonally dry tropical forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a focal point for comparison. En R. T. Pennington, G. P. Lewis, & J. A. Ratter (Eds.), *Neotropical savannas and seasonally dry forests: Plant diversity, biogeography, and conservation* (pp. 315–342). CRC Press Taylor & Francis Group.

- Moro, M. F., Silva, I. A., Araújo, F. S. de, Nic Lughadha, E., Meagher, T. R., & Martins, F. R. (2015). The role of edaphic environment and climate in structuring phylogenetic pattern in seasonally dry tropical plant communities. *PLoS One*, *10*(3), e0119166.
- Munguía-Rosas, M. A., Jácome-Flores, M. E., Sosa, V. J., & Quiroz-Cerón, L. M. (2009). Removal of *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae, tribe Cereeae) seeds by ants and their potential role as primary seed dispersers. *Journal of Arid Environments*, *73*(4), 578–581.
- Munguía-Rosas, M. A., & Sosa, V. J. (2010). Phenology of *Pilosocereus leucocephalus* (Cactaceae, tribe Cereeae): A columnar cactus with asynchronous pulsed flowering. *Plant Ecology*, *211*, 191–201.
- Munguía-Rosas, M. A., Sosa, V. J., & Jácome-Flores, M. E. (2010). Pollination system of the *Pilosocereus leucocephalus* columnar cactus (tribe Cereeae) in eastern Mexico. *Plant Biology*, *12*(4), 578–586.
- Nyffeler, R., & Egli, U. (2010). A farewell to dated ideas and concepts – molecular phylogenetics and a revised suprageneric classification of the family Cactaceae. *Schumannia*, *6*, 109–149.
- Ornelas, J. F., Sosa, V., Soltis, D. E., Daza, J. M., González, C., Soltis, P. S., Gutiérrez-Rodríguez, C., Monteros, A. E. de los, Castoe, T. A., Bell, C., & Ruiz-Sanchez, E. (2013). Comparative phylogeographic analyses illustrate the complex evolutionary history of threatened cloud forests of northern Mesoamerica. *PLoS One*, *8*(2), e56283.
- Ortiz-Rodríguez, A. E., Ornelas, J. F., & Ruiz-Sanchez, E. (2018). A jungle tale: Molecular phylogeny and divergence time estimates of the *Desmopsis-Stenanona* clade (Annonaceae) in Mesoamerica. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *122*, 80–94.
- Paredes, A. R., Van Devender, T. R., & Felger, R. S. (2000). *Cactáceas de Sonora, México: Su diversidad, uso y conservación*. IMADES, Arizona-Sonora Desert Museum Press.
- Paz, A., Brown, J. L., Cordeiro, C. L. O., Aguirre-Santoro, J., Assis, C., Amaro, R. C., Raposo do Amaral, F., Bochner, T., Bacci, L. F., Caddah, M. K., d’Horta, F., Kaehler, M., Lyra, M., Grohmann, C. H., Reginato, M., Silva-Brandão, K. L., Freitas, A. V. L., Goldenberg, R., Lohmann, L. G., ... Carnaval, A. C. (2021). Environmental correlates of taxonomic and phylogenetic diversity in the Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, *48*(6), 1377–1391.
- Pennington, R. T., Prado, D. E., & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, *27*(2), 261–273.
- Pfeiffer, L. (1838). Ueber Lemaire’s Beschreibung einiger neuen Cacteen. *Allgemeine Gartenzeitung*, *6*, 141–143.
- Rocha, E. A., Domingos-Melo, A., Zappi, D. C., & Machado, I. C. (2019). Reproductive biology of columnar cacti: Are bats the only protagonists in the pollination of *Pilosocereus*, a typical chiropterophilous genus?. *Folia Geobotanica*, *54*(3), 239–256.
- Rocha, E. A., Machado, I. C., & Zappi, D. C. (2007). Floral biology of *Pilosocereus tuberculatus* (Werderm.) Byles & Rowley: A bat pollinated cactus endemic from the “Caatinga” in northeastern Brazil. *Bradleya*, *25*, 129–144.

- Schumann, K. (1894). Cactaceae. En *Die Natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet* (Engler A, Krause K, Pilger RKF, Prantl K, Vol. 3, pp. 179–181). Verlag von Wilhelm Engelman.
- Soriano, P. J., & Ruiz, A. (2002). The role of bats and birds in the reproduction of columnar cacti in the Northern Andes. En *Columnar cacti and their mutualists: Evolution, ecology, and conservation* (Fleming, T. H., Valiente-Banuet, A., pp. 241–263). The University of Arizona Press.
- Stoner, K. E., O.-Salazar, K. A., R.-Fernández, R. C., & Quesada, M. (2003). Population dynamics, reproduction, and diet of the lesser long-nosed bat (*Leptonycteris curasoae*) in Jalisco, Mexico: Implications for conservation. *Biodiversity & Conservation*, 12(2), 357–373.
- Taylor, N. P., & Zappi, D. C. (1989). An alternative view of generic delimitation and relationships in tribe Cereeae (Cactaceae). *Bradleya*, 7, 13–40.
- Trejo, I., & Dirzo, R. (2002). Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity & Conservation*, 11(11), 2063–2084.
- Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Casas, A., del Coro Arizmendi, M., & Dávila, P. (1997). Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 37(2), 331–341.
- Vázquez-Castillo, S., Miranda-Jácome, A., & Ruelas Inzunza, E. (2019). Patterns of frugivory in the columnar cactus *Pilosocereus leucocephalus*. *Ecology and Evolution*, 9(3), 1268–1277.
- Véliz, M. (2008). *Las cactáceas de Guatemala*. Universidad de San Carlos de Guatemala.
- Wendelken, P. W., & Martin, R. F. (1988). Avian consumption of the fruit of the cacti *Stenocereus eichlamii* and *Pilosocereus maxonii* in Guatemala. *The American Midland Naturalist*, 119(2), 235–243.
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche Conservatism: Integrating Evolution, Ecology, and Conservation Biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 519–539.
- Yetman, D. (2007). *The great cacti: Ethnobotany and biogeography*. University of Arizona Press.
- Zappi, D. C. (1994). *Pilosocereus* (Cactaceae): The genus in Brazil. *Succulent Plant Research*, 3, 1–160.

DISCUSIÓN GENERAL

Delimitación de las especies del grupo *P. leucocephalus* s.s.

En la familia Cactaceae, la delimitación de especies utilizando solamente morfología ha resultado útil (p. ej. *Coryphantha* (Engelm.) Lem., Vázquez-Benítez *et al.*, 2016; *Echinocereus* Engelm., Sánchez *et al.*, 2020; *Selenicereus* (A. Berger) Britton & Rose, Martínez-Quezada *et al.*, 2019). Sin embargo, en otras cactáceas existen problemas para reconocer los límites entre especies por presentar hibridación, como en el caso de las especies de *Opuntia* Mill., lo cual resulta en mosaicos de características morfológicas expresadas por una progenie híbrida y una alta plasticidad morfológica asociada a diferentes factores ambientales (Majure & Puente, 2014). Por otro lado, existen géneros como *Melocactus* Link & Otto y *Eulychnia* Phil. que presentan una diversidad críptica, es decir, sus caracteres morfológicos poco diferenciados aún no han sido evaluados y probablemente los caracteres diagnósticos actuales no son suficientes para separar taxones infraespecíficos como especies diferentes (Majure *et al.*, 2022; Merklinger *et al.*, 2021). Asimismo, en el complejo de especies de *Pilosocereus aurisetus*, cuya divergencia es reciente, se presenta una historia taxonómica inestable por la falta de caracteres diagnósticos claros (Perez *et al.*, 2022). Para estos grupos, la delimitación morfológica no es siempre lo suficientemente clara para el reconocimiento a nivel de especie.

En la delimitación de especies es necesaria una idea teórica de cómo se perciben, es decir, un concepto de especie. En este sentido, el concepto unificado de especie para este estudio, proporciona el marco teórico y puede adaptarse a cualquier criterio de delimitación, debido a que una especie puede ser caracterizada con base en cualquiera de las propiedades de la especie que otros conceptos consideren y en la inclusión de distintos métodos e integración de la información proporcionada por estos (de Queiroz, 2007). Al considerar esta base conceptual es importante utilizar varios criterios en la delimitación de especies, por los cuales los individuos pueden ser identificados como miembros de la categoría de especie (Sites & Marshall, 2004; Tobias *et al.*, 2010).

En este estudio sistemático, se utilizaron cuatro criterios para la delimitación de especies: el agrupamiento fenético, el monofilético, la combinación diagnóstica única de estados de carácter y la diferenciación del nicho ecológico (Cuadro 1). Aunque fue incluido el criterio del nicho ecológico, de acuerdo con varios autores solo es útil después de reconocer los límites de las especies con otros tipos de datos, usualmente morfológicos y moleculares (p. ej. Raxworthy *et al.*, 2017; Su *et al.*, 2015;

Zheng *et al.*, 2017). Inicialmente, la morfología mostró en general resultados positivos en determinar los límites que separan a los individuos que pertenecen a distintas especies, mientras que este ejercicio con datos moleculares solo recuperó algunas especies con base al criterio monofilético, lo que requirió de la aplicación de otro enfoque. Se requiere enfatizar que la morfología puede ser importante para determinar los límites entre especies, aunque otros tipos de datos o enfoques pueden apoyar considerablemente en la delimitación (p. ej. DeSalle *et al.*, 2005; Hillis, 1987; Malhotra & Thorpe, 2004; Raxworthy *et al.*, 2007; Steiner *et al.*, 2006). Por lo tanto, se consideró un enfoque de evidencia total o combinado que une diferentes tipos de datos (morfológicos y moleculares) para el análisis filogenético simultáneo, porque maximiza la información y el poder explicativo aportado por todos los datos (Kluge, 1989; Kluge & Wolf, 1993). De hecho, este enfoque puede ser útil para apoyar la monofilia de grupos de especies o en la delimitación de ellas (Wiens, 1998; Wiens & Reeder, 1997). En cactáceas, la evidencia total resultó útil para apoyar la monofilia de *Trichocereus* (A. Berger) Riccob. (Albesiano & Terrazas, 2012), la delimitación de especies en *Epithelantha* Weber ex Britton & Rose (Aquino *et al.*, 2019) y el reconocimiento de grupos inclusivos dentro de *Cephalocereus* Pfeiff. (Tapia *et al.*, 2017), *Echinocereus* Engelm. (Sánchez *et al.*, 2018) e Hylocereeae (Martínez-Quezada *et al.*, 2020). En otros casos, apoyó la monofilia de algunos grupos de avispas inductoras de agallas en plantas (*Liposthenes* Förster y grupo IR: Nylander *et al.*, 2004) y en la delimitación de especies en lagartos (*Ctenophorus* Fitzinger: Solís-Lemus *et al.*, 2015) y serpientes (*Storeria* Baird & Girard: Pyron *et al.*, 2016). El enfoque de evidencia total, con datos morfológicos y moleculares en todos los ejemplos mencionados, generó resultados mucho más trascendentes que los análisis por separado, tal como se muestra en el presente estudio.

Finalmente, el enfoque desarrollado fue usar evidencia morfológica y molecular para generar hipótesis de especies que podrán ser evaluadas por otras fuentes de evidencia, como marcadores moleculares adicionales, microsatélites o números cromosómicos, entre otros. En este estudio, con base en el criterio del nicho ecológico (Andersson, 1990; Van Valen, 1976), se utilizó un nuevo conjunto independiente de datos para apoyar, en este caso, la previa delimitación de seis especies. Sin embargo, es muy importante mencionar que este criterio ecológico no puede utilizarse para circunscribir especies, porque el nicho es una propiedad emergente de la especie, a veces, con variación intraespecífica (Holt, 2009), aunque sus diferencias pueden usarse como un criterio secundario para reconocer la independencia de linajes (p. ej. Leaché *et al.*, 2009). Algunos estudios de delimitación de especies se han apoyado en las diferencias de los requerimientos ambientales

del nicho ecológico entre especies como un criterio útil, por ejemplo, en plantas con *Orinus* Hitchc. (Su *et al.*, 2015), *Populus* L. (Zheng *et al.*, 2017) y *Stenocereus* (A. Berger) Riccob. (Alvarado-Sizzo *et al.*, 2018), y en animales con *Phelsuma* Gray (Raxworthy *et al.*, 2007), *Phrynosoma* Wiegmann (Leaché *et al.*, 2009) y *Zapus* Coues (Malaney *et al.*, 2017). Cuando se utilizan distintas fuentes para analizar un problema entre límites de especies, el resultado más claro es el acuerdo entre disciplinas como razón para considerar plausible una hipótesis de delimitación (p. ej. Alström *et al.*, 2008; Carstens *et al.*, 2013; Leaché *et al.*, 2009; Satler *et al.*, 2013; Vieites *et al.*, 2009). Por supuesto, las disciplinas pueden estar en desacuerdo o ser congruentes (Agapow *et al.*, 2004; Duminil & Di Michele, 2009; Wiens & Penkrot, 2002). Las dificultades en determinar los límites entre especies en un continuo proceso evolutivo no se pueden evitar, pero hay menor incertidumbre en reconocer sus límites cuanto más independiente sea la información procedente de distintas evidencias (de Queiroz, 2007; Meiri & Mace, 2007; Schlick-Steiner *et al.*, 2010). En términos prácticos, esto significa que, a partir del marco de evidencia utilizada (conocimiento actual) en el grupo de estudio, las especies reconocidas son unidades válidas para futuros estudios sistemáticos y pueden representar algo cercano a las especies en la naturaleza.

Con base en la evidencia morfológica, molecular y ecológica se rechazan las hipótesis de que este grupo de especies en México y América Central está formado por cinco u ocho taxones distintos. En este estudio se reconocen seis especies: *P. alensis*, *P. chrysacanthus*, *P. collinsii*, *P. cometes*, *P. gaumeri* y *P. purpusii*. Asimismo, ofreció evidencias de diferentes datos para proveer de una nueva circunscripción de especies y finalizar con una revisión taxonómica, donde el cambio nomenclatural más relevante es entre nombres diferentes aplicables al mismo taxón. Por ejemplo, el nombre *P. cometes* (\equiv *Cereus cometes* Scheidw. de 1840) con base en el principio de prioridad, incluyendo su neotipificación, tiene prevalencia a *P. leucocephalus* (\equiv *Pilosocereus leucocephalus* Poselg. de 1853) (capítulo III).

Monofilia y relaciones filogenéticas internas en el grupo *P. leucocephalus* s.s.

En la primer filogenia molecular del género *Pilosocereus* (Calvente *et al.*, 2017), se utilizaron cuatro marcadores moleculares del cloroplasto (trnS-trnG, psbD-trnT, trnL-trnT, petL-psbE) y uno nuclear (*PhyC*). Este estudio permitió reconocer que las especies nativas de México y América Central forman un clado con alto soporte —grupo *P. leucocephalus* s.s. Los análisis subsecuentes que sumaron el marcador de cloroplasto *ycf1*, en conjunto con los marcadores previos de la filogenia del género, muestran resultados similares a los iniciales aunque el nombre del grupo fue omitido y

además se recuperaron las especies *P. lanuginosus* del norte de América del Sur y *P. polygonus* del Caribe como parte del clado (Lavor *et al.*, 2019, 2020).

En el presente trabajo, con base en los marcadores de cloroplasto *rpl16*, *trnL-trnF* y *petL-psbE* y el marcador nuclear AT1G18270, se apoya la monofilia de un grupo de especies distribuidas en México y América Central (*sensu* Calvente *et al.*, 2017). Asimismo, para este grupo monofilético se reconocen dos sinapomorfías (una transversión en el intrón *rpl16* y otra en el espaciador intergénico *petL-psbE*). El grupo tiene límites difusos, pero puede sugerirse, de manera preliminar, que es hermano de las especies de *Pilosocereus* del norte de América del Sur y el Caribe. Por último, los resultados permiten construir la hipótesis que se contrapone con la idea de que este clado es más amplio e incluye a todas las especies distribuidas fuera de Brasil y que además tiene relaciones de hermandad principalmente con *P. glaucochrous* y *P. piauhyensis* del noreste de Brasil (Lavor *et al.*, 2019, 2020). No obstante, más trabajo de investigación se requiere para apoyar o rechazar estas hipótesis filogenéticas, así como complementarlas con análisis biogeográficos. Por el momento, la discusión sobre la distribución geográfica del grupo de interés se amplía en la siguiente sección.

La monofilia del grupo *P. leucocephalus s.s.* es una hipótesis apoyada por evidencia molecular generada en este estudio sistemático, aunque las relaciones filogenéticas de sus especies son inciertas (Franco-Estrada *et al.*, 2022a). Trabajos previos reportan a *P. gaumeri* como hermana de las especies restantes en el grupo (Calvente *et al.*, 2017; Lavor *et al.*, 2019), mientras que en otro análisis se obtuvo una politomía (Lavor *et al.*, 2020). En el presente estudio no se pudieron recuperar las relaciones filogenéticas dentro del grupo usando solo marcadores moleculares, pero al analizar en conjunto los datos morfológicos y moleculares se muestran sus probables relaciones filogenéticas, las cuales difieren de los resultados obtenidos en trabajos anteriores (Calvente *et al.*, 2017; Lavor *et al.*, 2019, 2020). Principalmente, en este análisis, *P. cometes* es hermana de las especies restantes que constituyen al grupo y *P. collinsii* se relaciona más cercanamente con *P. gaumeri* (Franco-Estrada *et al.*, 2022a). El problema de la baja resolución en las relaciones filogenéticas en el grupo *P. leucocephalus s.s.* está probablemente asociado con su reciente divergencia (media de 0.90 Ma, con un intervalo de 1.77-0.31; Lavor *et al.*, 2019), pero también con la separación incompleta de los linajes (Copetti *et al.*, 2017), y los cambios demográficos (Naciri & Linder, 2015) o largos tiempos generacionales (Franco-Estrada *et al.*, 2022a). Situaciones similares ocurren en otros grupos de plantas (p. ej. *Agave* L., Asparagaceae: Jiménez-Barron *et al.*, 2020; *Astragalus* L., Fabaceae: Bagheri *et al.*, 2017; *Myosotis* L., Boraginaceae: Meudt *et al.*, 2015), que

también muestran una reciente diversificación, lo que complica la determinación de las relaciones filogenéticas entre sus especies. También los marcadores moleculares puede mostrar poca resolución en las relaciones filogenéticas, además de lo complicado que es encontrar los adecuados para estudios intra e interespecíficos en especies estrechamente relacionadas (Bonatelli *et al.*, 2013).

En estudios futuros, se considera importante utilizar un muestreo molecular con un número mayor de loci, ya que en este estudio solamente se utilizaron cuatro loci. De hecho, probablemente se requiere trabajar a nivel genómico con el fin de resolver las relaciones filogenéticas en este grupo de especies. La información genómica posee conjuntos de datos masivos que tienden a amplificar y detectar la señal filogenética mucho mejor que con el uso tradicional de pocos genes, y además pueden usarse, en muchos casos, para mejorar o resolver las relaciones filogenéticas de los grupos de especies estrechamente relacionadas (Delsuc *et al.*, 2005; Simion *et al.*, 2020). En Cactaceae, el enfoque filogenómico es particularmente útil para taxones que experimentaron radiación reciente e incluyen nodos internos que son difíciles de resolver (p. ej. Acha & Majure, 2022; Bombonato *et al.*, 2020; Romeiro-Brito *et al.*, 2022). Además, es importante tomar en cuenta algunos de los rasgos morfológicos que han sido poco explorados en *Pilosocereus*, tales como la anatomía del tallo y las características del polen y semillas, que pueden proporcionar más información con valor sistemático, como ha sido reconocido para otros géneros o tribus de cactáceas (p. ej. *Arthroocereus* A. Berger: Gonzaga *et al.*, 2019; *Stenocereus* (A. Berger) Riccob.: Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2006; Hylocereeae: Martínez-Quezada *et al.*, 2020).

La distribución geográfica del grupo de estudio

La distribución geográfica del grupo *P. leucocephalus* s.s. coincide con la región de Mesoamérica, propuesta por varios autores (p. ej. Mittermeier *et al.*, 2004; Morrone, 2014; Prieto-Torres *et al.*, 2019). Específicamente este grupo, presenta afinidad con los bosques tropicales estacionalmente secos de esta región (Franco-Estrada *et al.*, 2022b; Lott & Atkinson, 2006; Pennington *et al.*, 2009; Trejo & Dirzo, 2002). Mesoamérica abarca, el área entre México tropical y el norte de Costa Rica (p. ej. Montaña-Arias *et al.*, 2018; Morrone, 2014), aunque algunos autores la extienden hasta el oeste de Panamá (Mittermeier *et al.*, 2004; Prieto-Torres *et al.*, 2019).

La diversidad biológica de Mesoamérica representa un complejo mosaico de linajes y se explica, a menudo, por su ubicación geográfica (Gutiérrez-García & Vázquez-Domínguez, 2013; Marshall *et al.*, 1982), que posiblemente representa un puente o una zona de transición entre dos

grandes regiones biogeográficas: Neártica y Neotropical (Morrone, 2020; Webb, 2006). Asimismo, esta región es considerada entre las 20 áreas de mayor diversidad biológica a nivel mundial (Barthlott *et al.*, 2005; Mittermeier *et al.*, 2004). Mesoamérica también representa un área importante para la diversificación *in situ* y el origen de linajes (p. ej. García-Moreno *et al.*, 2006; Navarro-Sigüenza *et al.*, 2008; Rovito *et al.*, 2012; Weir *et al.*, 2008), lo cual también parece aplicarse al grupo del presente estudio, considerando su diversificación evolutiva en esta región. Esto quizás acompañado por las condiciones ambientales que pueden a veces influir en los patrones filogenéticos, tal como se ha reportado para algunos grupos taxonómicos, en donde se reconoce que la restricción espacial de un patrón filogenético puede explicarse o estar asociada a variables ambientales (p. ej. Moro *et al.*, 2015; Paz *et al.*, 2021).

Interesantemente, existen resultados semejantes a los obtenidos para el grupo *P. leucocephalus* s.s. en otros grupos de especies con amplia distribución geográfica en América. Por ejemplo, un patrón biogeográfico similar se observa en algunas especies de plantas de los géneros *Abies* Mill., Pinaceae (grupo I: Aguirre-Planter *et al.*, 2012), *Citharexylum* L., Verbenaceae (clado mesoamericano: Frost *et al.*, 2021), *Tillandsia* L., Bromeliaceae (clado K: Granados *et al.*, 2017) y *Zamia* L., Zamiaceae (clado mesoamericano: Calonje *et al.*, 2019); en mamíferos se pueden mencionar a los géneros *Alouatta* Lacépède, Primates (clado mesoamericano: Doyle *et al.*, 2021) y *Sturnira* Gray, Chiroptera (clado *S. parvidens*: Hernández-Canchola & León-Paniagua, 2017); por último, en aves del género *Habia* Blyth se reporta un clado mesoamericano con clara divergencia de sus hermanas sudamericanas (clado I & II: Ramírez-Barrera *et al.*, 2018). En contraste, existen grupos taxonómicos con clados que incluyen especies no solo mesoamericanas, sino también andinas (p. ej. *Solanum* L., Solanaceae: Tovar *et al.*, 2021) o caribeñas (p. ej. *Coccoloba* P. Browne, Polygonaceae: Koenemann & Burke, 2020; *Xylophanes* Hübner, Lepidoptera: Li *et al.*, 2022). Por tanto, futuros estudios genómicos y biogeográficos en *Pilosocereus* probablemente contribuyan al conocimiento de la compleja historia biológica de Mesoamérica en su etapa reciente.

Las distribuciones alopátricas de las especies del grupo *P. leucocephalus* s.s. son probablemente afectadas por la compleja topografía de Mesoamérica, ubicada en el cruce de las placas de América del Norte, Rivera, Cocos, Caribe y Nazca, que se caracteriza por presentar un complicado mosaico de cordilleras, rodeadas de tierras bajas y gradientes ambientales, los cuales se consideran los principales impulsores de la diversidad biológica en la región (Marshall, 2007; Moreno-Contreras *et al.*, 2020; Rogers *et al.*, 2002; Novick *et al.*, 2003). Entre las especies del grupo

se sugiere que 1) la parte oeste de la Faja Volcánica Transmexicana puede estar limitando la distribución de *P. alensis*; 2) la parte oeste de la Sierra Madre del Sur limita la distribución entre *P. collinsii* y *P. purpusii*; 3) el istmo de Tehuantepec pueden considerarse una barrera semi-permeable entre las poblaciones de *P. cometes* (= *P. leucocephalus*) en México y América Central e incluso tener el mismo efecto en la distribución de *P. collinsii*; 4) la depresión nicaragüense puede constituir el límite del grupo en su distribución sur. Existen reportes de barreras en Mesoamérica que han facilitado y contribuido al aislamiento entre especies o grupos de especies, como son la parte oeste de la Faja Volcánica Transmexicana (Aguirre-Planter *et al.*, 2012), la Sierra Madre del Sur (Chávez-Pesqueira & Núñez-Farfán, 2016), el istmo de Tehuantepec (Ornelas *et al.*, 2013) y la depresión nicaragüense (Ortiz-Rodriguez *et al.*, 2018). Específicamente, para *P. gaumeri* se sugiere que características edáficas limitan su distribución geográfica a la península de Yucatán (Franco-Estrada *et al.*, 2022b), además de que es congruente con una barrera filogeográfica en poblaciones silvestres de *Carica papaya* L. (Caricaceae) que la delimita del resto de sus poblaciones (Chávez-Pesqueira & Núñez-Farfán, 2016). Sin embargo, es evidente que un enfoque filogeográfico en *Pilosocereus* de Mesoamérica es requerido para conocer los procesos históricos que podrían ser responsables de sus distribuciones geográficas.

CONCLUSIONES

El grupo *Pilosocereus leucocephalus* s.s. que se distribuye en el occidente y oriente de México y América Central (Mesoamérica) es un grupo monofilético, en el que se reconocen seis especies (*P. alensis*, *P. chrysacanthus*, *P. collinsii*, *P. cometes*, *P. gaumeri* y *P. purpusii*), a partir de caracteres morfológicos y moleculares. Este resultado es congruente con la divergencia de los nichos ecológicos de las especies. Se recircunscriben los límites para la mayoría de las especies del grupo. Las características morfológicas más distintivas (aunque sin valor diagnóstico) de este grupo son los tricomas de alrededor de 8 cm (hasta 15 cm en *P. alensis*) cerca del ápice de las ramas y sus flores que por lo general son mayores a los 5 cm y tienen estilos de 4 a 9 cm de largo. Por su parte, los caracteres más importantes que contribuyen a la formación de grupos a nivel de especie y que ayudan a discriminar entre la mayoría de ellas son el largo de la aréola, el ancho de la rama, la distancia entre las aréolas y el color de las espinas, por lo que se sugiere su uso potencial en otras especies de *Pilosocereus*. Dado los límites difusos en estas especies estrechamente relacionadas con posible divergencia reciente, la utilidad de varios criterios de especie así como la combinación de caracteres morfológicos y moleculares ofrecen resultados positivos en la delimitación de especies.

Pilosocereus alensis y *P. gaumeri* no tienen problemas en su delimitación, aunque la primera es confundida frecuentemente con *P. purpusii*. Asimismo, *P. chrysacanthus* y *P. quadricentralis* son, en realidad, una misma especie, al igual que *P. cometes* y *P. leucocephalus*, mientras que *P. collinsii* y *P. purpusii* son especies distintas.

En cuanto a la filogenia molecular, hay evidencia de dos sinapomorfías para el grupo, con base en el intrón rpl16 y el espaciador intergénico petL-psbE, en tanto que a nivel de especie los marcadores moleculares utilizados no incluyen suficientes caracteres informativos que permitan distinguir y reconocer algunas especies, o bien, no fueron suficientes para obtener la monofilia de *P. chrysacanthus*, *P. collinsii* y *P. cometes*. Solo *P. alensis*, *P. gaumeri* y *P. purpusii* se recuperaron con monofilia recíproca, utilizando marcadores de cloroplasto, aunque mediante la inclusión de un marcador nuclear, solo se recuperó *P. purpusii*. Esto probablemente asociado a la separación incompleta de los linajes. Los análisis filogenéticos también permiten concluir que la especie endémica de la península de Yucatán (*P. gaumeri*) está estrechamente relacionada con las especies distribuidas en Mesoamérica, distante de las especies de *Pilosocereus* del Caribe. No obstante, las relaciones filogenéticas entre las especies del grupo siguen siendo inciertas.

Las especies del grupo de estudio habitan en condiciones ambientales particulares que determinan la distribución geográfica de cada especie. En general, las variables climáticas son las que más contribuyen en mayor medida a los modelos de distribución geográfica, seguido de las variables edáficas y topográficas. Con base en la similitud de sus nichos ecológicos, las especies tienen poca superposición de nichos y los que ocupan son significativamente diferentes, especialmente en ambientes donde habitan los bosques tropicales estacionalmente secos. Además, la mayoría de las especies están delimitadas por barreras geográficas y ecológicas reconocidas por otros estudios, como la depresión nicaragüense y los sistemas montañosos de la Faja Volcánica Transmexicana y la Sierra Madre del Sur.

Finalmente, con base en un marco amplio de evidencias (morfología, marcadores moleculares y modelos de nicho ecológico), se apoyan hipótesis de especies plausibles que generan cambios en la nomenclatura taxonómica y en la amplitud del intervalo de distribución geográfica de las entidades.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acha, S., & Majure, L. C. (2022). A new approach using targeted sequence capture for phylogenomic studies across Cactaceae. *Genes*, *13*(2), 350.
- Agapow, P.-M., Bininda-Emonds, O. R., Crandall, K. A., Gittleman, J. L., Mace, G. M., Marshall, J. C., & Purvis, A. (2004). The impact of species concept on biodiversity studies. *The Quarterly Review of Biology*, *79*(2), 161–179.
- Aguirre-Planter, É., Jaramillo-Correa, J. P., Gómez-Acevedo, S., Khasa, D. P., Bousquet, J., & Eguiarte, L. E. (2012). Phylogeny, diversification rates and species boundaries of Mesoamerican firs (*Abies*, Pinaceae) in a genus-wide context. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *62*(1), 263–274.
- Albesiano, S., & Terrazas, T. (2012). Cladistic analysis of *Trichocereus* (Cactaceae: Cactoideae: Trichocereae) based on morphological data and chloroplast DNA sequences. *Haseltonia*, *17*, 3–23.
- Alström, P., Rasmussen, P. C., Olsson, U., & Sundberg, P. (2008). Species delimitation based on multiple criteria: The spotted bush warbler *Bradypterus thoracicus* complex (Aves: Megaluridae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, *154*(2), 291–307.
- Alvarado-Sizzo, H., Casas, A., Parra, F., Arreola-Nava, H. J., Terrazas, T., & Sánchez, C. (2018). Species delimitation in the *Stenocereus griseus* (Cactaceae) species complex reveals a new species, *S. huastecorum*. *PLoS One*, *13*(1), e0190385.
- Andersson, L. (1990). The driving force: Species concepts and ecology. *Taxon*, *39*(3), 375–382.
- Aquino, D., Cervantes, R., Gernandt, D. S., & Arias, S. (2019). Species delimitation and phylogeny of *Epithelantha* (Cactaceae). *Systematic Botany*, *44*(3), 600–615.
- Arroyo-Cosultchi, G., Terrazas, T., Arias, S., & Arreola-Nava, H. J. (2006). The systematic significance of seed morphology in *Stenocereus* (Cactaceae). *Taxon*, *55*(4), 983–992.
- Bagheri, A., Maassoumi, A. A., Rahiminejad, M. R., Brassac, J., & Blattner, F. R. (2017). Molecular phylogeny and divergence times of *Astragalus* section Hymenostegis: An analysis of a rapidly diversifying species group in Fabaceae. *Scientific Reports*, *7*(1), 14033.

- Barthlott, W., Mutke, J., Rafiqpoor, D., Kier, G., & Kreft, H. (2005). Global centers of vascular plant diversity. *Nova Acta Leopoldina*, 92(342), 61–83.
- Bombonato, J. R., do Amaral, D. T., Silva, G. A. R., Khan, G., Moraes, E. M., da Silva Andrade, S. C., Eaton, D. A. R., Alonso, D. P., Ribolla, P. E. M., Taylor, N., Zappi, D., & Franco, F. F. (2020). The potential of genome-wide RAD sequences for resolving rapid radiations: A case study in Cactaceae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 151, 106896.
- Bonatelli, I. A. S., Zappi, D. C., Taylor, N. P., & Moraes, E. M. (2013). Usefulness of cpDNA markers for phylogenetic and phylogeographic analyses of closely related cactus species. *Genetics and Molecular Research*, 12(4), 4579–4585.
- Calonje, M., Meerow, A. W., Griffith, M. P., Salas-Leiva, D., Vovides, A. P., Coiro, M., & Francisco-Ortega, J. (2019). A time-calibrated species tree phylogeny of the New World cycad genus *Zamia* L. (Zamiaceae, Cycadales). *International Journal of Plant Sciences*, 180(4), 286–314.
- Calvente, A., Moraes, E. M., Lavor, P., Bonatelli, I. A. S., Nacaguma, P., Versieux, L. M., Taylor, N. P., & Zappi, D. C. (2017). Phylogenetic analyses of *Pilosocereus* (Cactaceae) inferred from plastid and nuclear sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 183(1), 25–38.
- Carstens, B. C., Pelletier, T. A., Reid, N. M., & Satler, J. D. (2013). How to fail at species delimitation. *Molecular Ecology*, 22(17), 4369–4383.
- Chávez-Pesqueira, M., & Núñez-Farfán, J. (2016). Genetic diversity and structure of wild populations of *Carica papaya* in Northern Mesoamerica inferred by nuclear microsatellites and chloroplast markers. *Annals of Botany*, 118(7), 1293–1306.
- Copetti, D., Búrquez, A., Bustamante, E., Charboneau, J. L. M., Childs, K. L., Eguiarte, L. E., Lee, S., Liu, T. L., McMahon, M. M., Whiteman, N. K., Wing, R. A., Wojciechowski, M. F., & Sanderson, M. J. (2017). Extensive gene tree discordance and hemiplasy shaped the genomes of North American columnar cacti. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(45), 12003–12008.
- de Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology*, 56(6), 879–886.
- Delsuc, F., Brinkmann, H., & Philippe, H. (2005). Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life. *Nature Reviews Genetics*, 6(5), 361–375.

- DeSalle, R., Egan, M. G., & Siddall, M. (2005). The unholy trinity: Taxonomy, species delimitation and DNA barcoding. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1462), 1905–1916.
- Doyle, E. D., Prates, I., Sampaio, I., Koiffmann, C., Silva, W. A., Carnaval, A. C., & Harris, E. E. (2021). Molecular phylogenetic inference of the howler monkey radiation (Primates: *Alouatta*). *Primates*, 62(1), 177–188.
- Duminil, J., & 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*, 143(3), 528–542.
- Franco-Estrada, D., Barrios, D., Cervantes, C. R., Granados-Aguilar, X., & Arias, S. (2022a). Phylogenetic and morphological analyses of *Pilosocereus leucocephalus* group s.s. (Cactaceae) reveal new taxonomical implications. *Journal of Plant Research*, 135(3), 423–442.
- Franco-Estrada, D., Ortiz, E., Villaseñor, J. L., & Arias, S. (2022b). Species distribution modelling and predictor variables for species distribution and niche preferences of *Pilosocereus leucocephalus* group s.s. (Cactaceae). *Systematics and Biodiversity* 20(1): 2128928.
- Frost, L. A., O’Leary, N., Lagomarsino, L. P., Tank, D. C., & Olmstead, R. G. (2021). Phylogeny, classification, and character evolution of tribe Citharexyleae (Verbenaceae). *American Journal of Botany*, 108(10), 1982–2001.
- García-Moreno, J., Cortés, N., García-Deras, G. M., & Hernández-Baños, B. E. (2006). Local origin and diversification among *Lampornis* hummingbirds: A Mesoamerican taxon. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38(2), 488–498.
- Gonzaga, D. R., de Souza, M. A., Menini Neto, L., Peixoto, A. L., Mendonça, C. B. F., & Gonçalves-Esteves, V. (2019). The systematic value of pollen morphology in *Arthrocerus* A. Berger (Cactaceae, Cactoideae). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 269, 33–41.
- Granados, M. C., Granados-Aguilar, X., Donadío, S., Salazar, G. A., Flores-Cruz, M., Hágsater, E., Starr, J. R., Ibarra-Manríquez, G., Fragoso-Martínez, I., & Magallón, S. (2017). Geographic structure in two highly diverse lineages of *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Botany*, 95(7), 641–651.

- Gutiérrez-García, T. A., & Vázquez-Domínguez, E. (2013). Consensus between genes and stones in the biogeographic and evolutionary history of Central America. *Quaternary Research*, *79*(3), 311–324.
- Hernández-Canchola, G., & León-Paniagua, L. (2017). Genetic and ecological processes promoting early diversification in the lowland Mesoamerican bat *Sturnira parvidens* (Chiroptera: Phyllostomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *114*, 334–345.
- Hillis, D. M. (1987). Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *18*, 23–42.
- Holt, R. D. (2009). Bringing the Hutchinsonian niche into the 21st century: Ecological and evolutionary perspectives. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*, 19659–19665.
- Jiménez-Barron, O., García-Sandoval, R., Magallón, S., García-Mendoza, A., Nieto-Sotelo, J., Aguirre-Planter, E., & Eguiarte, L. E. (2020). Phylogeny, diversification rate, and divergence time of *Agave* sensu lato (Asparagaceae), a group of recent origin in the process of diversification. *Frontiers in Plant Science*, *11*, 1651.
- Kluge, A. G. (1989). A concern for evidence and a phylogenetic hypothesis of relationships among *Epicrates* (Boidae, Serpentes). *Systematic Zoology*, *38*(1), 7–25.
- Kluge, A. G., & Wolf, A. J. (1993). Cladistics: What's in a word?. *Cladistics*, *9*(2), 183–199.
- Koenemann, D. M., & Burke, J. M. (2020). A molecular phylogeny for the genus *Coccoloba* (Polygonaceae) with an assessment of biogeographic patterns. *Systematic Botany*, *45*(3), 567–575.
- Lavor, P., Calvente, A., Versieux, L. M., & Sanmartin, I. (2019). Bayesian spatio-temporal reconstruction reveals rapid diversification and Pleistocene range expansion in the widespread columnar cactus *Pilosocereus*. *Journal of Biogeography*, *46*(1), 238–250.
- Lavor, P., Versieux, L. M., & Calvente, A. (2020). Phylogenetic relationships of *Pilosocereus* (Cactaceae) and taxonomic implications. *PlantNow*, *1*(2), 52–70.
- Leaché, A. D., Koo, M. S., Spencer, C. L., Papenfuss, T. J., Fisher, R. N., & McGuire, J. A. (2009). Quantifying ecological, morphological, and genetic variation to delimit species in the coast

- horned lizard species complex (*Phrynosoma*). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(30), 12418–12423.
- Li, X., Hamilton, C. A., St Laurent, R., Ballesteros-Mejia, L., Markee, A., Haxaire, J., Rougerie, R., Kitching, I. J., & Kawahara, A. Y. (2022). A diversification relay race from Caribbean-Mesoamerica to the Andes: Historical biogeography of *Xylophanes* hawkmoths. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 289(1968), 20212435.
- Lott, E. J., & Atkinson, T. H. (2006). Mexican and Central American seasonally dry tropical forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a focal point for comparison. En R. T. Pennington, G. P. Lewis, & J. A. Ratter (Eds.), *Neotropical savannas and seasonally dry forests: Plant diversity, biogeography, and conservation* (pp. 315–342). CRC Press Taylor & Francis Group.
- Majure, L. C., Barrios, D., Díaz, E., Bacci, L. F., & Piñeyro, Y. E. (2022). Phylogenomics of the Caribbean melocacti: Cryptic species and multiple invasions. *Taxon*, 71(5), 993–1012.
- Majure, L. C., & Puente, R. (2014). Phylogenetic relationships and morphological evolution in *Opuntia* s.str. and closely related members of tribe Opuntieae. *Succulent Plant Research*, 8, 9–30.
- Malaney, J. L., Demboski, J. R., & Cook, J. A. (2017). Integrative species delimitation of the widespread North American jumping mice (Zapodinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 114, 137–152.
- Malhotra, A., & Thorpe, R. S. (2004). Maximizing information in systematic revisions: A combined molecular and morphological analysis of a cryptic green pitviper complex (*Trimeresurus stejnegeri*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 82(2), 219–235.
- Marshall, J. S. (2007). The geomorphology and physiographic provinces of Central America. En J. Bundschuh & G. E. Alvarado (Eds.), *Central America: Geology, resources, and hazards* (pp. 1–51). Taylor & Francis.
- Marshall, L. G., Webb, S. D., Sepkoski, J. J., & Raup, D. M. (1982). Mammalian evolution and the great American interchange. *Science*, 215(4538), 1351–1357.
- Martínez-Quezada, D. M., Arias, S., Korotkova, N., & Terrazas, T. (2020). The phylogenetic significance of the stem morpho-anatomy in the Hylocereeae (Cactoideae, Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 306, 8.

- Martínez-Quezada, D. M., Sandoval-Zapotitla, E., & Arias, S. (2019). Análisis morfométrico del grupo *Selenicereus vagans* (Cactaceae: Hylocereeae) con base en la anatomía del tallo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, *90*, e902924.
- Meiri, S., & Mace, G. M. (2007). New taxonomy and the origin of species. *PLOS Biology*, *5*(7), e194.
- Merklinger, F. F., Böhnert, T., Arakaki, M., Weigend, M., Quandt, D., & Luebert, F. (2021). Quaternary diversification of a columnar cactus in the driest place on earth. *American Journal of Botany*, *108*(2), 184–199.
- Meudt, H. M., Prebble, J. M., & Lehnebach, C. A. (2015). Native New Zealand forget-me-nots (*Myosotis*, Boraginaceae) comprise a Pleistocene species radiation with very low genetic divergence. *Plant Systematics and Evolution*, *301*(5), 1455–1471.
- Mittermeier, R., Gil, P., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C., Lamoreux, J., & Fonseca, G. (2004). *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. CEMEX/Agrupación Sierra Madre and Unidos para la Conservación.
- Montaño-Arias, G., Luna-Vega, I., Morrone, J. J., & Espinosa, D. (2018). Biogeographical identity of the Mesoamerican dominion with emphasis on seasonally dry tropical forests. *Phytotaxa*, *376*(6), 277–290.
- Moreno-Contreras, I., Sánchez-González, L. A., Arizmendi, M. del C., Prieto-Torres, D. A., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2020). Climatic niche evolution in the *Arremon brunneinucha* complex (Aves: Passerellidae) in a Mesoamerican landscape. *Evolutionary Biology*, *47*(2), 123–132.
- Moro, M. F., Silva, I. A., Araújo, F. S. de, Nic Lughadha, E., Meagher, T. R., & Martins, F. R. (2015). The role of edaphic environment and climate in structuring phylogenetic pattern in seasonally dry tropical plant communities. *PLoS One*, *10*(3), e0119166.
- Morrone, J. J. (2014). Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa*, *3782*(1), 1–110.
- Morrone, J. J. (2020). *The Mexican transition zone: A natural biogeographic laboratory to study biotic assembly*. Springer Nature Switzerland AG.
- Naciri, Y., & Linder, H. P. (2015). Species delimitation and relationships: The dance of the seven veils. *Taxon*, *64*(1), 3–16.

- Navarro-Sigüenza, A. G., Peterson, A. T., Nyari, A., García-Deras, G. M., & García-Moreno, J. (2008). Phylogeography of the *Buarremon* brush-finch complex (Aves, Emberizidae) in Mesoamerica. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47(1), 21–35.
- Novick, R. R., Dick, C. w., Lemes, M. R., Navarro, C., Caccone, A., & Bermingham, E. (2003). Genetic structure of Mesoamerican populations of Big-leaf mahogany (*Swietenia macrophylla*) inferred from microsatellite analysis. *Molecular Ecology*, 12(11), 2885–2893.
- Nylander, J. A. A., Ronquist, F., Huelsenbeck, J. P., & Nieves-Aldrey, J. (2004). Bayesian phylogenetic analysis of combined data. *Systematic Biology*, 53(1), 47–67.
- Ornelas, J. F., Sosa, V., Soltis, D. E., Daza, J. M., González, C., Soltis, P. S., Gutiérrez-Rodríguez, C., Monteros, A. E. de los, Castoe, T. A., Bell, C., & Ruiz-Sanchez, E. (2013). Comparative phylogeographic analyses illustrate the complex evolutionary history of threatened cloud forests of northern Mesoamerica. *PLoS One*, 8(2), e56283.
- Ortiz-Rodríguez, A. E., Ornelas, J. F., & Ruiz-Sanchez, E. (2018). A jungle tale: Molecular phylogeny and divergence time estimates of the *Desmopsis-Stenanona* clade (Annonaceae) in Mesoamerica. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 122, 80–94.
- Paz, A., Brown, J. L., Cordeiro, C. L. O., Aguirre-Santoro, J., Assis, C., Amaro, R. C., Raposo do Amaral, F., Bochorny, T., Bacci, L. F., Caddah, M. K., d’Horta, F., Kaehler, M., Lyra, M., Grohmann, C. H., Reginato, M., Silva-Brandão, K. L., Freitas, A. V. L., Goldenberg, R., Lohmann, L. G., ... Carnaval, A. C. (2021). Environmental correlates of taxonomic and phylogenetic diversity in the Atlantic Forest. *Journal of Biogeography*, 48(6), 1377–1391.
- Pennington, R. T., Lavin, M., & Oliveira-Filho, A. (2009). Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: Perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40(1), 437–457.
- Perez, M. F., Bonatelli, I. A. S., Romeiro-Brito, M., Franco, F. F., Taylor, N. P., Zappi, D. C., & Moraes, E. M. (2022). Coalescent-based species delimitation meets deep learning: Insights from a highly fragmented cactus system. *Molecular Ecology Resources*, 22(3), 1016–1028.
- Prieto-Torres, D. A., Rojas-Soto, O. R., Bonaccorso, E., Santiago-Alarcon, D., & Navarro-Sigüenza, A. G. (2019). Distributional patterns of Neotropical seasonally dry forest birds: A biogeographical regionalization. *Cladistics*, 35(4), 446–460.

- Pyron, R. A., Hsieh, F. W., Lemmon, A. R., Lemmon, E. M., & Hendry, C. R. (2016). Integrating phylogenomic and morphological data to assess candidate species-delimitation models in brown and red-bellied snakes (*Storeria*). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 177(4), 937–949.
- Ramírez-Barrera, S. M., Hernández-Baños, B. E., Jaramillo-Correa, J. P., & Klicka, J. (2018). Deep divergence of red-crowned ant tanager (*Habia rubica*: Cardinalidae), a multilocus phylogenetic analysis with emphasis in Mesoamerica. *PeerJ*, 6, e5496.
- Raxworthy, C. J., Ingram, C. M., Rabibisoa, N., & Pearson, R. G. (2007). Applications of ecological niche modeling for species delimitation: A review and empirical evaluation using day geckos (*Phelsuma*) from Madagascar. *Systematic Biology*, 56(6), 907–923.
- Rogers, R. D., Káráson, H., & van der Hilst, R. D. (2002). Epeirogenic uplift above a detached slab in northern Central America. *Geology*, 30(11), 1031–1034.
- Romeiro-Brito, M., Telhe, M. C., Amaral, D. T., Franco, F. F., & Moraes, E. M. (2022). A target capture probe set useful for deep- and shallow-level phylogenetic studies in Cactaceae. *Genes*, 13(4), 707.
- Rovito, S. M., Wake, D. B., Papenfuss, T. J., Parra-Olea, G., Muñoz-Alonso, A., & Vásquez-Almazán, C. R. (2012). Species formation and geographical range evolution in a genus of Central American cloud forest salamanders (*Dendrotriton*). *Journal of Biogeography*, 39(7), 1251–1265.
- Sánchez, D., Gómez-Quintero, D., Vargas-Ponce, O., Carrillo-Reyes, P., & Dávila-Aranda, P. (2020). Species delimitation in the *Echinocereus pulchellus* complex (Cactaceae). *Brittonia*, 72(4), 433–452.
- Sánchez, D., Terrazas, T., Grego-Valencia, D., & Arias, S. (2018). Phylogeny in *Echinocereus* (Cactaceae) based on combined morphological and molecular evidence: Taxonomic implications. *Systematics and Biodiversity*, 16(1), 28–44.
- Satler, J. D., Carstens, B. C., & Hedin, M. (2013). Multilocus species delimitation in a complex of morphologically conserved trapdoor spiders (Mygalomorphae, Antrodiaetidae, *Aliatypus*). *Systematic Biology*, 62(6), 805–823.
- Schlick-Steiner, B. C., Steiner, F. M., Seifert, B., Stauffer, C., Christian, E., & Crozier, R. H. (2010). Integrative taxonomy: A multisource approach to exploring biodiversity. *Annual Review of Entomology*, 55(1), 421–438.

- Simion, P., Delsuc, F., & Philippe, H. (2020). To what extent current limits of phylogenomics can be overcome?. En Celine Scornavacca, Frédéric Delsuc, Nicolas Galtier (Eds.), *Phylogenetics in the genomic era* (pp. 2.1:1–2.1:34). Hyper Articles en Ligne (HAL).
- Sites, J. W., & Marshall, J. C. (2004). Operational criteria for delimiting species. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 199–227.
- Solís-Lemus, C., Knowles, L. L., & Ané, C. (2015). *Bayesian species delimitation combining multiple genes and traits in a unified framework*. *Evolution*, 69(2), 492–507.
- Steiner, F. M., Schlick-Steiner, B. C., Konrad, H., Moder, K., Christian, E., Seifert, B., Crozier, R. H., Stauffer, C., & Buschinger, A. (2006). No sympatric speciation here: Multiple data sources show that the ant *Myrmica microrubra* is not a separate species but an alternate reproductive morph of *Myrmica rubra*. *Journal of Evolutionary Biology*, 19(3), 777–787.
- Su, X., Wu, G., Li, L., & Liu, J. (2015). Species delimitation in plants using the Qinghai – Tibet Plateau endemic *Orinus* (Poaceae: Tridentinae) as an example. *Annals of Botany*, 116(1), 35–48.
- Tapia, H. J., Bárcenas-Argüello, M. L., Terrazas, T., & Arias, S. (2017). Phylogeny and circumscription of *Cephalocereus* (Cactaceae) based on molecular and morphological evidence. *Systematic Botany*, 42(4), 709–723.
- Tobias, J. A., Seddon, N., Spottiswoode, C. N., Pilgrim, J. D., Fishpool, L. D. C., & Collar, N. J. (2010). Quantitative criteria for species delimitation. *Ibis*, 152(4), 724–746.
- Tovar, J. D., André, T., Wahlert, G. A., Bohs, L., & Giacomini, L. L. (2021). Phylogenetics and historical biogeography of *Solanum* section *Brevantherum* (Solanaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 162, 107195.
- Trejo, I., & Dirzo, R. (2002). Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity & Conservation*, 11(11), 2063–2084.
- Van Valen, L. (1976). Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon*, 25(2/3), 233–239.
- Vázquez-Benítez, B., Arias, S., & Cervantes-Sandoval, A. (2016). Variación morfológica de *Coryphantha* (Cactaceae): Un enfoque multivariado. *Acta Botánica Mexicana*, 116, 21–47.

- Vieites, D. R., Wollenberg, K. C., Andreone, F., Köhler, J., Glaw, F., & Vences, M. (2009). Vast underestimation of Madagascar's biodiversity evidenced by an integrative amphibian inventory. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *106*(20), 8267–8272.
- Webb, S. D. (2006). The great American biotic interchange: Patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, *93*(2), 245–257.
- Weir, J. T., Bermingham, E., Miller, M. J., Klicka, J., & González, M. A. (2008). Phylogeography of a morphologically diverse Neotropical montane species, the common bush-tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *47*(2), 650–664.
- Wiens, J. J. (1998). Combining data sets with different phylogenetic histories. *Systematic Biology*, *47*(4), 568–581.
- Wiens, J. J., & Penkrot, T. A. (2002). Delimiting species using DNA and morphological variation and discordant species limits in spiny lizards (*Sceloporus*). *Systematic Biology*, *51*(1), 69–91.
- Wiens, J. J., & Reeder, T. W. (1997). Phylogeny of the spiny lizards (*Sceloporus*) based on molecular and morphological evidence. *Herpetological Monographs*, *11*, 1–101.
- Zheng, H., Fan, L., Milne, R. I., Zhang, L., Wang, Y., & Mao, K. (2017). Species delimitation and lineage separation history of a species complex of aspens in China. *Frontiers in Plant Science*, *8*, 375.