



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

“Sistemática del género *Acanthocereus*
(Cactaceae)”

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(SISTEMÁTICA)

PRESENTA

CARLOS GÓMEZ HINOSTROSA

DIRECTOR DE TESIS: DR. HÉCTOR MANUEL HERNÁNDEZ MACÍAS

MÉXICO, D. F.

AGOSTO DE 2006.



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.


Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 27 de marzo del 2006, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) del alumno **Gómez Hinostrosa Carlos** con número de cuenta **87373691** con la tesis titulada: "**Sistemática del género *Acanthocereus* (Cactaceae).**" bajo la dirección del **Dr. Héctor Manuel Hernández Macías**.

Presidente:	Dra. Teresa Terrazas Salgado
Vocal:	Dr. Rolando Tenoch Bárcenas Luna
Secretario:	Dr. Héctor Manuel Hernández Macías
Suplente:	Dra. Hilda Flores Olvera
Suplente:	Dra. Helga Ochoterena Booth

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPAÑOL"
Cd. Universitaria, D.F. a 12 de agosto del 2006



Dr. Juan Méndez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

RECONOCIMIENTOS

Los estudios de maestría en Ciencias Biológicas realizados por el autor se llevaron a cabo gracias al apoyo académico, financiero y moral otorgado por el Dr. Héctor Hernández Macías del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM). Se agradece también a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) y al Departamento de Botánica del IBUNAM por el apoyo financiero brindado para presentar parte de este trabajo en el 28th IOS Congress, organizado por la International Organization for Succulent Plant Study en Hamburgo, Alemania, y también por la impresión de este manuscrito.

Se agradece de igual manera la participación activa y siempre constructiva del comité tutorial durante el desarrollo de los estudios de Maestría.

Dr. Héctor Manuel Hernández Macías (Director de Tesis), Instituto de Biología, UNAM.

Dra. Helga Ochoterena Booth, Instituto de Biología, UNAM.

Dra. Teresa Terrazas Salgado, Instituto de Biología, UNAM.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco nuevamente al Dr. Héctor M. Hernández por ser mi maestro durante diez largos años, brindándome además, su valiosa asesoría, apoyo académico, financiero, moral y su infinita paciencia durante todo el transcurso de este trabajo, pero sobre todo le agradezco su sincera y valiosa amistad.

A la Dra. Helga Ochoterena por todo el apoyo y asesorías en cladística, e importantes comentarios durante todo el transcurso del trabajo.

A la Dra. Teresa Terrazas y a su equipo de trabajo de laboratorio en Chapingo (Sofía Loza, Monserrat Vásquez y Rosa Andrés), quienes de manera altruista me ayudaron a procesar el material de *Acanthocereus* para las observaciones anatómicas. También quiero agradecer a la Dra. Terrazas por su asesoría, sobre todo, en los aspectos morfológicos y anatómicos durante toda la realización de este trabajo.

A la Dra. Hilda Flores y el Dr. Rolando T. Bárcenas por la revisión del manuscrito y por sus siempre importantes y atinados comentarios.

A Norma Oropeza, Angélica Cervantes, Leonardo Alvarado, Teresa González, Julieta Rosell, Areli Santos, Elisa Fernández, Pablo Hernández, Eladio Velasco, Juan Carlos Montero, Mario Véliz, Raúl Solares, Héctor Magallón, Pedro Sánchez, Clara Ramos, Esteban Martínez y Joaquín García por toda su ayuda en el trabajo de campo y por haber soportado estoicamente calor, humedad, cansancio, mosquitos, ataques de avispa, robos de mochila, pantalones rotos, tormentas e inundaciones, así como algunos otros inconvenientes.

A la bióloga María del Rosario García Peña por su ayuda para el préstamo del material de herbario.

Al Dr. Mario Sousa Sánchez curador del Herbario Nacional en los tiempos en que inicio este trabajo y que me brindó la oportunidad para ir de recolecta a Guatemala y Honduras.

A la Dra. Alicia Rodríguez Fuentes por haberme brindado valiosa información y fotografías sobre *Dendrocereus nudiflorus*.

A Adriana Sofía Albesiano y Lauren Raz por su siempre buena disposición y por haberme brindado información y fotografías sobre ejemplares de *Acanthocereus* de los herbarios COL y FTG, respectivamente.

A la Lic. Georgina Ortega Leite por su ayuda en conseguirme bibliografía de difícil acceso.

A los doctores Beat Leuenberger, Leía Scheinvar, Santiago Zaragoza, Mark Olson, Helmuth Zimmerman, Katherine Renton, Miguel Cházaro, Sara Fuentes, Ivonne Sánchez, y la bióloga Leticia Torres, por conseguirme o prestarme bibliografía importante para la realización de este estudio.

A Albino Luna por las excelentes ilustraciones para este trabajo.

A Berenith Mendoza por su ayuda en el microscopio electrónico y también a Gerardo Pérez por dejarme usar equipo de laboratorio.

Al biólogo Alfredo Wong por su valiosa ayuda para obtener de manera sencilla el listado de ejemplares examinados y por ayudarme a resolver diversos problemas con la base de datos.

Al Dr. Chiang por su ayuda con los problemas nomenclaturales.

Al Dr. Santiago Zaragoza y Adolfo Ibarra por la determinación de varios bichos relacionados con *Acanthocereus*.

A la Dra. Susana Magallón por facilitarme su escaner para digitalizar fotografías de *Acanthocereus*.

A Mark, Julieta, Ivalú Cacho, Eduardo Pérez y Areli Santos por recolectarme plantas de *Acanthocereus*.

A Libertad Mendizabal por ayudarme con la captura de ejemplares y por su siempre agradable charla y amistad.

A Patricia Hernández y Leonardo Alvarado por compartir su valiosa experiencia y consejos en los menesteres de la cladística

Al Dr. Alfonso Delgado por sus charlas amenas y siempre constructivas.

A Angélica Cervantes Maldonado, gran entusiasta y colectora de *Acanthocereus* y por supuesto de *Bernardias* y, quien prácticamente fue como mi sexto sinodal, aportándome siempre y de manera incondicional sus valiosos conocimientos en taxonomía y cladística.

A Alicia Ledesma, Verónica López y José Luis Díaz por su siempre buena disposición y ayuda en cientos de asuntos.

A mi chaparrita, Rocío González Acosta, quien estuvo literalmente “al pie del cañon” para ayudarme con los trámites del posgrado y por supuesto por brindarme todo su apoyo y sincera amistad.

A mis maestras y amigas Hilda y Helga quienes gracias a su apasionada cátedra de botánica han sido parte clave en esta historia.

Al maestro Javier Valdés (que estoy seguro que aun se encuentra entre nosotros), por sus interesantes charlas de historia y muchos otros temas, sin olvidar sus fabulosos chistes y, por supuesto su amistad e importantes consejos.

A mis amigos y compañeros Miguel, Renata, Paty, Tere, Geor, Lydia, Julietita, Mariel, David, Gibrán, Angie, Lalo, Silvia, Vero N., Vero F., Dalia, Cesar, Rafa, Miriam, Rosalinda y muchísimas personas más que de una u otra manera me han acompañado a través del sendero.

A mi Maruchan, por ser parte vital de todo este proceso, apoyándome con los análisis, edición y revisión del manuscrito, pero sobre todo, con su amor y paciencia, empujándome para terminar de recorrer este largo y sinuoso camino...Gracias por todo Corazone!!!

DEDICATORIA

Le dedico esta tesis a Maria Eugenia Correa Cano, que durante estos últimos años ha sido mi apoyo, mi fuerza, mi espíritu... mi sol.

A mi papá.. Guillermo Gómez Figueroa quien me enseñó a observar, disfrutar y amar a la naturaleza y a la vida misma y que gracias a él, elegí este camino.

A mi mamá Maria Elena Hinostrosa Garduño por todo su amor y por haberme intentado enseñar su gran disciplina y responsabilidad para hacer las cosas. Y si de alguien herede lo necio, ...fue de ti Ma!

A mi hermana Elena..... por estar ahí, siempre.

A la UNAM por todo lo que me ha ofrecido.

Para mí sólo recorrer los caminos que tienen
corazón, cualquier camino que tenga corazón.

Por ahí yo recorro, y la única prueba que
vale es atravesar todo su largo. Y por ahí
yo recorro, mirando, mirando, sin aliento.

Don Juan.

ÍNDICE

RECONOCIMIENTOS	I
AGRADECIMIENTOS	II
DEDICATORIA	V
RESUMEN	VII
ABSTRACT	VIII
CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL	1
CAPÍTULO 2. ¿CUÁNTAS ESPECIES TIENE <i>ACANTHOCEREUS</i> ?	4
INTRODUCCIÓN	4
MÉTODO	7
Trabajo de herbario	7
Análisis estadístico descriptivo	8
Trabajo de campo	10
Trabajo de Laboratorio	10
Análisis de varianza	12
RESULTADOS	14
Morfología	14
Raíces	15
Tallos	21
Hojas, areolas y espinas	31
Flores	38
Frutos	45
Semillas	47
Plántulas	50
Anatomía	50
Fenología	53
DISCUSIÓN	54
CAPÍTULO 3. UNA NUEVA COMBINACIÓN EN <i>PENIOCEREUS</i> (CACTACEAE)	57
CAPÍTULO 4. <i>ACANTHOCEREUS</i> Y SUS RELACIONES FILOGENÉTICAS	58
INTRODUCCIÓN	58
MÉTODO	63
Muestreo de terminales	63
Muestreo y análisis de caracteres	67
Parámetros del análisis filogenético	68
RESULTADOS	70
Caracteres y estados de carácter	70
Caracteres excluidos	90
Matriz de caracteres morfológicos	92
DISCUSIÓN	95
Remoción de caracteres	100
CLAVE GENÉRICA Y SUBGENÉRICA DE LOS TERMINALES USADOS EN EL ANÁLISIS FILOGENÉTICO	104

CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES GENERALES	105
CAPÍTULO 6. TRATAMIENTO TAXONÓMICO	107
HISTORIA TAXONÓMICA	107
El tipo de <i>Acanthocereus tetragonus</i>	112
Distribución y hábitat	122
Fenología	124
Polinización	124
Dispersión	125
Otros insectos asociados	126
Usos	127
Estado de conservación	128
Nombres excluidos	130
REFERENCIAS	144
APÉNDICE 1	154

RESUMEN

Hasta el momento, han sido aceptadas provisionalmente 6 a 7 especies arbustivas de *Acanthocereus* (Engelmann ex A. Berger) Britton & Rose (Cactaceae), distribuidas desde el sureste de Estados Unidos y noroeste de México hasta Colombia. Habitan principalmente en bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios a lo largo de la costa del Pacífico y el Atlántico en altitudes de 0-1500 msnm. Se estudió la morfología vegetativa y reproductiva de todos los miembros de *Acanthocereus* con base en material de herbario y un extensivo trabajo de campo en México y Guatemala. Se realizaron observaciones anatómicas que permitieron determinar que en realidad el género comprende solamente una especie [*A. tetragonus* (L.) Hummelinck], con una gran variabilidad morfológica. Además, se ha transferido a *A. chiapensis* a *Peniocereus*.

Se llevó a cabo un análisis filogenético basado en máxima parsimonia con caracteres morfológicos usando taxa relacionados. El muestreo incluyó 15 terminales, considerando como grupo externo a *Cereus*, *Dendrocereus*, *Pachycereus*, *Peniocereus*, *Pseudoacanthocereus* y *Selenicereus*. Se postularon hipótesis de homología primaria para 28 caracteres morfológicos. La obtención del único árbol más parsimonioso refleja que: 1) *Peniocereus* es polifilético, 2) *Peniocereus* subg. *Peniocereus* debe ser elevado a género, 3) *A. tetragonus* es hermano de *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus*, sugiriendo la posibilidad de transferir este subgénero a *Acanthocereus*.

ABSTRACT

Acanthocereus (Cactaceae) has been considered as genus comprising 6-7 shrubby species distributed from southeastern United States (Florida and Texas) and northwestern Mexico (Sonora) to Venezuela and Colombia. It is primarily found in tropical dry and semi-evergreen forest, along the Pacific and Atlantic slopes, at altitudes ranging from sea level to 1500 m. The vegetative and reproductive morphology of all members of genus *Acanthocereus* was studied on the basis of herbarium material and extensive fieldwork in Mexico and Guatemala. The morphological study, along with anatomic observations of the stem, allowed us to determine that the genus comprises only one species with a great morphological variability: *A. tetragonus* (L.) Hummelinck. In addition, we have transferred of *A. chiapensis* to *Peniocereus*. A phylogenetic analysis based upon morphological characters was carried out. *Acanthocereus tetragonus* and some species belonging to genera in tribes Cereeae, Pachycereeae and Hylocereeae (*Cereus*, *Dendrocereus*, *Pachycereus*, *Peniocereus*, *Pseudoacanthocereus* and *Selenicereus*) were included in the analysis. The resulting cladogram reflected that: 1) *Peniocereus* is a polyphyletic group, 2) *Peniocereus* subg. *Peniocereus* should be elevated to generic rank, 3) *A. tetragonus* is sister to *Peniocereus* subgen. *Pseudoacanthocereus*, suggesting the possibility to transfer that subgenus to *Acanthocereus*.

CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Las especies de la familia Cactaceae del orden Caryophyllales se caracterizan por ser plantas perennes, suculentas, de hábito diverso, generalmente espinosas y por presentar unas estructuras peculiares llamadas areolas, que son el equivalente de las yemas axilares de las demás dicotiledóneas y que desarrollan un persistente indumento de tricomas multicelulares. Además, en estas areolas se producen ramas, flores, espinas, glóquidas, tricomas y glándulas (Bravo, 1978; Barthlott y Hunt, 1993). La familia Cactaceae está constituida por cerca de 1500 especies con aproximadamente 100 géneros (Barthlott y Hunt, 1993). Es endémica del continente americano y se distribuye desde la Columbia Británica y Alberta, Canadá, hasta la Patagonia, cerca del extremo sur de Sudamérica. A nivel continental, la más alta diversidad se concentra en México, en donde se distribuyen 50 géneros y aproximadamente 550 especies (Hernández y Gómez-Hinostrosa, 2005). Las cactáceas forman parte de los elementos más representativos de la flora mexicana, distribuyéndose principalmente en los matorrales xerófilos de las principales zonas áridas del país (Desierto Chihuahuense, Desierto Sonorense y Valle de Tehuacán-Cuicatlán) y, en menor medida, en los bosques tropicales caducifolios y espinosos, entre los que destacan la cuenca del Balsas y el Istmo de Tehuantepec (Hernández *et al.*, 2004).

Acanthocereus (Engelmann ex A. Berger) Britton & Rose, en los últimos años se ha concebido como un género que comprende de seis a siete especies (Hunt, 1999) distribuidas desde el sureste de Estados Unidos (Florida y Texas) y el norte de México (Sonora y Tamaulipas) hasta Colombia y Venezuela, habitando principalmente en

bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios a lo largo de la costa del Pacífico y el Atlántico; a altitudes de 0-1500 m.s.n.m.

Acanthocereus presenta una complicada historia taxonómica, lo cual es reflejo del confuso y escaso entendimiento que se tiene de sus relaciones a nivel genérico y específico. Asimismo, al igual que otros taxa de cactáceas, se ha caracterizado por su inestabilidad a nivel tribal y esto se ha visto reflejado en los constantes cambios en su clasificación, siendo colocado en Cereeae (Britton y Rose, 1920), Hylocereeae (Buxbaum, 1958), Echinocereeae (Barthlott y Hunt, 1993), recientemente en Pachycereeae (Anderson, 2001; Wallace y Gibson, 2002) y nuevamente en Hylocereeae (Nyffeler, 2002; Arias *et al.*, 2005). El alto grado de variación morfológica encontrado en el género, ha dado como resultado la descripción de más de 20 especies, de las cuales la mayoría carecen de ejemplar tipo. Sólo siete especies han sido provisionalmente reconocidas por Hunt (1999), y más recientemente, Anderson (2001) reconoce seis especies, mientras que Arias *et al.* (2005) reconocen únicamente tres especies. Estos últimos autores han sugerido con base en datos moleculares, que las especies de *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus* estarían mejor clasificadas dentro de *Acanthocereus* en la tribu Hylocereeae, y que las especies de *Peniocereus* subg. *Peniocereus* forman un clado bien soportado dentro de la tribu Pachycerinae. Sin embargo, los problemas de circunscripción a nivel específico continúan careciendo de claridad. Además, las descripciones morfológicas de las seis o siete especies tradicionalmente reconocidas dentro del género (Britton y Rose, 1920, 1923; Bravo, 1978; Barthlott y Hunt, 1993; Anderson, 2001) son incompletas y se basan en caracteres que parecen ser sumamente variables, por lo que un estudio minucioso de la morfología del género, podrá evaluar las características de importancia taxonómica y

revalorar las ya consideradas como diagnósticas. Además, los resultados de este estudio podrán ser utilizados para la realización de un análisis filogenético con datos morfológicos que aporten mayor información sobre las relaciones genéricas de *Acanthocereus* y los resultados podrán ser comparados con estudios previos sobre el género.

Con base en lo anterior, este estudio intenta sintetizar el conocimiento de *Acanthocereus* a través de una monografía; poner a prueba su monofilia y proponer una hipótesis filogenética sobre sus relaciones con otros géneros potencialmente relacionados, que han sido sugeridos previamente por otros autores.

CAPITULO 2. ¿CUÁNTAS ESPECIES TIENE ACANTHOCEREUS?

INTRODUCCIÓN

A lo largo de la historia taxonómica del género, diversos autores han reconocido de una a catorce especies de *Acanthocereus* (Cuadro 1). La mayoría de las que hasta ahora siguen siendo reconocidas (de 6 a 7 especies), fueron descritas por Britton y Rose (1920). Otros autores tales como Bravo (1978), Barthlott y Hunt (1993), Hunt (1999) y Anderson (2001) mantuvieron básicamente los mismos criterios taxonómicos establecidos por Britton y Rose (1920), así como también un número similar de especies, aunque con ligeras modificaciones.

Los caracteres diagnósticos usados por Britton y Rose (1920), Bravo (1978) y muchos otros autores para diferenciar a las especies de *Acanthocereus*, se basaron en el número, grosor y tipo de margen de las costillas; ancho y color de los tallos; forma, longitud, grosor, número de espinas, así como su diferenciación en centrales y radiales; y el tamaño de la flor (Cuadro 2). Sin embargo, la mayoría de estos caracteres que han definido a las especies tradicionalmente reconocidas de *Acanthocereus*, son caracteres cuantitativos que se sobrelapan entre sí, además de que algunos de ellos son ambiguos, ya que no se encuentran bien definidos. Lo anterior, ha provocado confusión a la hora de poder identificar especímenes a nivel específico de *Acanthocereus* y gran duda en cuanto al número de especies que deberían ser reconocidas.

En el contexto de la situación taxonómica inestable en la que ha estado *Acanthocereus*, un estudio detallado de los patrones de variación morfológica dentro del grupo podría contribuir a mejorar el entendimiento sobre su taxonomía. En este capítulo

se propone estudiar los patrones de variación morfológica vegetativa y reproductiva, con base en un extensivo trabajo de campo y observaciones de herbario, así como definir el número de especies que pertenecen al género.

Cuadro 1. Número de especies de *Acanthocereus* reconocidas por diferentes autores.

Autor (es)	No. de especies
Berger (1905)	1
Britton y Rose (1920, 1923).	8
Berger (1929)	3
Croizat y Tamayo (1950)	10
Borg (1970)	12
Backeberg (1958-62)	8
Backeberg (1977)	14
Bravo (1978)	7
Gibson y Nobel (1986)	9
Hunt (1992)	11
Barthlott y Hunt (1993)	6 o más
Hunt (1999)	6
Anderson (2001)	6

Cuadro 2. Diferencias entre las especies de *Acanthocereus* según Britton y Rose (1919-23) y Bravo (1978).

	<i>A. baxaniensis</i>	<i>A. chiapensis</i>	<i>A. colombianus</i>	<i>A. horridus</i>	<i>A. occidentalis</i>	<i>A. subinermis</i>	<i>A. tetragonus</i>
Número de costillas	4	5 - 7	3	3	3 - 5	3 - 4	3 - 5
Grosor de las costillas	delgadas	delgadas	gruesas	gruesas	delgadas	gruesas	gruesas
Ancho del tallo (cm)	6 - 6.5	-	9	8 - 10	4 - 5	5 - 7	3 - 8
Crenado del tallo	ligeramente	-	profundamente	profundamente	ligeramente	ligeramente	ligeramente
Color del tallo	verde	verde grisáceo	verde	verde	verde apagado	verde brillante	verde
Número de espinas por areola	7 - 11	6 - 9	6 - 10	6 - 8	numerosas (10 o más)	6 - 10	6 - 8
Grosor de espinas	robustas	robustas	robustas	robustas	delgadas	delgadas	delgadas
Longitud de la espina más larga (cm)	2.5 - 4.5	3	4 - 5.5	hasta 8	hasta 7	menos de 1.5	más de 4
Diferenciación entre espinas y centrales radiales	si	si	si	si	no	no	si
Forma espinas	aciculares - subuladas	subuladas - porrectas	subuladas	subuladas	aciculares	aciculares	aciculares
Longitud de la flor (cm)	19	11	25	18 - 20	14 - 18	15 - 22	14 - 20
Distribución	México (Campeche), Cuba, Islas del Caribe y Venezuela	México (Chiapas)	Colombia	México (Oaxaca) y Guatemala	México (Sonora a Guerrero)	México (Oaxaca y Veracruz)	EUA (Florida y Texas), México (Golfo y Sur), Guatemala, Panamá, Colombia, Venezuela y Guadeloupe

MÉTODO

Trabajo de Herbario.

Se solicitaron ejemplares a los principales herbarios nacionales y extranjeros que contienen colectas de *Acanthocereus*. Se obtuvieron un total de 605 ejemplares en préstamo (incluyendo imágenes digitales de los ejemplares) de los herbarios mencionados en el Cuadro 3. Inicialmente se intentó agrupar el material perteneciente al género siguiendo los criterios propuestos por Britton y Rose (1920) y Bravo (1978), en donde son reconocidas tradicionalmente siete especies: *Acanthocereus baxaniensis*, *A. chiapensis*, *A. colombianus*, *A. horridus*, *A. occidentalis*, *A. subinermis* y *A. tetragonus* (Cuadro 2). Sin embargo, en la mayoría de los ejemplares fue prácticamente imposible discernir entre las diferentes especies anteriormente propuestas, debido al solapamiento existente entre los caracteres continuos propuestos por los autores y la gran variabilidad en los ejemplares, así como los criterios poco claros para delimitar a las especies. Esto nos llevó a agrupar provisionalmente el material con base principalmente en su distribución geográfica y a la similitud con el ejemplar tipo. Se capturó la información de las etiquetas de los ejemplares de herbario en la Base de Datos de Colecciones de Cactáceas de Norte y Centroamérica (Hernández *et al.*, 1993) y con la información ya sistematizada se obtuvieron datos sobre su distribución. Información adicional como el nombre común, fechas de floración y fructificación, fue obtenida directamente de los ejemplares.

Se hicieron mediciones de los caracteres morfológicos diagnósticos vegetativos y reproductivos de los ejemplares previamente reconocidos a nivel específico (Cuadro 2),

pero también se incluyeron nuevos caracteres que se consideraron con potencial información taxonómica.

Análisis estadístico descriptivo.

Mediante análisis estadísticos descriptivos a través del programa Statistica versión 6.0 y con las medidas obtenidas de varios caracteres morfológicos diagnósticos cuantitativos de los taxa actualmente reconocidos de *Acanthocereus* (Cuadro 2), se construyeron gráficas con diagramas de caja que muestran la media, el error estándar, la desviación estándar y los valores máximos y mínimos, haciendo posible la ubicación de sobrelapamientos o discontinuidades para cada taxón. En este sentido, se tomó como referencia la desviación estándar de los diagramas de caja, con el objeto de evaluar si estos caracteres morfológicos cuantitativos sirven para definir especies.

Cuadro 3. Herbarios y sus acrónimos siguiendo el trabajo de *Index Herbariorum* (Holmgren *et al.*, 2004), a los que se solicitó ejemplares de herbario de *Acanthocereus* (incluyendo imágenes).

Acrónimo	Herbarios
A	Arnold Arboretum, Harvard University
ANSM	Universidad Autónoma Agraria, Antonio Narro
ASU	Arizona State University
B	Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem
CICY	Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.
COL	Universidad Nacional de Colombia
CR	Museo Nacional de Costa Rica
EAP	Escuela Agrícola Panamericana
ENCB	Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional
F	Field Museum of Natural History
FCME	Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México
FLAS	Florida Museum of Natural History
FTG	Fairchild Tropical Botanic Garden
G	Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève
GH	Harvard University
HNT	Huntington Botanical Gardens
IBUG	Universidad de Guadalajara
IEB	Instituto de Ecología, A.C.
INB	Instituto Nacional de Biodiversidad
K	Royal Botanic Gardens
LL	University of Texas at Austin
MEXU	Herbario Nacional, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México
MICH	University of Michigan
MO	Missouri Botanical Garden
NY	New York Botanical Garden
TEX	University of Texas at Austin
U	National Herbarium Nederland, Utrecht University branch
UAT	Universidad Autónoma de Tamaulipas
UAY	Universidad Autónoma de Yucatán
UC	University of California
UMO	University of Missouri
US	Smithsonian Institution
WIS	University of Wisconsin
XAL	Instituto de Ecología, A.C.

Trabajo de campo.

Se realizaron ocho periodos de colecta durante los años 2001 a 2004, recolectándose un total de 132 localidades para *Acanthocereus*. Se visitaron poblaciones en la costa del Pacífico (Guerrero, Michoacán, Colima, Jalisco, Nayarit, Sinaloa y Sonora) y en la zona centro (Querétaro) y sureste de México, incluyendo al Istmo de Tehuantepec (Puebla, Oaxaca, Veracruz y Chiapas), así como en la Península de Yucatán (Campeche, Yucatán y Quintana Roo) y parte de Centroamérica (Guatemala y Honduras).

Se observaron tantas poblaciones del género como fue posible, para conocer y registrar la variación en caracteres difícilmente observables en ejemplares de herbario, tales como el hábito, coloración y tamaño del tallo, características de la flor y del fruto, tipo de suelo en que crecen, tipo de vegetación, etc. Se recolectó gran cantidad de material de cada localidad haciendo duplicados que representan la variación de las poblaciones, depositando todos los ejemplares en Herbario Nacional de México (MEXU).

En las salidas al campo se recolectaron tallos de individuos juveniles, tallos desarrollados jóvenes y maduros de individuos adultos, botones, flores, frutos y semillas. En la mayor parte de las recolectas, cuando se disponía de material abundante, se fijaron flores y frutos en FAA (Berlyn y Miksche, 1976), así como fragmentos de tallo con espinas para observaciones morfológicas y anatómicas. Además, cuando se disponía de material con flores, se tomó una muestra de tejido de los tépalos y éste era secado en sílica para posteriores estudios moleculares.

Trabajo de Laboratorio.

Se estudió la morfología general (vegetativa y reproductiva) y algunos caracteres anatómicos del tallo de muestras pertenecientes a cada taxón.

Semillas. Se procesó el material (4 semillas de 2 localidades para *A. baxaniensis*, 10 semillas de 5 localidades para *A. chiapensis*, 2 semillas de 1 localidad para *A. horridus*, 12 semillas de 6 localidades para *A. occidentalis*, 44 semillas de 22 localidades para *A. tetragonus*) para su observación mediante el uso de microscopio electrónico de barrido (MEB) modelo Hitachi S-2460-N, del Instituto de Biología de la UNAM. Cuando las muestras fueron obtenidas de ejemplares ya herborizados, únicamente se removieron 2 semillas por ejemplar, siendo colocadas en agua destilada y sometidas a vibración de manera intermitente durante 120 minutos en un sonicador modelo Branson 200. Después fueron puestas a secar 12 horas a 70 °C en un horno de convección marca Precision. Posteriormente, las muestras fueron recubiertas con una combinación de oro-paladio, mediante una ionizadora Emitech K 550. Se hicieron descripciones y mediciones del material observado para cada taxón.

Otras estructuras. Utilizando el método anterior también se realizaron observaciones de muestras de espinas, tricomas, polen y estigmas de al menos un individuo por especie. A diferencia de las demás estructuras, los estigmas y el polen fueron obtenidos de muestras fijadas en FAA y posteriormente colocados en alcohol etílico al 70%. Posteriormente, fueron deshidratados a través de concentraciones incrementadas del 70% al 100% de alcohol etílico, seguido de un secado a punto crítico en una cámara Emitech K850 y finalmente fueron recubiertas con una combinación de oro-paladio dentro de una cámara ionizadora Emitech K 550, siendo examinadas y fotografiadas mediante el MEB.

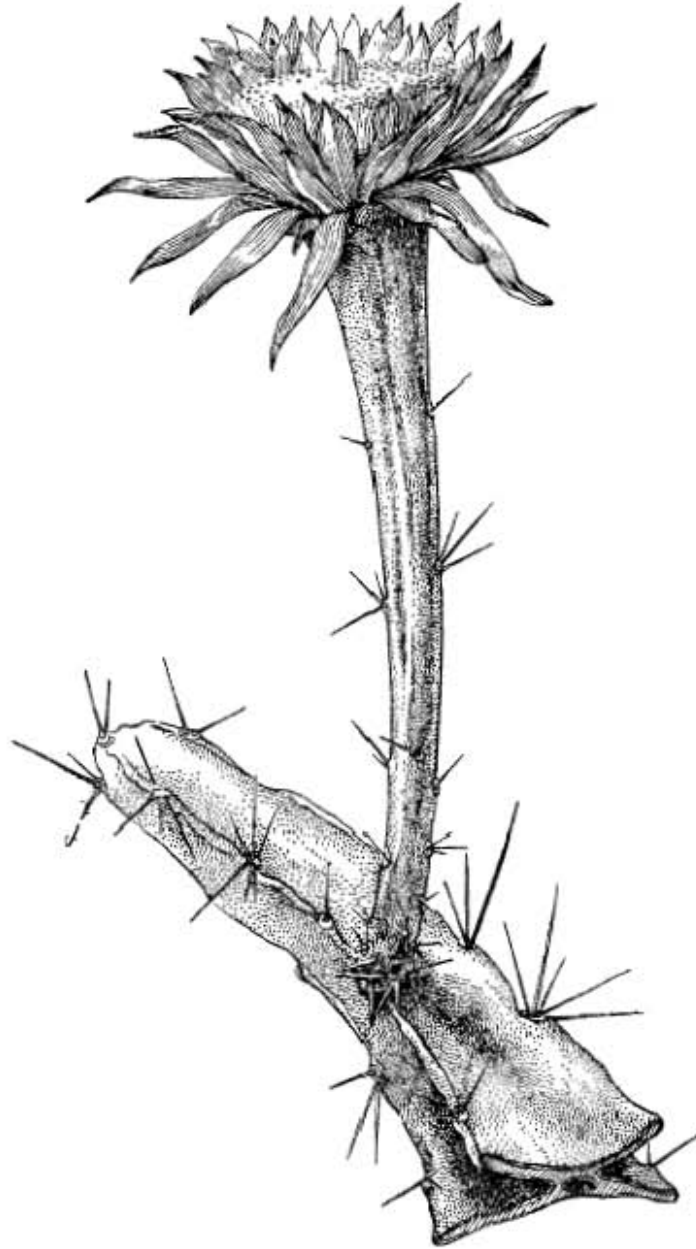
Cortes anatómicos del tallo. Las muestras se obtuvieron de los ejemplares colectados en el campo y que fueron fijados en FAA. Con un microtómo de rotación se hicieron cortes

transversales y longitudinales de 12 a 16 μm de grosor, de una sección de la costilla del tallo en cada muestra (al menos dos individuos por especie, excepto para *A. colombianus* y *A. occidentalis*). El tejido (xilema, floema, hipodermis, epidermis y peridermis) se procesó siguiendo la microtécnica presentada en Loza-Cornejo y Terrazas (1996).

Análisis de Varianza.

Este análisis fue realizado con el objeto de evaluar si existen diferencias significativas entre la precipitación (siete categorías) y el tamaño de los tallos en plantas de *Acanthocereus*. Se extrajo de la Base de Datos de Cactáceas de Norte y Centroamérica (Hernández *et al.*, 1993), información sobre la distribución de especímenes recolectados únicamente en México y algunos de Guatemala que se encontraban cerca de la frontera mexicana. Lo anterior debido a que sólo se obtuvo información sobre precipitación anual para México. Se excluyeron de este análisis a las especies *A. chiapensis* y *A. colombianus*, la primera por presentar características morfológicas diferentes a las demás especies y la segunda por su distribución. Aquellos registros que carecían de coordenadas geográficas, pero que presentaban localidades ubicables, fueron georreferidos mediante el programa Arc View versión 3.2. A través del mismo programa, un total de 182 registros de especímenes ya georreferidos fueron sobrepuestos en un mapa de precipitación promedio anual para México (Vidal-Zepeda, 1990), digitalizado por la CONABIO. La información sobre la precipitación se encuentra establecida en intervalos de 275 a 500 mm cada uno. De esta manera se obtuvo información sobre la precipitación para cada espécimen. Con la información de las

categorías de precipitación y ancho del tallo para cada espécimen, se realizó un ANOVA usando el programa Statistica versión 6.0.



Acanthocereus. Tomado de Flora de Panama. Parte VII. Fascículo I.

RESULTADOS

Morfología.

A continuación se presenta la descripción de los caracteres morfológicos de *Acanthocereus*. Cuando se menciona este género, se hace referencia a las diferentes especies reconocidas en el cuadro 2.

Antes de iniciar, es necesario definir algunos términos que van a ser usados frecuentemente en este estudio:

- Estadio de plántula. Se designa para aquellos individuos que presentan cotiledones y la presencia inicial del epicótilo, en el cual aun no se definen las costillas.
- Estadio juvenil. Se designa para aquellas plantas que presentan tallos juveniles cilíndricos, de 5 a 8 costillas, con espinas numerosas (de 10 a 18), flexibles al tacto y de color amarillento.
- Estadio adulto. Se designa para las plantas con tallos desarrollados alados de 3 a 5 costillas, con 5 a 11 espinas rígidas y punzantes al tacto y de color generalmente grisáceo.
- Estadio adulto viejo. Se designa de la misma manera que el estadio anterior pero aunado a la presencia de un tallo principal cilíndrico o subcilíndrico cubierto por una gruesa capa de peridermis (corteza).

Raíces.

Hasta el momento, no existe ningún estudio extensivo sobre el sistema radical en cactáceas. Sin embargo, existen tres patrones morfológicos de sistemas radicales reconocidos para la familia (Canon, 1911; Gibson y Nobel, 1986). El primer tipo se compone de una raíz principal pivotante suculenta agrandada con o sin raíces laterales. Estas plantas denominadas geofíticas poseen raíces denominadas tuberosas o de almacenamiento, tales como en las especies de los géneros *Lobivia* y *Lophophora* y algunas especies de *Neoevansia*, *Opuntia*, *Peniocereus*, *Pterocactus* y *Wilcoxia* (Gibson y Nobel, 1986; Dubrovsky y North, 2002; Stone-Palmquist y Mauseth, 2002). El segundo tipo está compuesto por una raíz principal pivotante fibrosa que sirve de anclaje a la planta y que también incluye raíces secundarias fibrosas, superficiales, horizontales, laterales y/o raíces adventicias, como ocurre en la mayoría de cactus columnares tales como *Lophocereus schottii* y especies de *Ferocactus* (Canon, 1911; Gibson y Nobel, 1986). El tercer tipo carece de una raíz pivotante principal y está compuesto por raíces fibrosas de diferentes longitudes, en donde la mayoría de las cactáceas pequeñas, como en *Mammillaria*, presentan un compacto sistema radical que consiste en muchas raíces cortas laterales que se desarrollan directamente por debajo de la planta.

Existe escasa información sobre el sistema radical de *Acanthocereus*. Cuando Britton y Rose (1909) describen *Acanthocereus* como un género nuevo, señalaron la presencia de raíces cortas. Los mismos autores (1920) en su descripción de *A. pentagonus*, observaron que las plantas de esta especie pueden crecer arqueadas y producir raíces en las puntas, las cuales a su vez generan nuevos arcos que forman grandes colonias. Sánchez-Mejorada (1974a) en su revisión del género *Peniocereus*, reportó que las especies de *Acanthocereus* presentaban raíces más o menos tuberosas.

Nuestras observaciones de la raíz en algunas plantas de *Acanthocereus*, concuerdan parcialmente con los datos señalados anteriormente. A pesar de ser descritas de manera contrastante, ya sea como pequeñas y poco profundas hasta más o menos tuberosas, las raíces de la mayoría de las especies de *Acanthocereus* se caracterizan por presentar frecuentemente un pivote principal fibroso que puede alcanzar más de 30 cm de longitud, sirviendo de anclaje a la planta y que también incluye raíces fibrosas secundarias superficiales laterales (Fig. 1A). Es importante mencionar que observaciones realizadas en campo, señalan también la presencia ocasional de una raíz tuberosa de 10 a 30 cm de longitud y hasta 12 cm de grosor en un ejemplar adulto de *A. tetragonus* que aparentemente, había sufrido los efectos de una quema provocada, y se encontraba generando rebrotes a partir del cuello de la raíz tuberosa (Fig. 1B). Este comportamiento típico de plantas geofíticas, provoca la regeneración de nuevos tallos, a partir del cuello de las raíces tuberosas por eventos de sequía extrema, depredación o destrucción de los mismos. Hasta no realizar un estudio anatómico completo de su raíz, no podemos eliminar la posibilidad de que en algunas circunstancias o etapas de desarrollo, las especies de *Acanthocereus* puedan desarrollar una raíz tuberosa con funciones de almacenamiento y perennación. Por otro lado, la especie *A. chiapensis* presenta generalmente raíces tuberosas (Cuadro 4).



Figura 1. Raíces en *Acanthocereus tetragonus*. A. Raíz fibrosa en un individuo adulto (Gómez-Hinostrosa 2317). B. Raíz tuberosa en un individuo adulto (Gómez-Hinostrosa 2109). C. Raíz fibrosa en un individuo juvenil (Gómez-Hinostrosa 2059). D. Raíces adventicias (Gómez-Hinostrosa 2055). E. Una densa colonia de *A. tetragonus* (Gómez-Hinostrosa 2045).

Cuadro 4. Comparación entre diferentes caracteres morfológicos de *Acanthocereus*. Ejemplares representativos: *A. baxaniensis* (Gómez-Hinostrosa 2101, 2144, 2230); *A. colombianus* (Penell 23, Smith 2423); *A. horridus* (Gómez-Hinostrosa 2249, Lundell 3572, Nelson 2729); *A. occidentalis* (Gómez-Hinostrosa 1948, 1953, 2002); *A. subinermis* (Gómez-Hinostrosa 2036, 2037, 2038); *A. tetragonus* (Gómez-Hinostrosa 2109, 2187, 2210); *A. chiapensis* (Gómez-Hinostrosa 2100, 2188, 2195). * = Promedio (\pm desviación estándar).

	<i>A. baxaniensis</i>	<i>A. chiapensis</i>	<i>A. colombianus</i>	<i>A. horridus</i>	<i>A. occidentalis</i>	<i>A. subinermis</i>	<i>A. tetragonus</i>
Hábito	arbustivo	arbustivo	arbustivo	arbustivo	arbustivo	arbustivo	arbustivo
Tipo de raíz	frecuentemente fibrosa	tuberosa	frecuentemente fibrosa	frecuentemente fibrosa	frecuentemente fibrosa	frecuentemente fibrosa	frecuentemente fibrosa
Tallos dimórficos	presentes	presentes	presentes	presentes	presentes	presentes	presentes
Número de costillas*	3.4 \pm 0.6 (n=34)	5.7 \pm 1.4 (n=32)	3.4 \pm 0.5 (n=8)	3.1 \pm 0.3 (n=9)	3.1 \pm 0.4 (n=71)	3.5 \pm 0.7 (n=15)	3.4 \pm 0.6 (n=213)
Tipo de margen de la costilla entre los espacios interareolares	convexo y recto	convexo y recto	cóncavo y recto	cóncavo	cóncavo, convexo y recto	convexo y recto	cóncavo, convexo y recto
Longitud del margen de la costilla entre los espacios interareolares (cm)*	4.1 \pm 1.3 (n=35)	4.4 \pm 1.6 (n=32)	4.6 \pm 1.0 (n=5)	5.8 \pm 1.6 (n=7)	4.2 \pm 1.2 (n=53)	3.4 \pm 0.7 (n=16)	4.2 \pm 1.5 (n=133)
Ancho del tallo (cm)*	7.7 \pm 2.4 (n=33)	5.3 \pm 2.1 (n=31)	6.7 \pm 0.8 (n=6)	8.5 \pm 2.1 (n=8)	5.4 \pm 1.4 (n=69)	6.5 \pm 1.3 (n=16)	5.1 \pm 1.6 (n=226)
Color del tallo	verde	verde grisáceo	Verde	verde	verde	verde	verde
Número de espinas por areola en tallos desarrollados*	7.9 \pm 1.8 (n=96)	7.2 \pm 2.3 (n=80)	7.0 \pm 1.3 (n=8)	6.7 \pm 1.5 (n=22)	8.4 \pm 2.6 (n=202)	7.3 \pm 1.8 (n=44)	7.4 \pm 2.2 (n=722)
Longitud de la espina más larga (cm)*	2.6 \pm 1.4 (n=34)	2.0 \pm 0.7 (n=28)	3.6 \pm 2.3 (n=4)	6.4 \pm 2.9 (n=9)	3.5 \pm 2.0 (n=77)	0.5 \pm 0.3 (n=16)	3.1 \pm 1.8 (n=273)

Cuadro 4 (Continuación).

	<i>A. baxaniensis</i>	<i>A. chiapensis</i>	<i>A. colombianus</i>	<i>A. horridus</i>	<i>A. occidentalis</i>	<i>A. subinermis</i>	<i>A. tetragonus</i>
Diámetro en la base de la espina más ancha (mm)*	1.2 ±0.3 (n=33)	1.0 ±0.3 (n=43)	1.5 ±0.5 (n=10)	2.2 ±0.6 (n=14)	1.0 ±0.5 (n=77)	0.6 ±0.2 (n=16)	1.1 ±0.3 (n=274)
Longitud de la flor (cm)*	20 ±1.9 (n=12)	10.4 ±2.0 (n=16)	23.2 ±2.3 (n=6)	20.5 ±1.7 (n=10)	20.6 ±2.8 (n=20)	18.9 ±2.8 (n=24)	20.3 ±3.4 (n=159)
Distancia entre las areolas del pericarpelo (mm)*	9.0 ±1.4 (n=2)	4.1 ±1.9 (n=9)	5.5 ±0.7 (n=2)	6.0 ±1.9 (n=5)	5.5 ±1.8 (n=11)	5.0 ±1.1 (n=9)	5.3 ±1.4 (n=51)
Número de espinas/areola del pericarpelo*	1.2 ±1.6 (n=17)	6.7 ±2.7 (n=27)	0.6 ±0.5 (n=5)	0.2 ±0.4 (n=5)	1.5 ±1.5 (n=26)	2.1 ±2.3 (n=27)	1.6 ±1.5 (n=200)
Número de espinas por areola en el tubo receptacular *	1.6 ±1.5 (n=18)	9.2 ±2.9 (n=23)	2.3 ±1.6 (n=9)	0.8 ±0.7 (n=8)	1.6 ± 1.0 (n=29)	1.6 ±1.7 (n=31)	2.1 ±1.7 (n=204)
Número de lóbulos en el estigma*	12.5 ±0.7 (n=2)	11.7 ±0.8 (n=6)	-	13.0 (n=1)	12.5 ±1.7 (n=4)	11.0 ±0.0 (n=2)	12.3 ±1.2 (n=17)
Longitud del fruto (cm)*	6.8 ±1.3 (n=8)	4.3 ±0.7 (n=10)	-	-	7.9 ±2.0 (n=11)	5.0 (n=1)	7.0 ±1.5 (n=40)
Diámetro del fruto (cm)*	5.2 ±1.2 (n=8)	3.3 ±0.6 (n=10)	-	-	4.2 ±0.7 (n=11)	3.0 (n=1)	4.4 ±0.9 (n=40)
Distancia entre las areolas del fruto (cm)*	1.8 ±0.5 (n=12)	0.9 ±0.3 (n=9)	-	-	2.0 ±0.8 (n=14)	1.0 (n=1)	1.7 ±0.5 (n=35)
Número de espinas/areola en el fruto*	4.7 ±2.1 (n=35)	7.2 ±2.3 (n=80)	-	-	5.0 ±2.2 (n=47)	6.5 ±0.7 (n=2)	4.5 ±2.0 (n=123)
Diámetro en la base de la espina más ancha (mm)*	0.6 ±0.2 (n=14)	1.0 ±0.3 (n=43)	-	-	0.5 ±0.3 (n=12)	0.2 (n=1)	0.6 ±0.2 (n=44)
Intersticios en la semilla	ausentes	presentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes

Con respecto a las plantas juveniles se presenta un patrón similar al de los adultos. Se pueden observar escasas raíces secundarias fibrosas, superficiales horizontales y laterales que surgen de una raíz principal pivotante, aunque en ocasiones, la raíz principal puede ser poco evidente y únicamente se distinguen raíces secundarias que se expanden por debajo de la planta. Se ha observado que individuos juveniles con tallos de 5 cm de alto presentan una raíz principal pivotante de 2 a 3.5 cm de longitud (*Gómez-Hinostrosa y González 2121*) y otros con tallos de 15 a 35 cm de altura presentan raíces pivotantes de 5 a 6.5 cm de longitud (Fig. 1C), las cuales pueden presentar raíces secundarias superficiales laterales de hasta 16 cm de longitud.

Los tallos de *Acanthocereus* tienen la capacidad de desarrollar raíces adventicias. Las raíces adventicias son aquellas que no proceden de la radícula del embrión o de la raíz principal en que aquella se transforma (Font Quer, 1979). Frecuentemente, tanto los tallos jóvenes como los tallos desarrollados pueden ser postrados a decumbentes (excepto en *A. chiapensis*), provocando que en algunas ocasiones presenten contacto con el suelo y se induzca al desarrollo de raíces adventicias y de nuevos tallos (Fig. 1D). Estas raíces adventicias presentan las mismas características que presentan las raíces de los individuos juveniles. Este proceso de generación de nuevos tallos arqueados a partir de la misma planta, ya mencionado anteriormente por Britton y Rose (1920) conduce efectivamente, en ciertas condiciones, a la formación de grandes colonias de clones (Fig. 1E).

Tallos.

Britton y Rose (1920, 1923), Buxbaum (1950), Bravo (1978), Anderson (2001), Terrazas y Mauseth (2002), han descrito a las especies de *Acanthocereus* como plantas arbustivas con tallos erectos, escandentes y/o decumbentes. Las observaciones de campo indican que efectivamente, *Acanthocereus* presenta un hábito arbustivo con una talla variable que puede ir de 50 cm a 3 m de alto, llegando a alcanzar en ocasiones hasta 5 m de alto (Fig. 2A). Los tallos son glabros, segmentados, angulados o acostillados y presentan una gran variación en cuanto a la orientación, siendo estos erectos, ascendentes, postrados, decumbentes, rastreros o escandentes (Fig. 2A - 2E). Su ramificación es principalmente dicotómica, pero también, cada segmento puede detener en cierto momento su desarrollo y producir en su ápice un único y nuevo segmento, que a su vez puede continuar con este mismo patrón y así sucesivamente. Gibson y Nobel (1986) señalan que los segmentos nuevos se producen a partir de las areolas apicales de tallos o segmentos que se desarrollaron en una temporada anterior de crecimiento. Este nuevo segmento presenta las mismas características en cuanto al número de costillas y número de espinas que el segmento que lo originó. Por otro lado, cuando uno de los segmentos es cortado o dañado parcialmente en el ápice, un nuevo tallo o segmento es originado de las areolas vecinas a la parte dañada y generalmente presenta las características de tallo juvenil (Fig. 2F). Los segmentos pueden alcanzar dimensiones mayores a los 2 m de longitud (Fig. 2E). En ocasiones, los tallos principales de individuos adultos alcanzan edades muy avanzadas (adultos viejos), volviéndose cilíndricos a subcilíndricos. Estos tallos principales se cubren de una peridermis muy gruesa (corteza), de la cual ya no surgen nuevos tallos, llegando a alcanzar un ancho de 20 cm de diámetro y hasta 80 cm de alto (Fig. 3A y 3B).

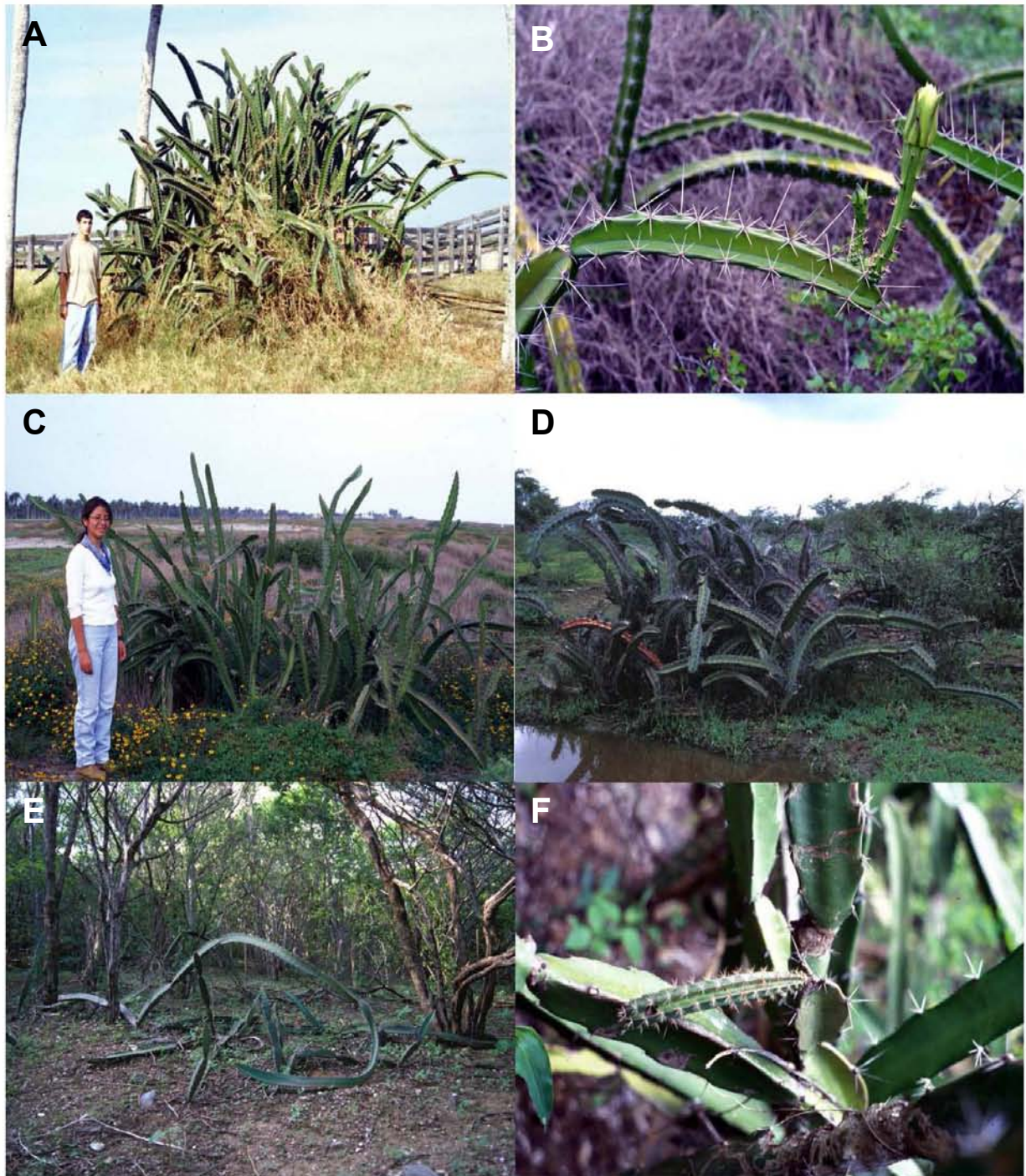


Figura 2. Tallos en *Acanthocereus*. A. Hábito arbustivo en *A. baxaniensis* (Gómez-Hinostrosa 2144). B. Tallo segmentado y acostillado de *A. tetragonus* (Gómez-Hinostrosa 2122). C. Tallos erectos y ascendentes en *A. occidentalis* (Gómez-Hinostrosa 1942). D. Tallo postrado en *A. tetragonus* (Gómez-Hinostrosa 2178). E. Tallo decumbente en *A. tetragonus* (Gómez-Hinostrosa 2207). F. Tallo desarrollado maduro dañado en su ápice, regenerando un nuevo tallo con características de un individuo juvenil (Gómez-Hinostrosa 1938).



Figura 3. Tallos en *Acanthocereus*. A, B. Engrosamiento del tallo con formación de una gruesa capa de peridermis en individuos viejos de *A. tetragonus* (Gómez-Hinostrosa 2081) y *A. baxaniensis* (Gómez-Hinostrosa 2228), respectivamente. C, D. Tallos en donde se observa el paso del estadio juvenil al estadio adulto en *A. occidentalis* (Gómez-Hinostrosa 2002; Gómez-Hinostrosa 1948 respectivamente). E. Estadio adulto de *A. baxaniensis*, mostrando un tallo desarrollado maduro (Gómez-Hinostrosa 2230). F. Estadio juvenil de *A. occidentalis*, mostrando plantas con tallos juveniles cilíndricos (Gómez-Hinostrosa 1938).

Tanto Britton y Rose (1920, 1923) como Bravo (1978), habían hecho referencia a las diferencias morfológicas existentes entre el estadio adulto y el juvenil, entre ellas destacando el número de costillas, las características del margen de la costilla y su espinación (Fig. 3C y 3D). Sánchez-Mejorada (1974a) en su revisión del género *Peniocereus*, menciona la presencia de tallos dimorfos tanto en *Peniocereus* como en *Acanthocereus*. En este estudio se confirma que las especies en el estadio adulto presentan tallos desarrollados, generalmente con 3 a 4 costillas o alas, rara vez hasta 5 (Fig. 3E), en comparación con el estadio juvenil que presenta tallos juveniles cilíndricos o teretes, con 5 a 7 costillas (Fig. 3F). A diferencia de las otras especies, *A. chiapensis* llega a presentar de 4 a 7 costillas en el estadio adulto y de 6 a 7 costillas en estadio juvenil (Cuadro 4 y Fig. 4). El tamaño de las costillas puede presentar variabilidad en cuanto a su ancho y profundidad a partir del eje principal del tallo, lo cual está relacionado con el ancho del tallo desarrollado y el nivel de precipitación pluvial en donde crece.

También se ha observado gran variabilidad a nivel intraespecífico e interespecífico, entre los espacios interareolares del margen de la costilla, siendo rectos, ligeramente cóncavos, profundamente cóncavos hasta convexos (Fig. 5A - 5D y Cuadro 4). Cabe mencionar que en una misma localidad, es posible observar plantas con los diferentes tipos de margen entre los espacios interareolares, siendo desde ligeramente convexos, rectos, hasta ligeramente cóncavos (ver Fig. 5E). El margen entre estos espacios interareolares mide en promedio de 3 a 6 cm de largo en tallos desarrollados (Cuadro 4).

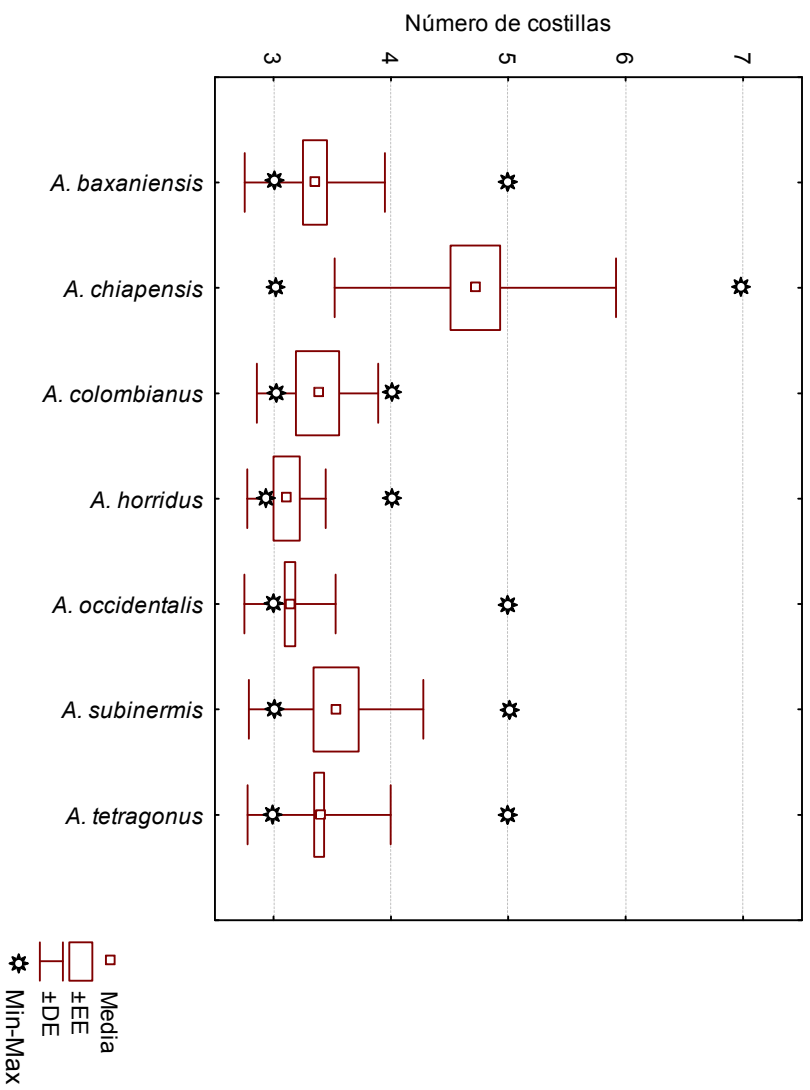


Figura. 4. Número de costillas en las especies de *Acanthocereus*.

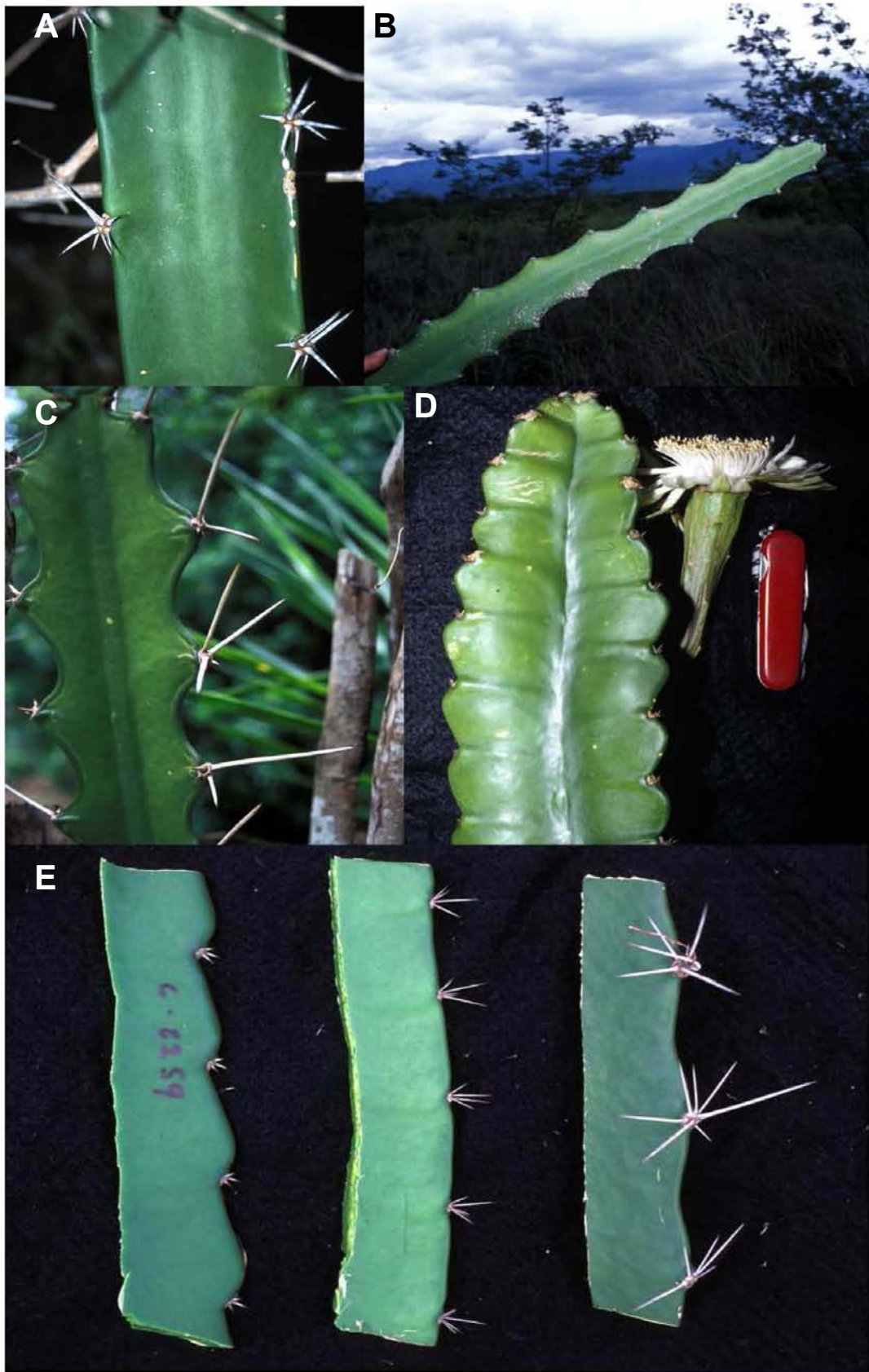


Figura 5. Variabilidad entre los espacios interareolares del margen de la costilla. A. Margen recto en *A. tetragonus* (Gómez-Hinostrosa 2242). B. Margen ligeramente concavo en *A. tetragonus* (Gómez-Hinostrosa 2255). C. Margen profundamente concavo de *A. horridus* (Gómez-Hinostrosa 2249). D. Margen convexo de *A. subinermis* (Gómez-Hinostrosa 2036). E. Tres tipos de margen (concavo, recto y convexo) de *A. tetragonus* de una misma localidad (Gómez-Hinostrosa 2259).

El ancho de los tallos desarrollados maduros en *Acanthocereus* normalmente es de 4 a 10 cm, rara vez alcanzando los 12 cm (Cuadro 4). Al graficar este carácter se observa un solapamiento entre las desviaciones estándar de todas las especies. Sin embargo, se puede reconocer que las especies como *A. chiapensis*, *A. occidentalis* y *A. tetragonus* presentan tallos relativamente más delgados que *A. baxaniensis*, *A. colombianus*, *A. horridus* y *A. subinermis* (Fig. 6).

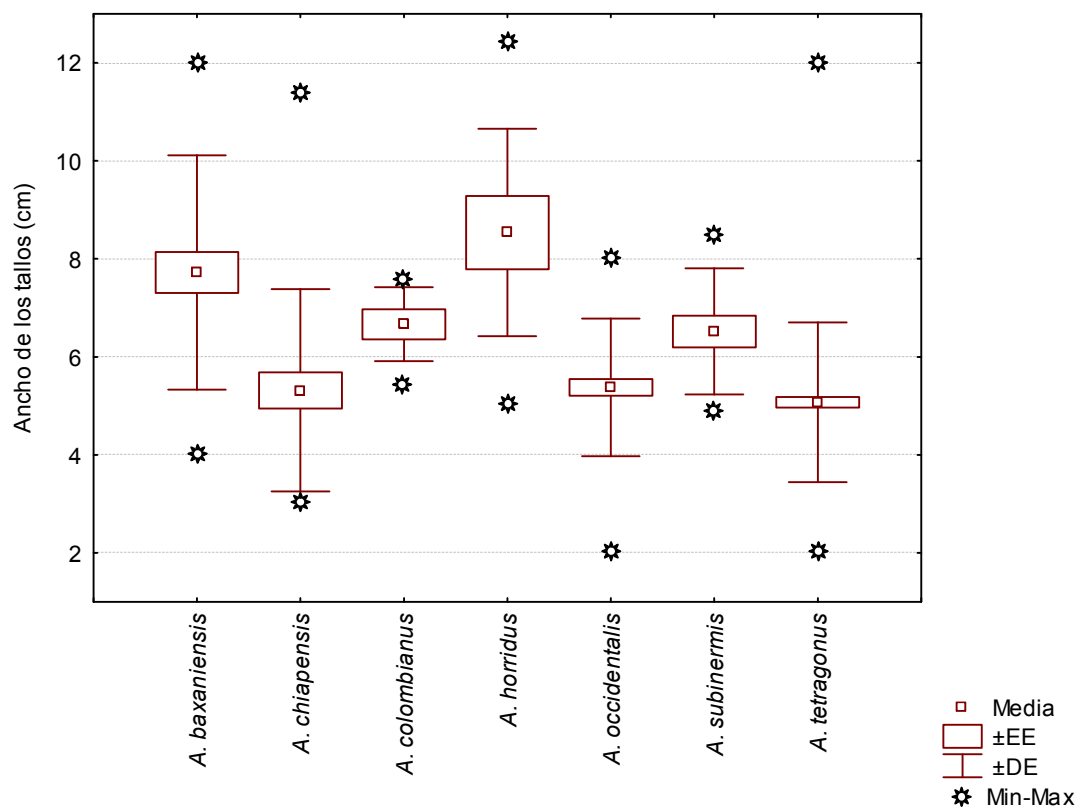


Figura 6. Ancho de tallos desarrollados en las especies de *Acanthocereus*.

Una observación interesante es que este carácter está relacionado con las diferentes condiciones ambientales, particularmente con la precipitación. En los diversos tipos de vegetación, el tamaño de las plantas disminuye con el aumento de la aridez (Bravo y Scheinvar, 1995). Asimismo, Gibson y Nobel (1986) Casas *et al.* (1999) y

Cornejo y Simpson (1997), han sugerido que los cambios en ciertas características morfológicas o los cambios en la expresión fenotípica de las plantas, están asociados a la variación climática o las diferentes condiciones ambientales (precipitación anual, temperatura, tipo de suelo, etc.). En el caso de las cactáceas columnares, hay una estrecha relación entre una mayor ramificación y estatura con un mayor promedio anual de precipitación (Cornejo y Simpson, 1997). Del mismo modo, en *Acanthocereus* se ha observado que las plantas que crecen en lugares de escasa precipitación (125-400 mm), presentan una estatura de hasta 50 cm de alto, con tallos de 4 cm de ancho en promedio y son poco ramificados (Gómez-Hinostrosa 2021). En cambio, las plantas que crecen en áreas de mayor precipitación (1500-2000 mm) presentan una estatura de hasta 5 m alto, con tallos de 7 cm de ancho en promedio y son mucho más ramificados (Fig. 2A). Este aparente efecto de la precipitación sobre el ancho de los tallos en *Acanthocereus* (excluyendo a *A. chiapensis* y *A. colombianus*), se corroboró con un análisis de varianza [$F(6, 175) = 4.63, p < 0.0002$], en donde resultó, que existen diferencias en la media del ancho de los tallos desarrollados recolectados en áreas de baja precipitación, con respecto a los recolectados en áreas de alta precipitación (Fig. 7). Los grupos de menor precipitación (125-400, 400-600 mm) a pesar de su amplia desviación estándar en cuanto a la media del ancho de tallo, no se traslapan con el grupo de mayor precipitación (2000-2500 mm), el cual presenta los valores más altos de ancho de tallo y viceversa; los dos grupos de mayor precipitación (1500-2000 y 2000-2500 mm) no se traslapan con el de menor precipitación (125-400 mm). Asimismo, individuos de las diferentes especies de *Acanthocereus* se encuentran formando parte de los diferentes categorías de precipitación. En las categorías de menor precipitación (125-400, 400-600 mm) se encuentran individuos de las especies *A. occidentalis*, *A. tetragonus* y *A. subinermis*. En

las categorías de precipitación media (600-800, 800-1200 y 1200-1500 mm) se encuentran individuos de *A. tetragonus*, *A. occidentalis*, *A. baxaniensis* y *A. subinermis*. En las categorías de mayor precipitación (1500-2000 y 2000-2500 mm) se encuentran individuos de *A. baxaniensis*, *A. horridus*, *A. subinermis* y *A. tetragonus*. Las dos especies que nunca formaron parte de los mismos grupos de precipitación (*A. occidentalis* y *A. horridus*), se ubicaron por separado en el grupo de menor y mayor precipitación respectivamente y sin solapamiento alguno de sus desviaciones estándar. Las especies restantes formaron combinaciones entre los diferentes grupos de precipitación y solaparon sus diferentes desviaciones estándar, lo cual nos lleva a descartar taxonómicamente a este carácter, ya que aparentemente se encuentra asociado a la precipitación.

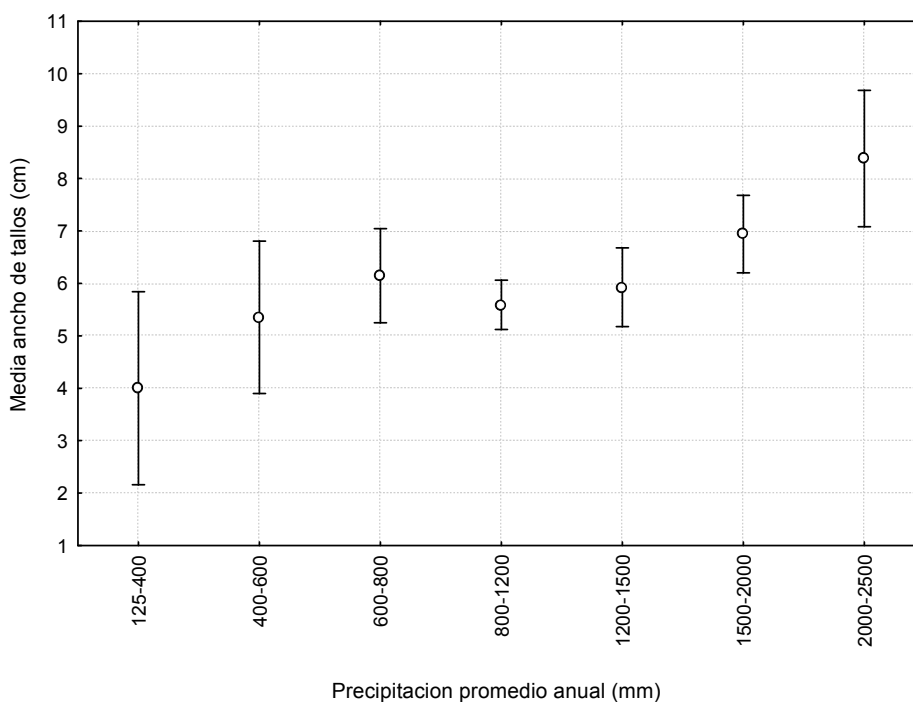


Figura 7. Representación gráfica entre la media del ancho de los tallos y los intervalos de precipitación promedio anual [F (6, 175) = 4.63, p < 0.0002].

En cuanto a la coloración en ejemplares vivos, los tallos de *Acanthocereus*, pueden variar de verde claro a verde oscuro, con excepción de *A. chiapensis*, la cual presenta un color verde grisáceo (Cuadro 4). Generalmente los tallos desarrollados jóvenes o tiernos presentan tonos de verde intenso o brillante. También las plantas que crecen en condiciones de sombra presentan tonos de verde más intenso o brillante, comparadas a las que se desarrollan en lugares abiertos con mayor exposición solar, las cuales presentan tonos de verde mate.

Con respecto a la coloración del tallo en ejemplares de herbario, la mayoría de las especies presenta un color verde a verde claro, pero también puede llegar a ser verde oscuro (excluyendo ejemplares que se tostaron en el proceso de secado). La mayoría de los especímenes recolectados en la vertiente del Pacífico (*A. occidentalis*), presentan una coloración más oscura de lo normal en el parénquima. Este oscurecimiento del parénquima en ejemplares ya secos, también ocurre en muestras de tallos, flores o frutos sumergidos en FAA, tiñendo de color oscuro esta sustancia. Esto se ha observado principalmente en la mayoría de los ejemplares de herbario recolectados desde Guerrero hasta Sinaloa, y suponemos que tal vez se deba a la presencia de alcaloides o metabolitos secundarios en el tejido de las plantas (Garza-Padrón *et al.*, 2004). Sin embargo, a partir de Guerrero y Oaxaca (Istmo de Tehuantepec) hacia el sureste, este oscurecimiento se va diluyendo, dejando de ser evidente. Este carácter que en su momento parecía ser taxonómicamente sólido, y que podía ser usado para diferenciar a *A. occidentalis* de *A. tetragonus*, se desvaneció cuando detectamos que ejemplares de herbario de *A. tetragonus* que crecían en las regiones secas de Guatemala, Colombia y Venezuela también presentaban este oscurecimiento en el parénquima del tallo (Gómez-Hinostrosa 2236; Véliz 14243; Agostini 548; Gentry 18110).

Hojas, areolas y espinas.

Hojas.- Una de las sinapomorfías que han sido consideradas para delimitar a la subfamilia Cactoideae, es la presencia de una diminuta escama u hoja vestigial (a veces ausente) sosteniendo cada areola (Buxbaum, 1950; Barthlott y Hunt, 1993; Anderson, 2001; Terrazas y Arias, 2002). Esta pequeña hoja vestigial parecida a una escama en la parte inferior de las areolas más jóvenes es fácilmente observable en algunos géneros como *Acanthocereus*, *Epiphyllum*, *Hylocereus*, *Nyctocereus* y *Rhipsalis*. Estas hojas en las especies de *Acanthocereus* son diminutas, deltoideas y coriáceas (Fig. 8 A y 8B).

Areolas.- Las areolas, consideradas como yemas o meristemos axilares (Barthlott y Hunt, 1993; Gibson y Nobel, 1986) (Fig. 8C y 8D), se caracterizan por la presencia de indumento, formado por el conjunto de tricomas uniseriados multicelulares (Fig. 8E - G). En los tallos de individuos juveniles de *Acanthocereus* este conjunto de tricomas tiene la apariencia lanosa de color blanquecino a cremoso. A veces, algunos de estos tricomas tienen un mayor desarrollo y forman pelos más o menos largos. En los tallos desarrollados, el indumento de las areolas tiene una apariencia similar al fieltro o terciopelo de color beige (Fig. 8C y 8D), volviéndose más oscuro con el tiempo. Su forma es hemiesférica a oval y su tamaño en tallos desarrollados va de 4 a 8 mm de diámetro, llegando a alcanzar hasta 13 mm de diámetro en los tallos desarrollados maduros más viejos. Las areolas en *Acanthocereus* originan espinas, nuevos tallos o flores. Estos nuevos tallos y flores surgen del extremo adaxial de la areola.

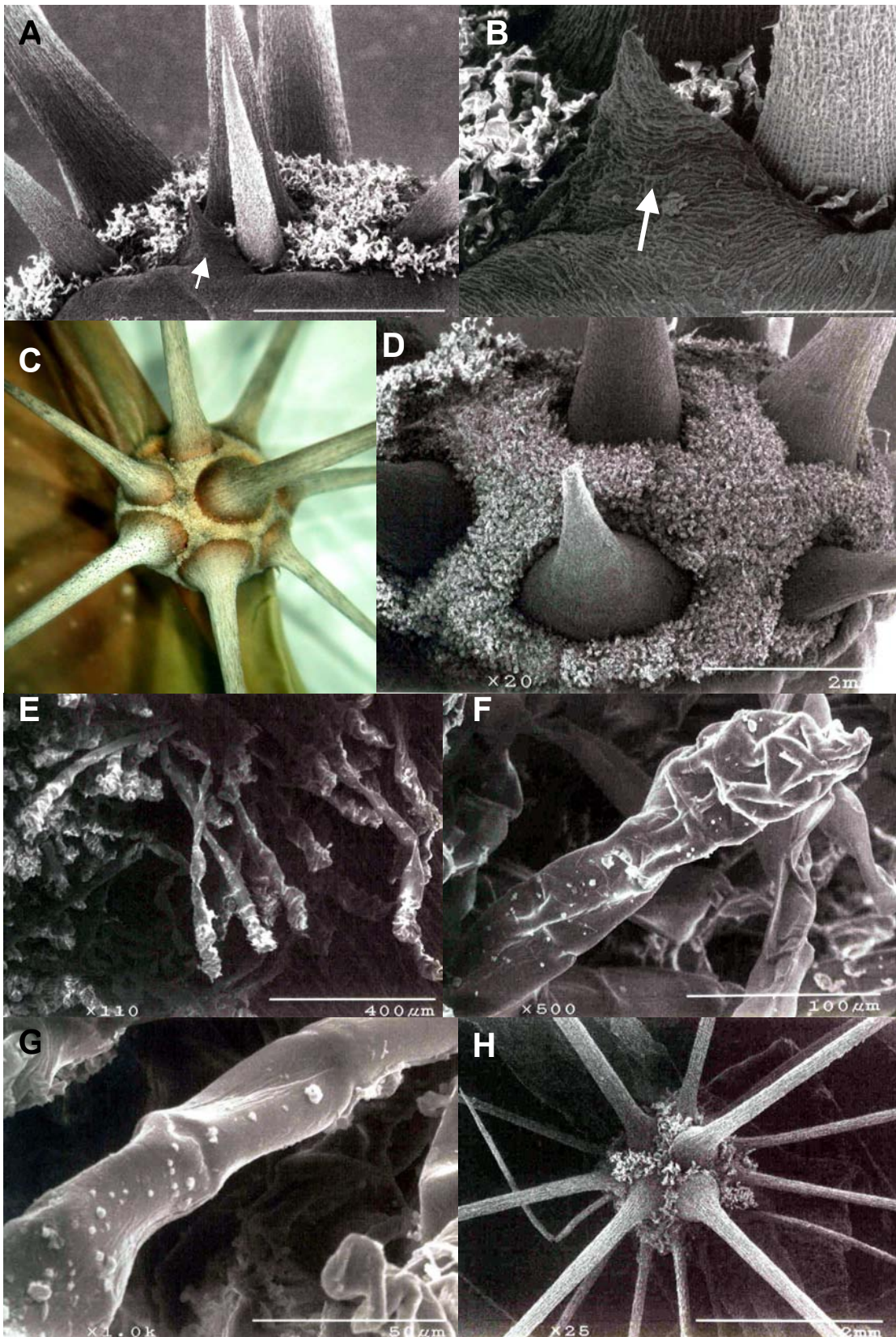


Figura 8. Hojas, areolas y espinas. A, B. Hoja o escama vestigial en *A. baxaniensis* (Gómez-Hinostrosa 2140). C, D. Areolas de individuos adultos en *A. tetragonus* (Olson 958) y en *A. occidentalis* (Gómez-Hinostrosa 1952). E, F, G. Tricomas en *A. occidentalis* (Gómez-Hinostrosa 1952). H. Areola de individuo juvenil en *A. occidentalis* (Gómez-Hinostrosa 1952).

Espinas.- Las espinas surgen del meristemo axilar y se encuentran presentes desde la etapa de plántula. Los tallos cilíndricos de los individuos juveniles de *Acanthocereus* desarrollan un mayor número de espinas en sus areolas con respecto a las de los tallos desarrollados de individuos adultos, presentando generalmente de 10 a 18 espinas, rara vez hasta 25 espinas por areola (Fig. 8H). Su color es amarillento y son más flexibles al tacto que las de los tallos desarrollados. El número de espinas en los tallos desarrollados de *Acanthocereus* es muy similar, observándose un solapamiento de la desviación estándar en todas sus especies (Fig. 9). Éstas normalmente presentan de 5 a 11 espinas rígidas, punzantes y su color varía normalmente desde hueso a grisáceo, con la punta color pardo (Cuadro 4, Fig. 8C y 9). En los tallos desarrollados más viejos, en donde las areolas ya perdieron el indumento y se encuentran prácticamente esclerosadas, se llegan a presentar en ocasiones hasta 18 espinas por areola.

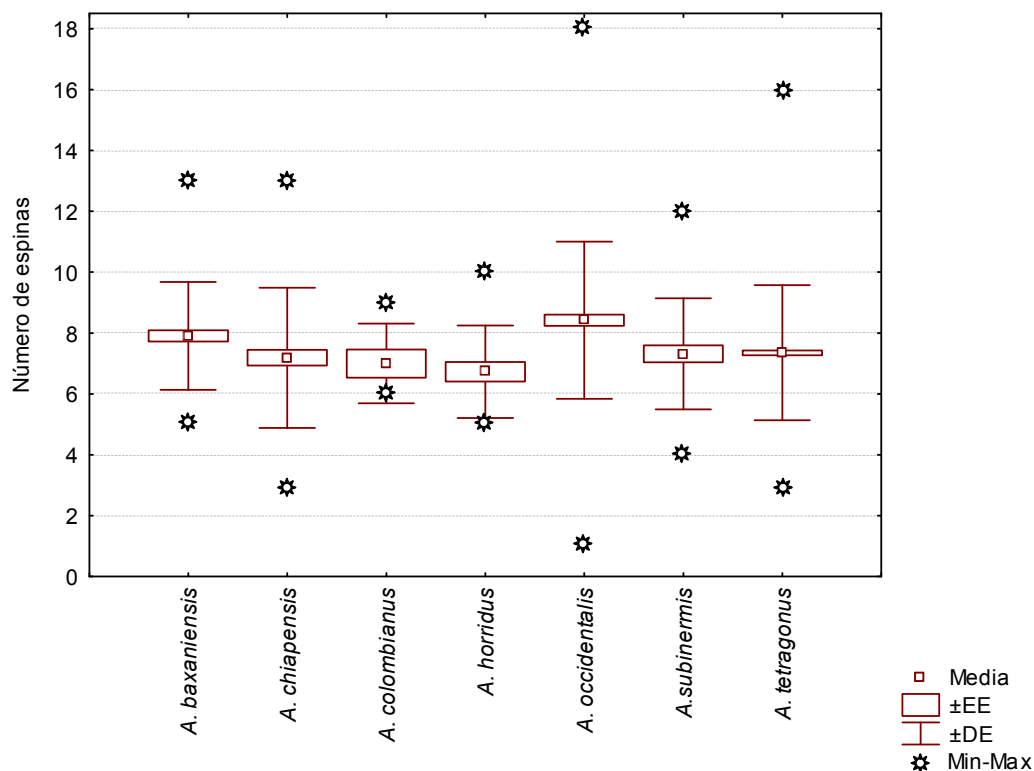


Figura 9. Número de espinas por areola en tallos desarrollados de *Acanthocereus*.

Varios autores como Britton y Rose (1920), Bravo (1978), Anderson (2001) diferencian entre la presencia de espinas radiales y centrales en las areolas, sin embargo, en muchos casos esta diferenciación es muy subjetiva y a veces completamente injustificable, por lo que en este estudio se evitó usar esa categorización. Tanto en los individuos juveniles como en los adultos, las espinas radian en varias direcciones, siendo desde ascendentes a divaricadas.

En *Acanthocereus*, se presenta una gran variación en cuanto a tamaño (longitud y diámetro) de las espinas (Cuadro 4). Analizando la longitud y el diámetro de las espinas de manera independiente, se observa un solapamiento de la desviación estándar entre todas las especies (Fig. 10 y Fig. 11). Únicamente se observa una discontinuidad para *A. subinermis* con respecto a las demás especies en cuanto a la longitud de la espina (Fig. 10). En ambos casos, la especie con menor grosor y longitud es *A. subinermis* y la de mayor grosor y longitud es *A. horridus*.

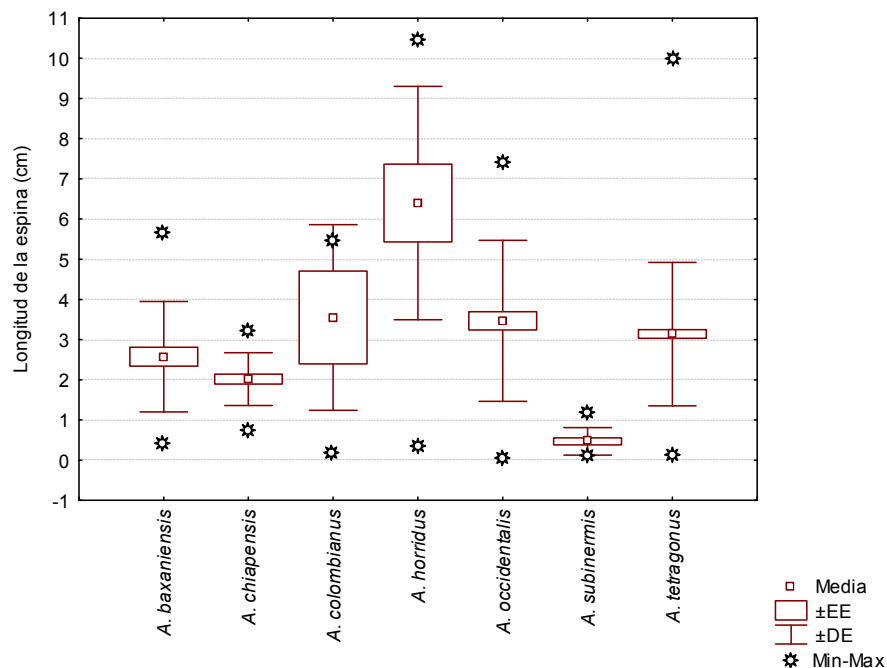


Figura 10. Longitud de la espina más larga en *Acanthocereus*.

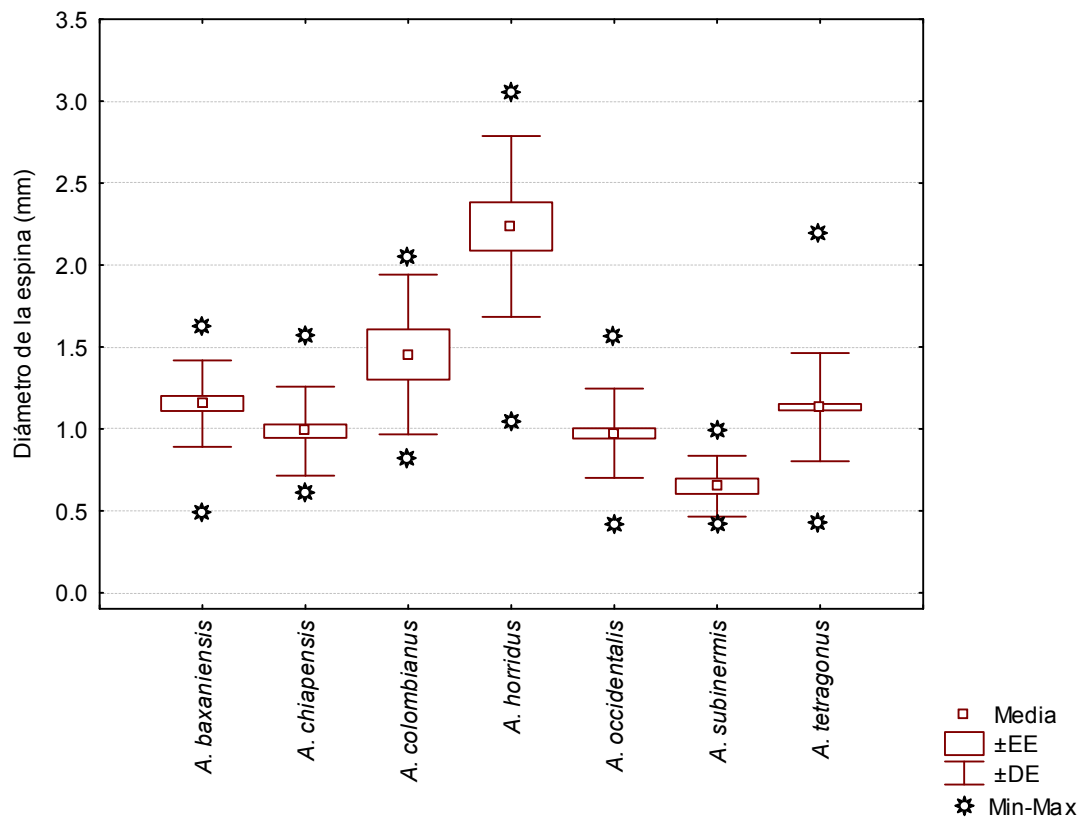


Figura 11. Diámetro en la base de la espina más ancha en *Acanthocereus*.

Ya anteriormente, Gibson y Nobel (1986), habían señalado que el largo de las espinas estaba relacionado en parte a la nutrición de la planta y al clima, no siendo sorprendente encontrar especímenes de la misma especie, e incluso tallos de la misma planta, que presentaban espinas con longitudes diferentes cuando crecían bajo condiciones ambientales contrastantes. También mencionaron que algunos colectores de cactáceas en el pasado no entendían cómo el ambiente podía influenciar el largo de la espina, y esta carencia de conocimiento provocó que algunos de ellos describieran muchas especies, variedades y formas con base en características de espinas de material cultivado. Lo anterior, es aplicable a *Acanthocereus*, ya que en su hábitat natural, las diferentes condiciones ambientales provocan cambios en características tales como el

tamaño de las espinas y el ancho de los tallos. Una muestra de ello es lo que se observa en la figura 12A, en donde el tallo de la izquierda fue cortado de una planta de *A. horridus*, creciendo expuesta a la luz solar y presenta espinas muy largas (10.5 cm). Por otro lado, el tallo de la derecha fue cortado de otro individuo que se encontraba a 5 m de distancia del primero, pero en condiciones de sombra y presentaba espinas sumamente cortas (0.4 cm). Esta variación tan extrema de la longitud de las espinas debido a las condiciones contrastantes de luminosidad, también se ha observado en *A. occidentalis* (Gómez-Hinostrosa 2000) y en *A. tetragonus* (Gómez-Hinostrosa 2081). Otros ejemplos de esta variabilidad se observan en plantas que crecen en la misma localidad con diferentes longitudes de espinas que van desde muy pequeñas (0.5 cm), pequeñas (1.0 cm) y largas (4 cm) (ver Fig. 5E). También como ya habían mencionado Gibson y Nobel (1998), se pueden observar en un mismo individuo, espinas con diferentes longitudes en distintos segmentos de la planta (Fig. 12B). A diferencia de las otras especies, *A. subinermis* no sobrelapa sus medidas (longitud y diámetro basal) presentando una variación mínima en cuanto a la longitud de sus espinas (Fig.10). Es importante señalar que esta especie de espinas extremadamente pequeñas y aciculares (Fig. 5D), que se encuentra exclusivamente de manera cultivada en la región de Tehuacán-Cuicatlán y en algunos poblados de Veracruz (Gómez-Hinostrosa y Cervantes 2257), ha sido probablemente objeto de selección y domesticación para la obtención de un fenotipo con espinas pequeñas que facilita el manejo de sus tallos para el consumo humano, como ha ocurrido en varias especies de *Opuntia* y *Stenocereus* (Casas *et al.*, 1999; Casas y Barbera, 2002). A esta especie se le conoce como “cruqueta” o “nopal de cruz”, y es utilizada como alimento (tallos tiernos), cerco vivo y también de manera ornamental.

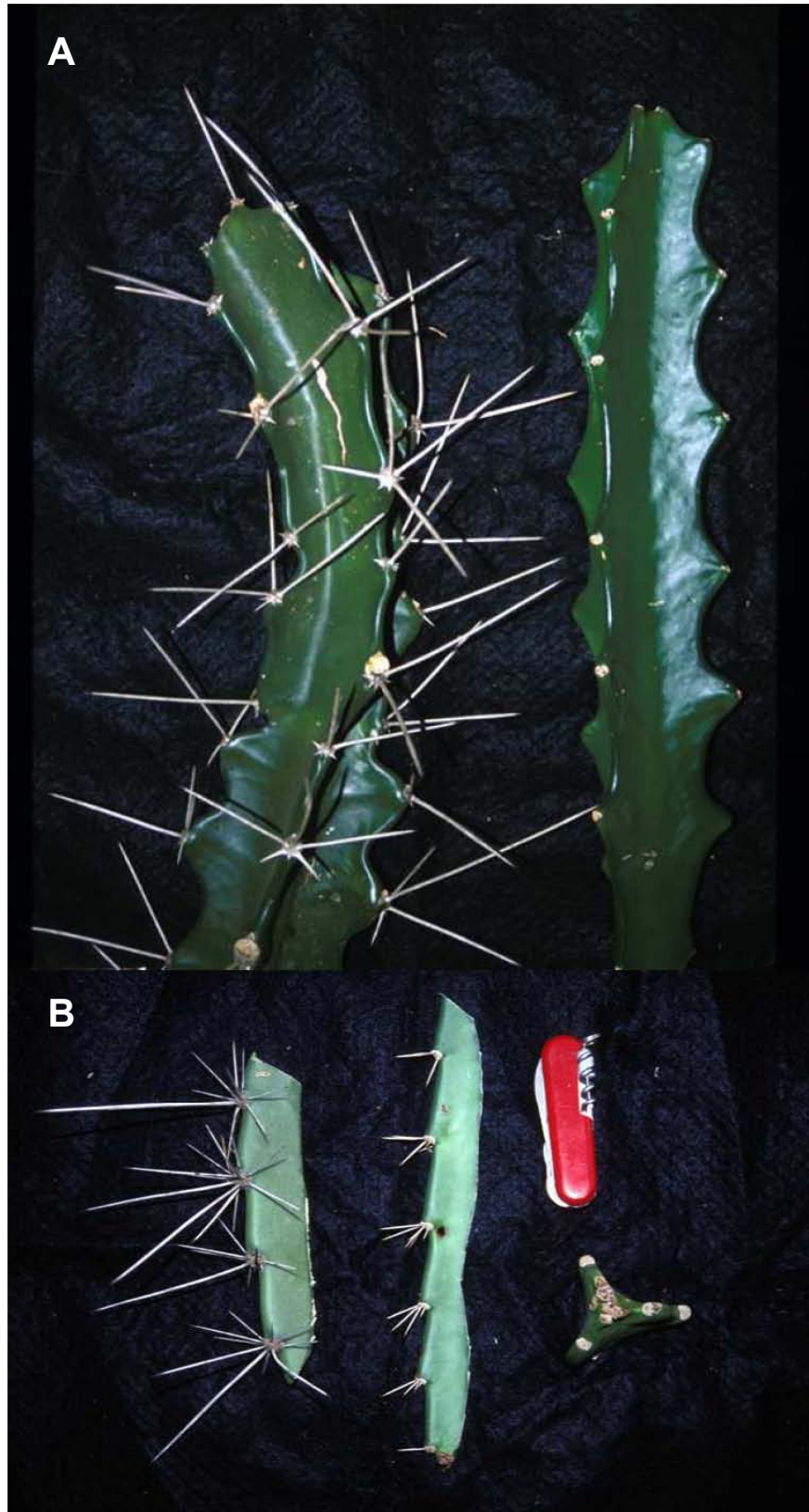


Figura 12. Variabilidad en el tamaño de las espinas. A. Segmentos de diferentes individuos de *A. horridus* de una misma localidad (Gómez-Hinostrosa 2249). Tallo de la izquierda creciendo en condiciones expuestas a la luz; tallo de la derecha creciendo en condiciones de sombra. B. Cortes de diferentes segmentos del mismo individuo de *A. tetragonus* (Gómez-Hinostrosa 2210).

De manera silvestre también es posible encontrar plantas de *Acanthocereus*, la mayoría de las veces creciendo en condiciones de sombra, con espinas muy pequeñas de hasta 5 mm de longitud (Alvarado 834Bis; Gómez-Hinostrosa 2000; 2081; 2259), aunque no tan aciculares como las de *A. subinermis*. De hecho, Dugand (1966), describió de manera injustificada una variedad de *A. tetragonus* var. *micracanthus* de Colombia y mencionó que tal vez estaba relacionada con *A. subinermis* de México.

Flores.

Los caracteres de la flor entre las diferentes especies de *Acanthocereus* son completamente indistinguibles con excepción de *A. chiapensis*. Las flores son blancas, nocturnas, hipocrateriformes, de 17 a 24 cm de longitud, rara vez alcanzando hasta los 30 cm de longitud. Únicamente *A. chiapensis* presenta flores de 8 a 12 cm de longitud en antesis, evitando el solapamiento de su desviación estándar con las demás especies (Cuadro 4 y Fig. 13). Las flores son producidas en la parte adaxial de la areola y generalmente se desarrolla una por areola. Las diferentes estructuras que componen la flor de las diferentes especies de *Acanthocereus* se describen a continuación.

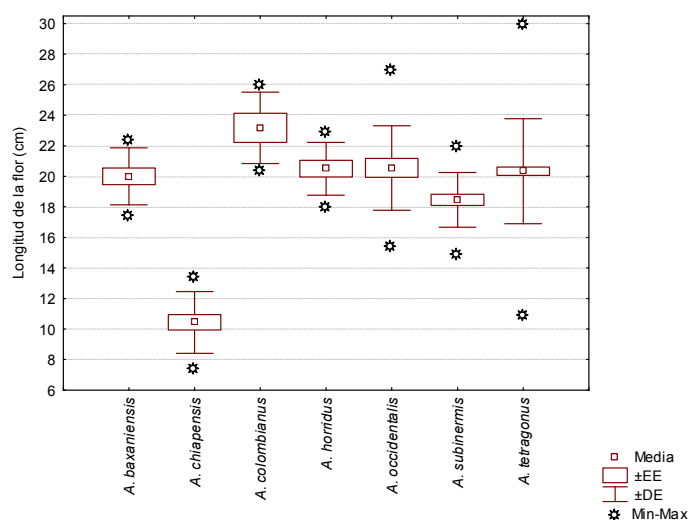


Figura 13. Longitud de la flor en *Acanthocereus*.

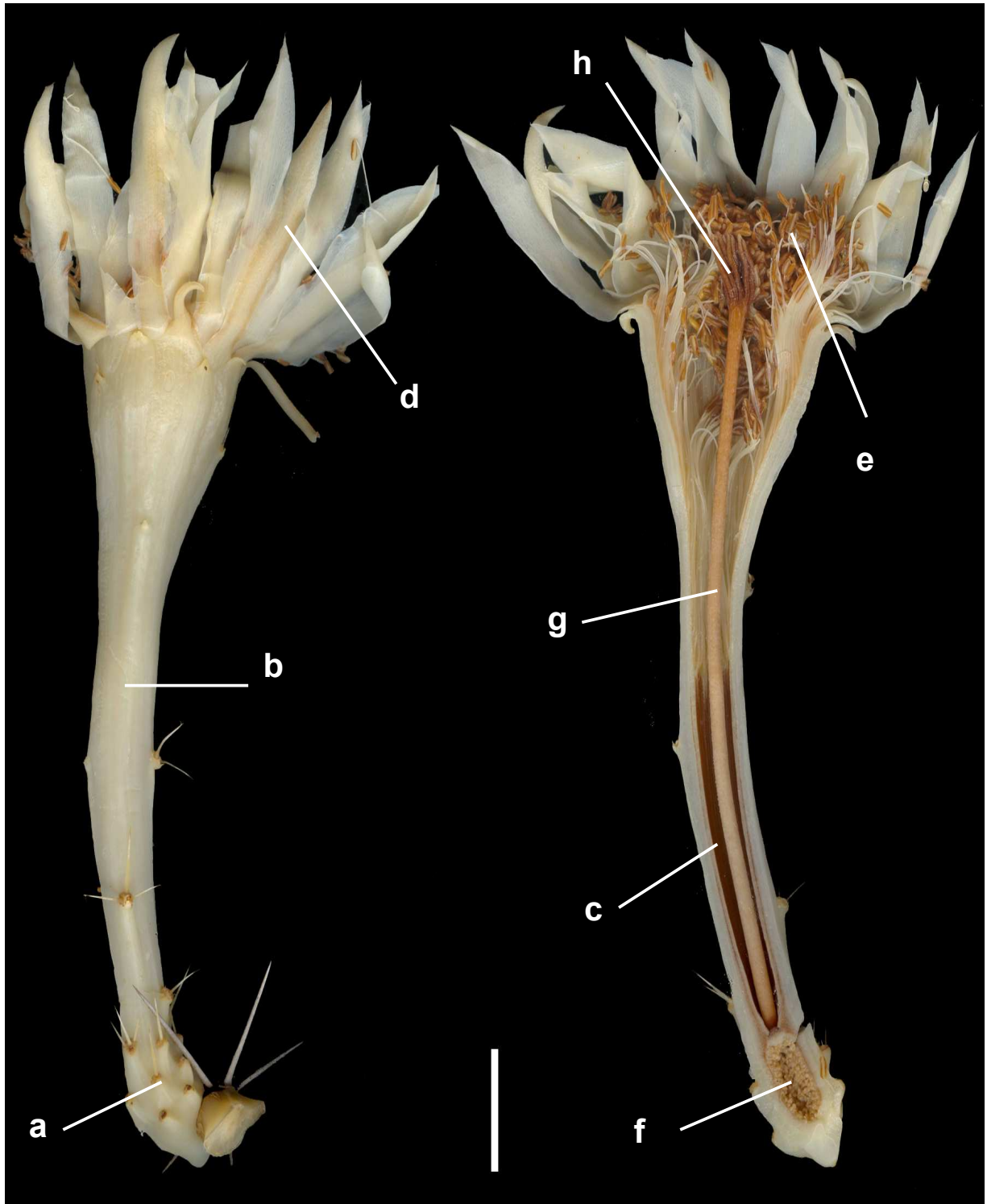


Figura 14. Flor de *A. tetragonus* fijada en FAA (Gómez-Hinostrosa 2122). a. Pericarpelo. b. Tubo receptacular. c. Cámara nectarial (en color café). d. Tépalos o segmentos del perianto. e. Androceo. f. Ovario ínfero y óvulos. g. Estilo. h. Estigma. Barra de la escala = 2 cm.

Pericarpelo.- El pericarpelo es subgloboso a ovado, de 2 a 2.5 cm de diámetro y presenta podarios tuberculados, con areolas de 2 a 3 mm de diámetro, las cuales se encuentran separadas entre sí de 3 a 10 mm (Fig. 14a y Cuadro 4). De las areolas surgen tricomas y pueden o no desarrollar espinas. Cuando presentes, tienen generalmente de 1 a 4 espinas por areola hasta de 1 cm de largo. Únicamente *A. chiapensis* presenta un pericarpelo de 1 a 1.5 cm de diámetro, con areolas de 1 a 1.3 mm de diámetro, las cuales se encuentran separadas de 2 a 6 mm, llevando 4 a 9 espinas por areola (Cuadro 4). Estas areolas al igual que las de los tallos, están sostenidas por una diminuta hoja rudimentaria o escama deltoidea, de aspecto coriáceo. Las areolas del pericarpelo se mantienen activas después de la fecundación, aumentando el tamaño de las espinas o produciendo un mayor número de éstas en el fruto (Cuadro 4).

Tubo receptacular.- El tubo receptacular es cilíndrico en su parte inferior e infundibuliforme en su parte superior (Fig. 14b). Éste se encuentra cubierto por podarios imbricados, decurrentes, a veces tuberculados, de color verde, generalmente poco evidentes en el tubo. Las areolas axilares del tubo pueden, al igual que el pericarpelo, desarrollar tricomas con o sin espinas. Cuando presentes las espinas, generalmente de 1 a 4 hasta de 1.4 cm de largo por areola. Únicamente *A. chiapensis* presenta de 6 a 12 espinas por areola en el tubo receptacular (Fig. 15 y Cuadro 4). También estas areolas están sostenidas por una diminuta escama deltoidea. Se ha observado que en *A. occidentalis* y en *A. tetragonus*, la parte abaxial de estas escamas, actúa como un nectario extrafloral, secretando una solución azucarada, que atrae a las hormigas (observaciones en campo: *Gómez-Hinostrosa y Oropeza 1953; Gómez-Hinostrosa et al. 2243; Gómez-Hinostrosa et al. 2245*). En la porción interna del tubo receptacular,

adyacente a la zona del ovario, se encuentra la cámara nectarial que mide de 6 a 9 cm de largo y de 0.6 a 0.10 cm de ancho (Fig. 14c). Esta cámara nectarial en *A. chiapensis* es de menor tamaño, alcanzando los 4.5 cm de largo y los 0.8 cm de ancho. La cámara nectarial es de tipo difuso, en donde los filamentos de los estambres proximales o primarios se independizan a diferentes alturas en la cámara (Buxbaum, 1953). Estos filamentos son decurrentes y se encuentran fusionados a lo largo de la cámara nectarial, produciéndose el néctar en esta región desde su epidermis papilosa. Esta epidermis papilosa recubre por completo la parte basal interna del tubo receptacular y se extienden con dirección a la parte superior del tubo formando bandas alargadas que se intercalan con tejido epidérmico liso (ya carente de papilas) de los mismos filamentos de los estambres proximales. Asimismo, las bandas de tejido papiloso se pierden cerca de la parte media del tubo receptacular y es también en esta zona en donde los filamentos de los estambres proximales se hacen independientes a diferentes alturas (Fig. 14c).

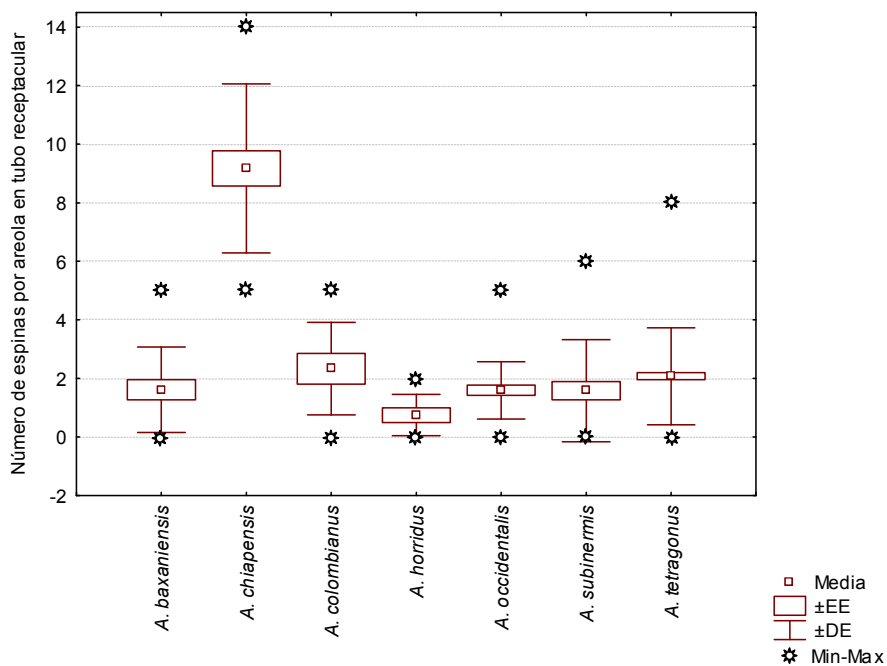


Figura 15. Número de espinas por areola en el tubo receptacular.

Perianto.- Los tépalos o segmentos del perianto se encuentran insertados en la parte superior del tubo receptacular (Fig. 14d). Los segmentos externos del perianto presentan forma deltada a ensiforme, margen generalmente entero, en algunas ocasiones ligeramente dentado o aserrado, ápice cuspidado a agudo, de 1 a 5.5 cm de longitud y de 0.8 a 1.1 cm en su parte más ancha, succulentos haciéndose membranosos hacia el interior, variando su color de verde a rojizo en los segmentos más externos a color crema o amarillo verdoso en los que le siguen. En *A. chiapensis*, los segmentos externos son lineares, truncadamente atenuados en la base, acuminados a agudos, a veces mucronados, de 1.8 a 3.8 cm de longitud y de 0.3 a 0.6 cm en su parte más ancha, de color verde rojizo a rosado. Los segmentos internos presentan forma lanceolada a estrechamente lanceolada, margen generalmente entero, a veces ligeramente aserrado o denticulado, ápice acuminado, de 5 a 6 cm de longitud y 0.6 a 0.9 cm en su parte más ancha, membranosos, de color crema o blanco. En *A. chiapensis*, los segmentos internos son lineares, truncadamente atenuados en la base, agudos a obtusos, con margen entero, de 2 a 3.6 cm de longitud y de 0.4 a 0.6 cm en su parte más ancha, de color amarillo verdoso a blanco. En *A. tetragonus*, el número de segmentos tanto externos como internos en una flor puede ser de hasta 80 (Gómez-Hinostroza y González 2101).

Androceo.- En la zona adyacente a la parte superior de la cámara nectarial, los estambres se hacen libres y son sumamente numerosos, contándose por cientos. Los filamentos de los estambres son de color blanco a crema y su longitud varía de 2.5 a 5 cm. Los filamentos proximales más pequeños se insertan desde la parte media de la pared interna del tubo receptacular, aumentando su tamaño en los que se insertan distalmente, en donde el tubo se vuelve funeliforme (Fig. 14e).

Las anteras son biloculares, tetrasporangiadas, basifijas, de 2 a 3 mm de longitud (excepto en *A. chiapensis* donde miden de 1.6 a 2.5 mm de longitud), de color amarillo y con dehiscencia longitudinal. Los granos de polen pueden medir desde 50 hasta 70 μm de diámetro, son de color amarillo, globosos a semiglobosos, tricolpados, con espínulas y diminutos poros (Fig. 16A y 16B).

Gineceo.- Englobado dentro del pericarpelo se encuentra el ovario ínfero, de forma elipsoidal a ligeramente ovoide a obovoide, de 16 a 22 mm de longitud y de 10 a 15 mm de diámetro (Fig. 14f), excepto en *A. chiapensis* en donde miden de 10 a 18 mm de longitud y 4.5 a 10 mm de diámetro.

El estilo se prolonga en dirección al perianto en forma tubular, liso en su pared externa y recubierto por tejido papiloso en la pared interna de la cavidad estilar (Fig. 14g, 16C y 16D). Su longitud va de 12 a 20 cm, con excepción de *A. chiapensis* en donde mide de 5 a 8 cm de longitud. Generalmente es más largo que los estambres y de color blanco o crema.

El estigma está integrado por 11 a 15 lóbulos o brazos estigmáticos, de 1 a 1.5 cm de largo, con excepción de *A. chiapensis* que generalmente presenta de 11 a 12 lóbulos, de 0.6 a 1.2 cm de largo (Fig. 14h y Cuadro 4). Los lóbulos estigmáticos son alargados, radiados, de color blanco o crema y se encuentran completamente revestidos de papilas (excepto en su parte dorsal media), muy similares a las que se encuentran ubicadas en la pared interna de la cavidad estilar, dándole una apariencia aterciopelada a todo el estigma (Fig. 14h, 16E y 16F).

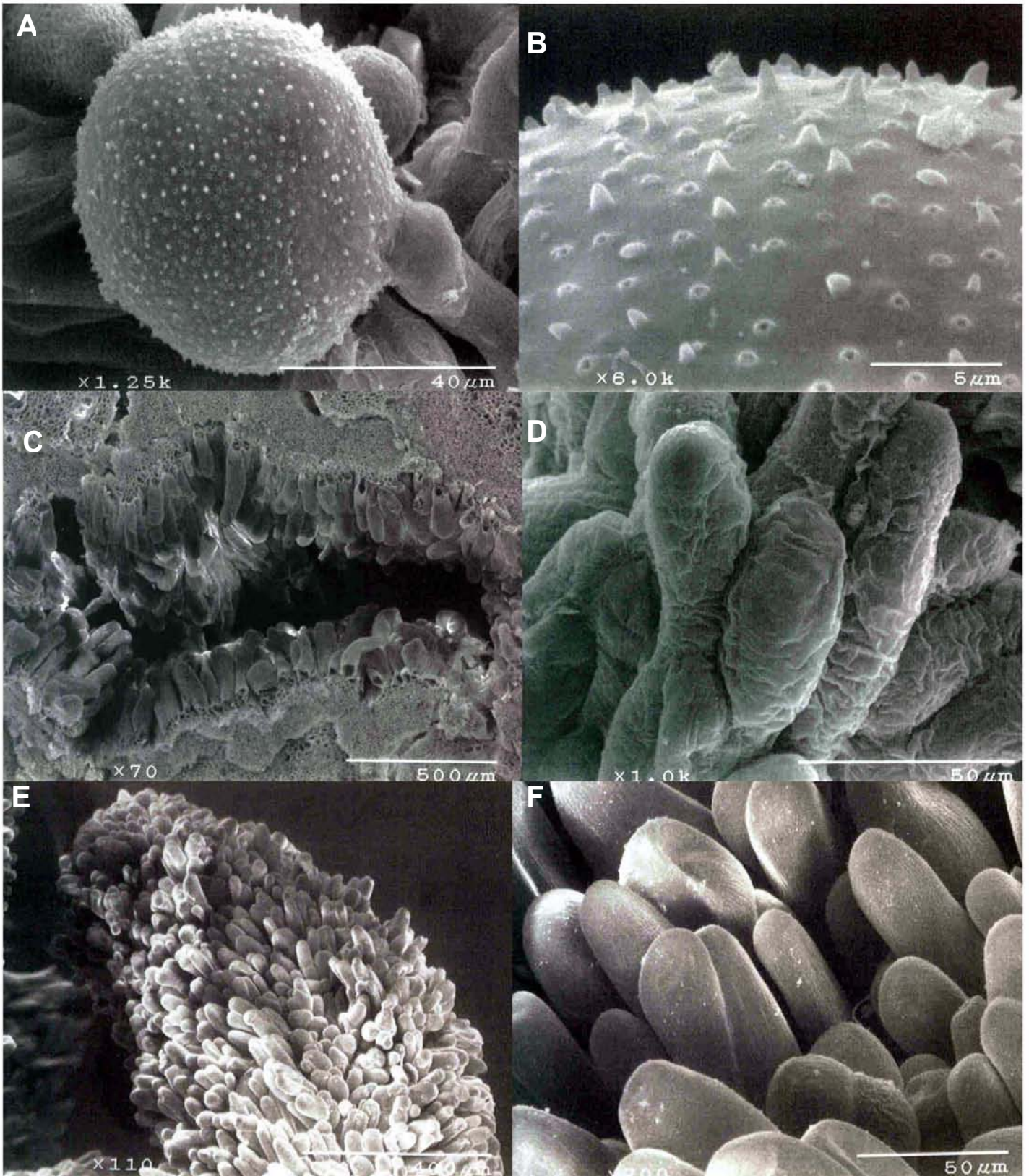


Figura 16. A. Grano de polen de *A. baxaniensis* (Gómez-Hinostrosa 2230). B. Acercamiento de la superficie de un grano de polen de *A. tetragonus* (Hernández 2240). C. Cavity estilar de *A. occidentalis* cubierta de papilas en su pared interna (Gómez-Hinostrosa 1938). D. Acercamiento de las papilas de la figura anterior. E. Brazo estigmático de *A. tetragonus*, revestido de papilas (Hernández 2240). F. Acercamiento de las papilas de la figura anterior.

Frutos.

Los caracteres del fruto son indistinguibles entre las diferentes especies de *Acanthocereus* con excepción de *A. chiapensis*. Los frutos inmaduros son verdes externamente (exocarpo y mesocarpo) y blancos en su interior (endocarpo). Los frutos ya maduros miden de 5.5 a 8.5, a veces hasta 11.5 cm de longitud y 4 a 5 cm de ancho (Cuadro 4); son de color rojo, globosos a subglobosos hasta ovoideos, tuberculados o ligeramente acostillados, con areolas distantes entre sí de 1 a 3 cm, que llevan tricomas y de generalmente 2 a 7 espinas con un ancho de 0.2 a 1.3 mm en su base (Fig. 17 A-C y Cuadro 4), con perianto persistente y dehiscencia longitudinal (Fig. 17 B-E). Los frutos maduros y bien desarrollados de *Acanthocereus occidentalis* y *A. tetragonus* llegan a presentar de 450 a 500 semillas por fruto (Gómez-Hinostrosa y Oropeza 1953). Únicamente en *A. chiapensis*, los frutos maduros miden generalmente 4 a 5 cm de longitud y 3 a 4 cm de ancho, con areolas distantes entre sí de 0.6 a 1 cm y de 5 a 9 espinas por areola (Cuadro 4).

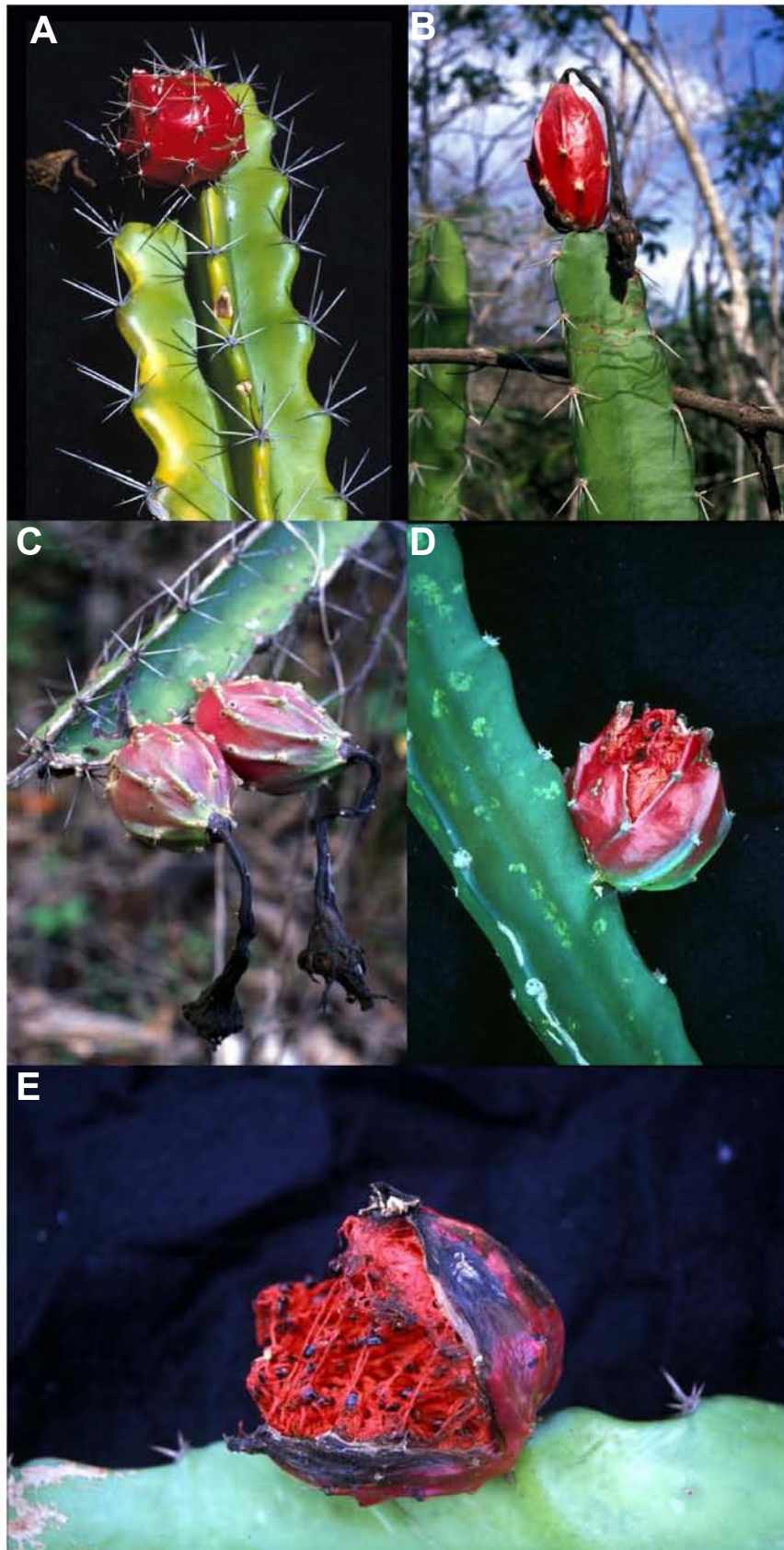


Figura 17. Frutos. A. Fruto globoso en *A. baxaniensis* (Gómez-Hinostrosa 2101). B, C. Frutos ovoideos a subglobosos en *A. occidentalis* (Gómez-Hinostrosa 1953). D, E. Dehiscencia longitudinal en *A. tetragonus* (Gómez-Hinostrosa 2187).

Semillas.

Los caracteres presentes en las semillas son comunes a las diferentes especies de *Acanthocereus*, con excepción de *A. chiapensis*.

Sánchez-Mejorada (1974a) describió las semillas de *Acanthocereus* como negras, grandes y hexagonales, señalando la existencia de cierto grado de similitud morfológica con la mayoría de las especies de *Peniocereus*. Rodríguez-Fuentes *et al.* (1999) y Barthlott y Hunt (2000) también describen e ilustran características externas de las semillas de varias especies de *Acanthocereus*. Las semillas de *Acanthocereus* (excepto *A. chiapensis*) se describen como simétricas, desde circulares a orbiculares hasta ampliamente ovals (Fig. 18 A, E, I, LL, O, S, W), extremadamente grandes (dentro de la subfamilia Cactoideae), de hasta 4.8 x 4.6 mm de longitud, de color negro, brillante; su periferia presenta células grandes bien diferenciadas, con una quilla poco o bien diferenciada (Fig. 18 B, F, J, M, P, T, X); presentan el borde expandido alrededor del hilo (Fig. 18 C, G, K, N, Q, U, Y), con células que se vuelven abruptamente pequeñas alrededor del hilo, uniformes, isodiamétricas, límites anticlinales que pueden ser elevados o acanalados, rectos (Fig. 18 D, H, L, Ñ, R, V, Z); la región hilar-micropilar oval es de tamaño medio, micrópilo conjunto, pero separado por una banda esclerificada (Fig. 18 C, G, K, N, Q, U, Y). En contraste, las semillas de *A. chiapensis* son ampliamente ovals, grandes, de hasta 3.6 x 3.2 mm de longitud, de color negro, brillante; presentan límites anticlinales elevados o acanalados, rectos (Fig. 18 E-H). Es importante resaltar que *A. chiapensis* es la única especie que presenta intersticios del relieve en la superficie de la semilla (Fig. 18H).

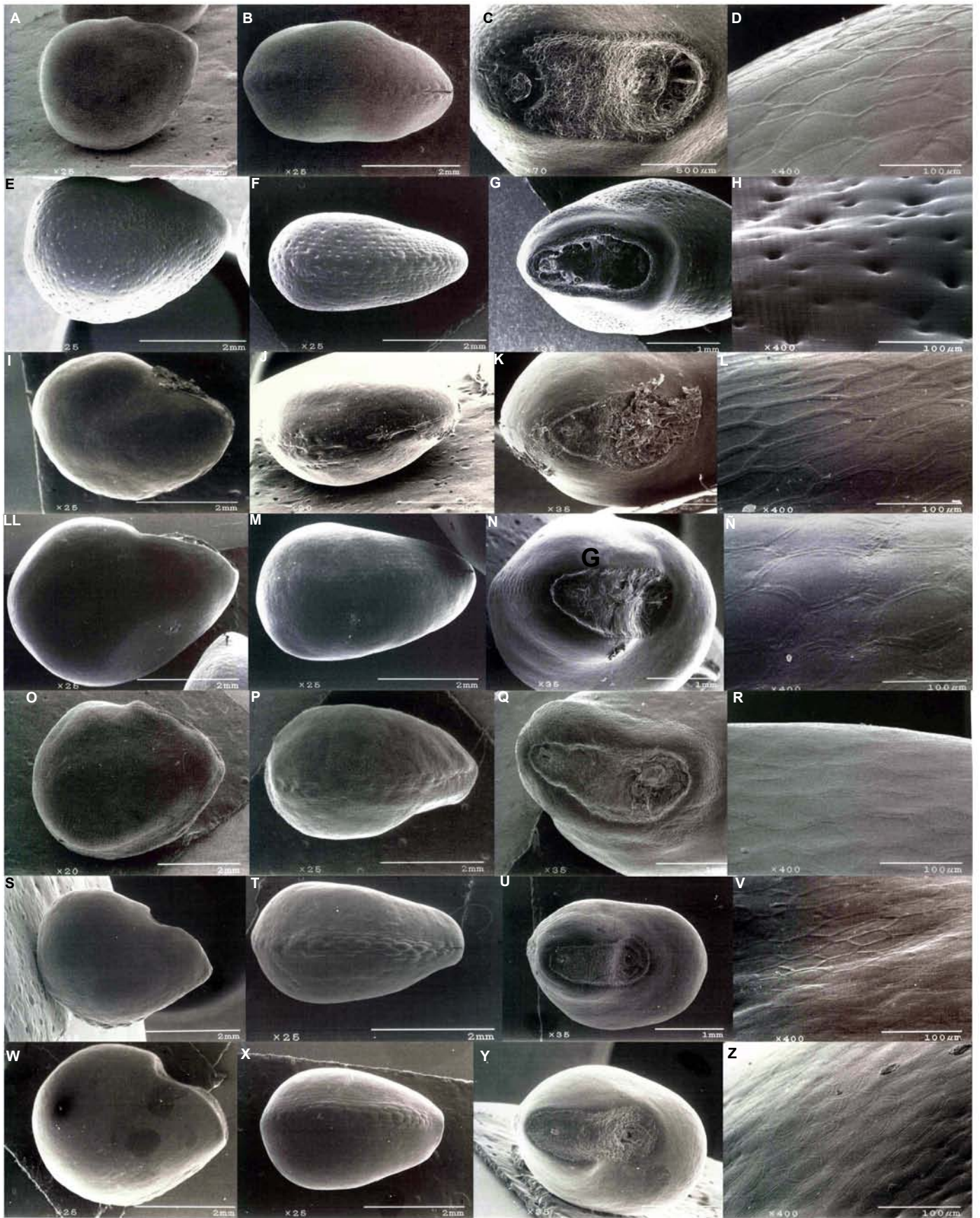


Figura 18. Caracteres comparativos de la semilla entre las diferentes especies de *Acanthocereus*. De izquierda a derecha: vista lateral, vista dorsal, región hilo-micrópilo y acercamiento de la cara lateral de la superficie de la semilla. Muestras representativas: A-D. *A. baxaniensis* (Gómez-Hinostrosa 2230); E-H. *A. chiapensis* (Gómez-Hinostrosa 2100); I-L. *A. horridus* (Eichlam s.n.); LL-Ñ. *A. occidentalis* (Gómez-Hinostrosa 1960); O-R. *A. subinermis* (Rose 25733); S-V. *A. tetragonus* (Gómez-Hinostrosa 2109); W-Z. *A. tetragonus* (Gentry 3009).



Figura 19. Plántulas de *A. tetragonus*. A. De 50 días después de la germinación. B. De 108 días después de la germinación. Fotos tomadas de la página www.cactuslove.ru/vid.php?vidid=1816, consultada en abril 2006.

Plántulas.

En este estudio no se realizaron observaciones en plántulas de ninguna especie. Sin embargo existen estudios como el de Córdoba *et al.* (2000), en donde se describen plántulas de *Acanthocereus tetragonus* de dos meses de vida de la siguiente manera: “plántulas de aproximadamente de 10 mm de longitud, con cotiledones foliáceos bien desarrollados, suculentos de 6 mm de longitud por 9 mm de diámetro, agudos en el ápice, color verde olivo. Hipocótilo suculento, obcónico; raíz ramificada, fibrosa. Tallo en desarrollo con varias areolas iniciales, mostrando 6 a 8 pequeñas espinas, débiles, setosas, de color blanco-amarillo”.

También se ha reportado que plántulas de *A. tetragonus* germinan en un lapso de 3 a 4 días (www.cactuslove.ru/vid.php?vidid=1816, consultado en abril 2006). En esa misma dirección de internet, se muestran fotografías de plántulas de 50 días con el hipocótilo y los cotiledones bien desarrollados y el primordio del epicótilo con areolas iniciales y algunas espinas (Fig. 19A). También se observan las mismas plántulas pero de 108 días de germinadas (Fig. 19B), mostrando un epicótilo bien desarrollado de cerca de 1 a 1.5 cm de alto.

Anatomía.

En lo que respecta a la anatomía de los tallos de las diferentes especies de *Acanthocereus*, únicamente se evaluaron tres caracteres, la presencia o ausencia de fibras sobre el floema primario de los haces corticales, la presencia o ausencia de cristales en la epidermis y en la hipodermis. Ya anteriormente, Mauseth *et al.* (1998) habían reportado la presencia de fibras sobre el floema primario de los haces corticales en *A. horridus* y *A. tetragonus*, no así en *A. colombianus*, pero al parecer en esta última

especie, la muestra revisada fue de un ejemplar cultivado, de dudosa procedencia y del cuál no fue posible confirmar su determinación (Terrazas, com. pers.). Asimismo, Terrazas (com. pers.) sugiere la presencia de fibras sobre el floema primario de los haces corticales en todas las especies de *Acanthocereus*.

Mauseth *et al.* (1998), también reportaron la presencia de cristales (prismas) en la epidermis y la ausencia de cristales en la hipodermis en *A. colombianus*, *A. horridus* y *A. tetragonus*. En este estudio se confirma que casi todas las especies de *Acanthocereus* presentan fibras sobre el floema primario de los haces corticales, excepto *A. chiapensis*. Asimismo, se confirma también la presencia de cristales en la epidermis y la ausencia de cristales en la hipodermis para casi todas las especies de *Acanthocereus*, con excepción de *A. chiapensis*, la cual si presenta cristales en la hipodermis (Cuadro 5 y Fig. 20).

Cuadro 5. Comparación entre diferentes caracteres anatómicos entre las especies de *Acanthocereus*. Ejemplares examinados: *A. baxaniensis* (Gómez-Hinostrosa 2101, 2230); *A. chiapensis* (Gómez-Hinostrosa 2100, 2195); *A. horridus* (Gómez-Hinostrosa 2249); *A. occidentalis* (Gómez-Hinostrosa 1953); *A. subinermis* (Gómez-Hinostrosa 2036, 2038); *A. tetragonus* (Gómez-Hinostrosa 2109, 2187, 2210).

	Cristales en la epidermis	Cristales en la hipodermis	Fibras/floema 1° de los haces corticales
<i>A. baxaniensis</i>	presentes	ausentes	presentes
<i>A. chiapensis</i>	presentes	presentes	ausentes
<i>A. horridus</i>	presentes	ausentes	presentes
<i>A. occidentalis</i>	presentes	ausentes	presentes
<i>A. subinermis</i>	presentes	ausentes	presentes
<i>A. tetragonus</i>	presentes	ausentes	presentes

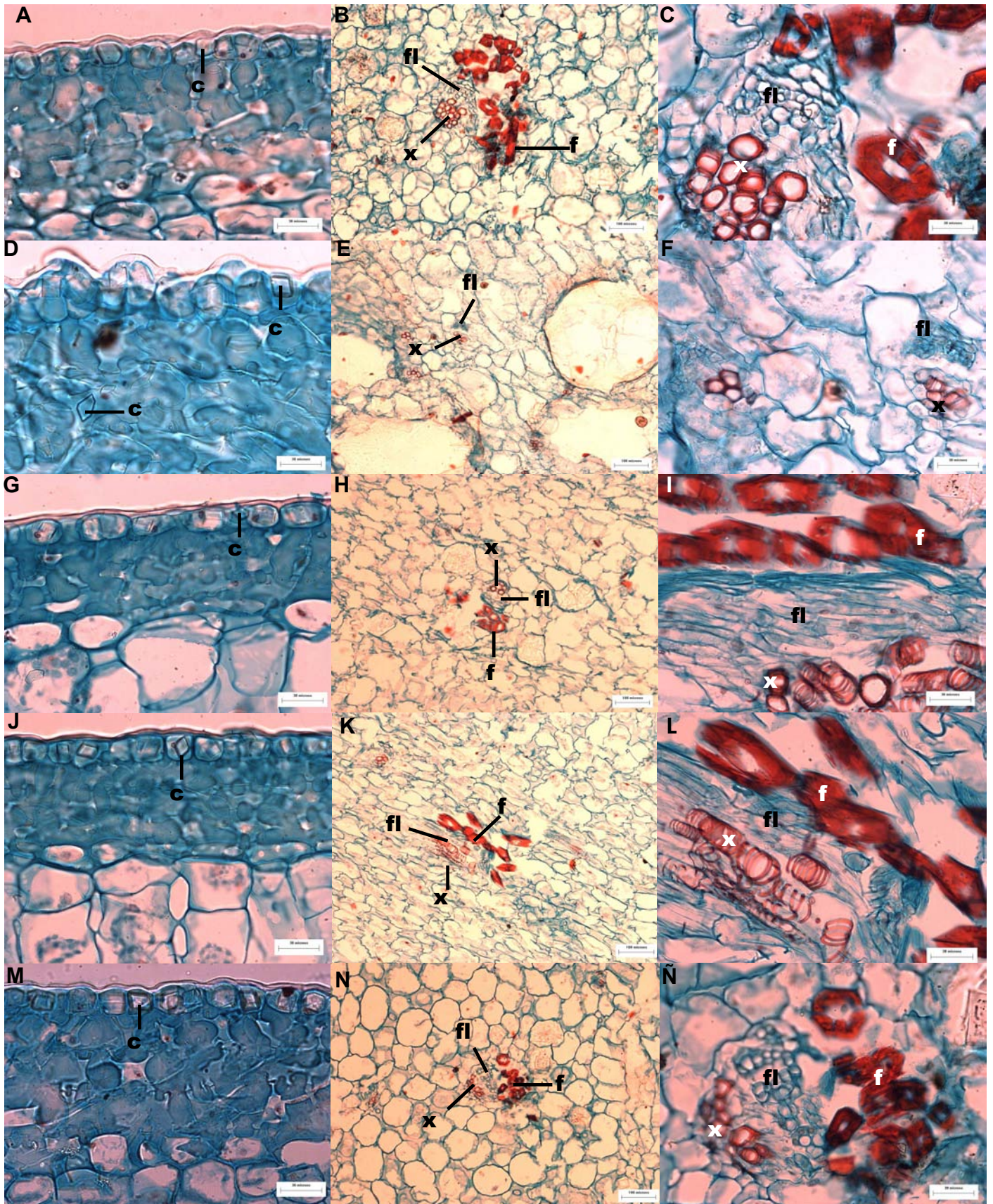


Figura 20. Caracteres comparativos anatómicos entre las diferentes especies de *Acanthocereus*. De izquierda a derecha: Epidermis e hipodermis (c = cristales); cortex con células de parénquima y haces corticales; acercamiento de los haces corticales (x = xilema, fl = floema; f = fibras). Muestras representativas: A-C. *A. baxaniensis* (Gómez-Hinostrosa 2230); D-F. *A. chiapensis* (Gómez-Hinostrosa 2100); G-I. *A. horridus* (Gómez-Hinostrosa 2249); J-L. *A. subinermis* (Gómez-Hinostrosa 2036); M-Ñ. *A. tetragonus* (Gómez-Hinostrosa 2109). Escala: A, D, G, J, M = 30 μ m; B, E, H, K, N = 100 μ m; C, F, I, L, Ñ = 30 μ m.

Fenología.

La floración en la mayoría de las especies de *Acanthocereus* (excepto *A. chiapensis*) ocurre generalmente desde el mes de mayo hasta octubre. En cuanto a la fructificación, se tienen registros que van desde junio a octubre. La floración para *A. chiapensis* ocurre en marzo y abril, y la fructificación entre mayo y julio. Las flores de casi todas las especies presentan un aroma dulce y agradable. Sólo *A. chiapensis* presenta un aroma muy fuerte (parecido al “pápalo-quelite”) y no tan agradable al olfato.

DISCUSIÓN

Resulta evidente que los caracteres taxonómicos propuestos por Britton y Rose para reconocer a las diferentes especies de *Acanthocereus*, muestran una continuidad morfológica en el número de costillas, el ancho del tallo, el número de espinas por areola en el tallo, la longitud de la espina más larga y la longitud de la flor. Además, algunos de los caracteres tales como el grosor de las espinas o el de las costillas, así como la intensidad en el crenado del tallo, son completamente subjetivos y se encuentran sujetos al criterio personal. Este solapamiento y la subjetividad de los caracteres han provocado en el pasado una gran confusión e incertidumbre en cuanto al número de especies que debían ser reconocidas y, por lo tanto, problemas al momento de determinar material de herbario de *Acanthocereus* a nivel específico. Ejemplos de lo anterior, se pueden observar en ejemplares de herbario que han sido determinados como *A. subinermis* sólo por presentar espinas pequeñas de menos de 1 cm de longitud, siendo que es posible encontrar ejemplares con ese tamaño de espinas en casi todas las especies que han sido reconocidas. Asimismo ejemplares que fueron colectados en la costa del Pacífico (entre Sinaloa y Guerrero), han sido determinados de manera arbitraria como *A. occidentalis*, sin tomar en cuenta que su distribución se continúa hasta Centroamérica y Norte de Sudamérica, en donde la especie es reconocida como *A. tetragonus*. Otro ejemplo en donde se expone la subjetividad de los caracteres empleados por Britton y Rose y Bravo es el caso de *A. horridus*, al cual se le ha intentado identificar por presentar tallos anchos, fuertemente crenados y espinas robustas, sin definir con claridad el significado de los dos últimos términos.

Los caracteres que no fueron bien definidos u otros que no fueron considerados por Britton y Rose (1920) y Bravo (1978), tales como el diámetro en la base de la espina más ancha (anteriormente considerado como grosor de la espina), el hábito, el tipo de raíz, la presencia de tallos dimórficos, la distancia entre las areolas del tallo, la distancia entre las areolas del pericarpelo, el número de espinas por areola en el pericarpelo y el tubo receptacular, el número de lóbulos en el estigma, la longitud y ancho del fruto, la distancia entre las areolas del fruto, el número de espinas por areola en el fruto, el ancho de las espinas del fruto en la base, la ausencia de intersticios del relieve en la superficie de la semilla, la presencia de fibras sobre el floema primario de los haces corticales, la presencia de cristales en la epidermis y la ausencia de cristales en la hipodermis, son comunes a casi todas las especies, o sobrelapan sus medidas, mostrando una continuidad morfológica entre éstas. Así también, en este estudio quedó demostrado que esta continuidad morfológica puede estar relacionada con las diferentes condiciones ambientales en las que se desarrollan las plantas (plasticidad fenotípica), como sucede con el ancho de los tallos y la longitud de las espinas. En consecuencia, es muy factible observar que las diferentes poblaciones de *Acanthocereus*, a través de su amplia área de distribución, presentan diferencias en cuanto a patrones de tamaño de espinas, diámetro, número de espinas, espacios interareolares cóncavos, rectos o convexos, pero estos caracteres, como ya se vio, no son lo suficientemente sólidos para apoyar el reconocimiento de 6 ó 7 especies dentro del género.

La única excepción contundente al patrón descrito en los párrafos anteriores es *A. chiapensis*. Esta especie tiene caracteres cuantitativos que no se sobrelapan con el continuo morfológico observado en las demás especies de *Acanthocereus*, tales como el mayor número de costillas, el tamaño pequeño de sus flores, el número de espinas por

areola en el pericarpelo y el tubo receptacular, la longitud del fruto y el número de espinas por areola en el fruto. Además, *A. chiapensis* presenta características intrínsecas que la diferencian del resto de las especies, tales como la raíz tuberosa, el color verde grisáceo del tallo, la presencia de intersticios en el relieve de la superficie de la semilla, la ausencia de fibras sobre el floema primario de los haces corticales y la presencia de cristales en la hipodermis.

Lo anterior nos lleva a distinguir únicamente dos diferentes entidades dentro de lo que ha sido denominado como *Acanthocereus*, la primera (*A. tetragonus*) es extremadamente variable, y la segunda (*A. chiapensis*) presenta características muy diferentes a la primera. Como veremos en el capítulo 3, *A. chiapensis* presenta caracteres que la circunscriben mejor en *Peniocereus* (Gómez-Hinostrosa y Hernández, 2005).

El reconocimiento de *Acanthocereus* como género monotípico se sostiene debido a la continuidad morfológica presente en los caracteres que comúnmente se han utilizado para reconocimiento a nivel específico y, por otro lado, a la carencia de un mayor número de caracteres morfológicos cualitativos, que definan a más de una especie. Siendo que el nombre más antiguo es *A. tetragonus* (L.) Hummelinck, éste debe ser considerado como el nombre correcto para la única especie de *Acanthocereus*.



A new combination in *Peniocereus* (Cactaceae)

Una nueva combinación en *Peniocereus* (Cactaceae)

Carlos Gómez-Hinostrosa* and Héctor M. Hernández

Departamento de Botánica, Instituto de Biología, UNAM, Apartado postal 70-233, 04510 México, D. F., México.

*Correspondent: cgh@ibiologia.unam.mx

Abstract. *Acanthocereus chiapensis* Bravo was described from plants collected in Chiapas, Mexico in March 1967. Field observations as well as detailed morphological and anatomical studies revealed that this entity rather belongs to genus *Peniocereus*. This taxonomic opinion was supported by the presence in this plant of tuberous roots; relatively thin stems; relatively small flowers and fruits, with numerous, weak spines; absence of primary phloem fiber caps on cortical bundles; and presence of minute, inter-cellular interstices in the seeds. Consequently, the following new combination is made herein: *P. chiapensis* (Bravo) C. Gómez-Hinostrosa and H. M. Hernández.

Key words: Cactaceae, *Peniocereus chiapensis*, *Acanthocereus chiapensis*, *A. griseus*, Mexico, Chiapas, Guatemala.

Resumen. *Acanthocereus chiapensis* Bravo fue descrita con base en plantas recolectadas en Chiapas, México en Marzo de 1967. Observaciones en el campo así como estudios morfológicos y anatómicos detallados, revelaron que esta entidad pertenece más bien al género *Peniocereus*. Esta opinión taxonómica está apoyada por la presencia en esta planta de raíces tuberosas; tallos relativamente angostos; flores y frutos relativamente pequeños, con numerosas espinas frágiles; ausencia de fibras sobre el floema primario de los haces corticales; y presencia de intersticios inter-celulares en las semillas. En consecuencia se hace la siguiente combinación nueva: *P. chiapensis* (Bravo) C. Gómez-Hinostrosa and H. M. Hernández.

Palabras clave: Cactaceae, *Peniocereus chiapensis*, *Acanthocereus chiapensis*, *A. griseus*, México, Chiapas, Guatemala.

Introduction

As part of an ongoing revision of genus *Acanthocereus* (Cactaceae, Cactoideae, Pachycereeae) being carried out by the first author (Gómez-Hinostrosa, unpubl.), a detailed study of several morphological and anatomical characters of the species described in the genus was conducted. As a result of this, we reached the conclusion that two poorly known species (*A. griseus* Backeberg and *A. chiapensis* Bravo) are synonyms, and that rather belong to the closely related genus *Peniocereus*. Due to the fact that the earlier name, *A. griseus*, was invalidly described, *A. chiapensis* is transferred here to *Peniocereus*.

Taxonomic history of *Acanthocereus griseus* and *A. chiapensis*

Acanthocereus griseus was originally described by Backeberg (1965) based upon a live specimen cultivated at Jardin Botanique Les Cèdres, Saint-Jean Cap Ferrat, France, and originally collected in Chiapas, Mexico by Thomas B. MacDougall (collection number A-201). The species was later recognized by Backeberg (1966, 1977) in the German

and English editions of his "Cactus Lexicon". However, the description was found to be invalid due to the fact that no herbarium specimen was preserved (Eggle, 1985). The name is invalid under the current ICBN Art. 32.1, 37.1. (Greuter et al., 2000). However, we found out that the original plant collected by MacDougall still is alive at Les Cèdres (Marc Teissier, pers. comm.), which enabled us to verify the identity of this plant.

Fortunately, much of MacDougall's field notes have been preserved (MacDougall, 1973; Root, 1975; Stix, 1975), which enabled us to localize the site where his collection number A-201 was made: Hacienda Monserrate, Chiapas. Coincidentally, it is well known that this same hacienda was used in the 1920's by Karl A. Purpus as his headquarters during his botanical explorations to Chiapas and Oaxaca (Sousa, 1969). MacDougall (1973) mentioned that on March 3, 1951, while exploring in the vicinity of Hacienda Monserrate "Beds of dwarf, upright *Acanthocereus* (A. 201)" were recorded in flower.

It is important to mention that, before discovering this new taxon in Hacienda Monserrate in western Chiapas, MacDougall recorded in a different locality what we currently consider to be the same species. As a matter of fact, in his field notes of February 9th, 1950 and February 6th, 1951, MacDougall (1973) mentioned the existence of "The

dwarf *Cereanae*” in the vicinity of Soyaló, in north-central Chiapas. Subsequently, between 1961-1963 MacDougall returned in several occasions to Soyaló, where he collected the plant under his collection number A-302. On April 26th, 1964, MacDougall visited once again the Soyaló area, but this time with two Mexican botanists, Dr. Helia Bravo and Prof. Eizi Matuda.

Shortly after returning from her fieldtrip to Chiapas, on 10th June, 1964, Helia Bravo informed MacDougall that the “dwarf *Cereus* from Soyaló” is a new species of *Acanthocereus* (MacDougall, 1973), which she described as *A. chiapensis* in 1972. Without mentioning any specific collector or collection number, Bravo only cited in the protologue a specimen collected in “Estado de Chiapas. Localidad Tipo: Entre Soyaló y Bochil, en pedregales calizos, en selva baja caducifolia. (MEXU)”. A search at the National Herbarium of Mexico (MEXU) revealed a specimen collected by H. Bravo (no. 5584) (MEXU 118868) containing exactly the same data as in the original publication. An annotation label added to the specimen, presumably by Bravo herself, indicates that it was considered as the “holotype”. Thus, in accordance with ICBN Art. 9.1 (Greuter et al., 2000), there is no doubt that this specimen represents the holotype of *A. chiapensis*.

We recently visited Hacienda Monserrate, where we were successful in finding, along a seasonal stream, a population of *A. griseus* (C. Gómez-Hinostrosa and H. M. Hernández 2317a). The morphological characteristics of this plant coincide accurately with those of Backeberg’s original description. In the same way, we found the plants from the vicinity of Soyaló (C. Gómez-Hinostrosa and H. M. Hernández 2325), which Bravo named *A. chiapensis*. After making careful observations, we concluded that without doubt the populations from Hacienda Monserrate and Soyaló are conspecific. The only apparent difference is that plants from the Soyaló population have stems with a higher number of ribs (5-7), as compared from those of Hacienda Monserrate, which usually have 4 to 5 ribs. We consider that, due to the fact that plants from the two localities resemble in virtually all of their vegetative (stem and spination) and reproductive (flower and fruit) features (Fig. 1 A-F), the continuous variation in rib number is insufficient to maintain the two populations as separate taxonomic entities. Consequently, we consider *A. griseus* as conspecific with and synonymous of *A. chiapensis*.

Peniocereus or *Acanthocereus*?

Peniocereus was originally described by Britton and Rose in 1909, on the basis of a subgenus of *Cereus* proposed by A. Berger (1905). As currently understood, this genus comprises about 18 species, most of which are distributed along the Pacific slope of Mexico, from Baja California Sur and Sonora to Chiapas. Only two species are found outside Mexico: *P. greggii* (Engelmann) Britton and Rose is distributed in parts of the Chihuahuan and Sonoran desert regions in Mexico, including parts of Texas, New Mexico,

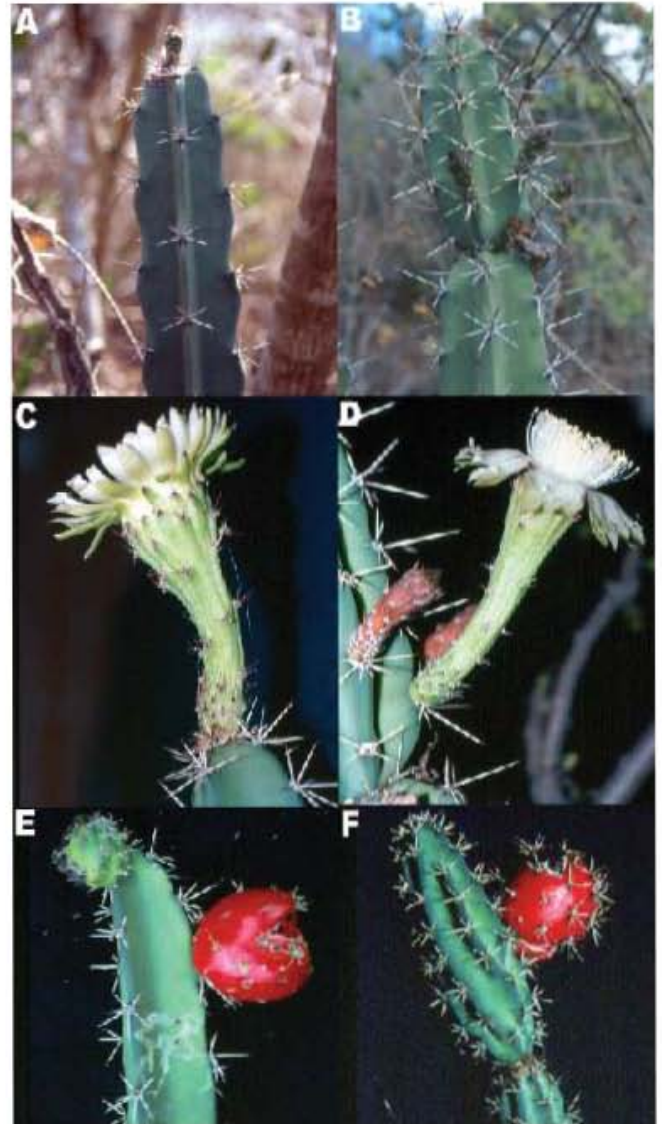


Figure 1. Comparison between *Acanthocereus griseus* and *A. chiapensis*. A, C. *A. griseus* from the type locality at Hacienda Monserrate (Gómez-Hinostrosa and Hernández 2317a). B, D, F. *A. chiapensis* from the type locality at Soyaló (B, D: Gómez-Hinostrosa and Hernández 2325, F: Gómez-Hinostrosa et al. 2100). E. *Acanthocereus griseus* from Motozintla (Gómez-Hinostrosa et al. 2188).

and Arizona, whereas *P. hirschtianus* (K. Schumann) D. R. Hunt extends its distribution range from Guatemala to Costa Rica (Bravo, 1978; Anderson, 2001). Most of the species grow in tropical dry and tropical semi-deciduous forests (*sensu* Rzedowski, 1978), although *P. greggii* and *P. johnstonii* Britton and Rose are found in xerophytic vegetation types.

The close taxonomic affinities of *Peniocereus* to *Acanthocereus* have been suggested by several authors (Sánchez-Mejorada, 1974; Hunt, 1998, 2000). Most members of the two genera are shrubby, with dimorphic

stems (excl. *Peniocereus* subgen. *Peniocereus*), and have infundibuliform, nocturnal flowers and large, black seeds, with hexagonal cellular ornamentation. Table 1 summarizes the morphological and anatomical characters distinguishing the two genera. *Acanthocereus* usually has fibrose roots, more robust stems, larger and wider infundibuliform flowers, with the pericarpel and the receptacular tube with less spines per areole. By contrast, all *Peniocereus* species have tuberous roots, relatively thinner stems, and smaller flowers. In addition, the receptacular and fruit areoles bear more spines, which usually are weaker than in *Acanthocereus*, and in some instances [e.g., *P. greggii*, *P. marianus* (Gentry) Sánchez-Mejorada and *P. viperinus* (F. A. C. Weber) Kreuzinger] these are setose. Regarding the roots of *Acanthocereus*, it is important to mention that, although in most cases these are clearly fibrose, we have observed in some populations, plants of *A. tetragonus* with tuberous roots.

It is important to mention that Hunt (1998) recently noticed that *A. chiapensis* has a higher number of ribs (7) and smaller flowers (up to 11 cm long) than the other species of *Acanthocereus*, and suggested that the species might belong to *Peniocereus* (see also Hunt, 2000). In fact, in the Cactaceae Checklist (Hunt, 1999) he maintained this taxonomic opinion provisionally considering *A. chiapensis* as *Peniocereus* sp. Anderson (2001), on his part, did not mention this entity, perhaps as a consequence of being poorly known and taxonomically ambiguous.

Recent anatomical studies (Mauseth et al., 1998; Terrazas and Mauseth, 2002; Gómez-Hinostrosa, unpubl.) have shed additional evidence on the differences of *Acanthocereus* and *Peniocereus* (Table 1). One anatomical character that has provided useful taxonomic information is the presence of primary phloem fiber caps on cortical bundles. These studies have pointed out that these fibers, which are rather uncommon in the subfamily Cactoideae, occur in *Acanthocereus* and are absent in *Peniocereus* (Table 2). The only exception to this pattern are *P. marnierianus* Backeberg [name not included in Hunt (1999) checklist] and *A. colombianus* Britton and Rose; however, these records have to be considered with caution as the examined material of these plants were of doubtful origin (Teresa Terrazas, pers. comm.). Our own anatomical observations have confirmed that these fibers are present in all of the *Acanthocereus* species provisionally accepted by Hunt [1999; *A. tetragonus* (L.) Hummelinck, *A. baxaniensis* (Karwinsky ex Pfeiffer) Borg, *A. subinermis* Britton and Rose, *A. occidentalis* Britton and Rose, and *A. horridus* Britton and Rose], with the exception of *A. chiapensis* (Fig. 2 A-B; Table 2).

There are several instances in which seed characters have proved to be taxonomically useful in the Cactaceae (Barthlott and Hunt, 2000). One of these characters corresponds to the inter-cellular interstices in the lateral face of the seed. These inter-cellular minute depressions have been recorded in several genera of Cactoideae, including some species of

Peniocereus, such as *P. hirschtianus*, *P. striatus* (Brandege) Buxbaum, *P. viperinus* (see Barthlott and Hunt, 2000), and in *A. chiapensis* (Fig. 2 D, F). However, according to our own unpublished observations, these are absent in the remaining species of *Acanthocereus* (Fig. 2 C, E), and in some additional *Peniocereus* species [e.g., *P. castellae* Sánchez-Mejorada, *P. oaxacensis* Britton and Rose) D.R. Hunt, *P. cuixmalensis* Sánchez-Mejorada, and *P. fosterianus* Cutak] (Gómez-Hinostrosa, unpubl.).

With all of the elements mentioned above, we concluded that this taxonomic entity belongs to *Peniocereus*, and propose the following new combination.

Peniocereus chiapensis (Bravo) C. Gómez-Hinostrosa and H. M. Hernández, comb. nov. Basionym: *Acanthocereus chiapensis* Bravo, Cact. Suc. Mex. 17: 117. 1972. TYPE: México, Chiapas: entre Soyaló y Bochil, 23 Mar. 1967, H. Bravo 5584 (Holotype, MEXU 118868). Figure 3. *Acanthocereus griseus* Backeberg, Cactus 85: 103-108. 1965. *nom. inval.* (ICBN art. 37.1).

Shrubs to 1.7-2 (-3.5) m high, usually branching from the base. Roots tuberous, relatively slender (ca. 2-4 cm diam.), from which numerous fibrose roots develop. Stems dimorphic, articulate, cylindric, erect to diffuse, sometimes recurvate, to 4 m long, up 11.5 cm diam. at the base, glaucous-green in field, light-green in dry specimens; young stems with 6-9 ribs, to 2.6 cm diam. in its widest part, 10-20 (-25) spines per areole; developed stems with (-3) 4-7 (-8) ribs, to 11.5 cm diam. in its widest part; ribs rounded, 1-2.5 cm high, 1-3 cm wide at the base (in cross section), rib margin straight, sometimes slightly concave or convex. Areoles of the developed stems hemispheric, 4-8 mm diam., 3-6 (-7) cm distant between them, with light-brown or beige wool; spines acicular, conspicuously bulbous at the base, of unequal length within one areole, radiating in various directions, not clearly differentiated into centrals and radials, extremely rigid and pungent, 1-3.5 cm long, 0.5-1.5 mm diam. at the base, 4-9 (-15) per areole, beige or gray, reddish-brown at the tips. Flowers hypocrateriform, (7.5-) 8-12 (-13.5) cm long at anthesis, the tube to 2.5-3 cm diam. in its apical extreme; pericarpel 1-1.5 cm diam., areoles 1-1.3 mm diam.; ovary ellipsoidal to slightly ovoid or obovoid, 10-18 mm long, 4.5-10 mm diam.; receptacular tube covered by imbricate podaries, light green to reddish, areoles with spines caducous, acicular, relatively flexible, not so pungent as the stem spines, 0.5-1.0 (-1.3) cm long, (5-) 6-12 (-14) per areole, reddish, sometimes turning beige in its middle part and reddish-brown at the tips; perianth external segments linear, truncately attenuate at the base, acuminate to acute, sometimes mucronate, margin entire, 1.8-3.8 cm long, 0.3-0.6 cm wide in their widest portion, succulent, becoming membranose inside wards, reddish-green to pink; internal segments linear, truncately attenuate at the base, acute to obtuse, mucronate, margin entire, 2-3.6 cm long, 0.4-0.6 cm

Table 1. Comparative morphological and anatomical characters of *Peniocereus*, *Acanthocereus*, and *A. chiapensis*. * Figures are mean \pm standard deviation ($n = 22$).

	<i>Peniocereus</i>	<i>A. chiapensis</i>	<i>Acanthocereus</i>
Plant's maximum height (m)	3	3.5	5
Main stem maximum diameter (cm)	6.5	11.5	20
Dimorphic stems	+ -	+	+
Rib number in adult plants*	8.1 (± 3.3)	5.7 (± 1.4)	3.4 (± 0.7)
Root type	tuberous	tuberous	mostly fibrose
Flower length (cm) *	11.2 (± 4.8)	10.4 (± 2)	20 (± 3.1)
Number of spines in tube areoles*	8.3 (± 3.5)	9 (± 2.8)	2 (± 1.7)
Length of mature fruit (cm) *	4.3 (± 1.7)	4.2 (± 0.6)	7 (± 1.6)
Number of spines per fruit areole*	10.5 (± 3.7)	9.3 (± 2.4)	4.7 (± 2.1)
Inter-cellular interstices	+ -	+	-
Primary phloem fiber caps on cortical bundles	-	-	+

Table 2. Presence (+) or absence (-) of fibers in *Peniocereus* and *Acanthocereus*. * The examined material of these plants was of doubtful origin.

Species	Fibers	References
<i>P. cuixmalensis</i>	-	Mauseth et al., 1998
<i>P. greggii</i>	-	Mauseth et al., 1998
<i>P. maculatus</i>	-	Mauseth et al., 1998
<i>P. marnierianus</i> (juvenile)	-	Mauseth et al., 1998
<i>P. marnierianus</i> (spiny)*	+	Mauseth et al., 1998
<i>P. guatemalensis</i> = <i>P. hirschtianus</i>	-	Mauseth et al., 1998
<i>P. oaxacensis</i>	-	Mauseth et al., 1998
<i>A. chiapensis</i>	-	This paper
<i>A. tetragonus</i>	+	Mauseth et al., 1998; Gómez-Hinostrosa, unpubl.
<i>A. horridus</i>	+	Mauseth et al., 1998; Gómez-Hinostrosa, unpubl.
<i>A. colombianus</i> *	-	Mauseth et al., 1998
<i>A. subinermis</i>	+	Gómez-Hinostrosa, unpubl.
<i>A. occidentalis</i>	+	Gómez-Hinostrosa, unpubl.
<i>A. baxaniensis</i>	+	Gómez-Hinostrosa, unpubl.

wide in their widest portion, membranose, yellow-green to white; stamens numerous, erect, slightly reclinate towards the pistil; filaments of unequal length, inserting along the apical half of the internal wall of the receptacular tube, the longer ones to 4.5 cm long, white; anthers oblong, basifixed, 1.6-2.5 mm long, pale-yellow; style tubular, 5-8 cm long, white; stigma with 10-12 radiate lobes, these 6-12 mm long, white-cream. Fruits almost spherical or obovoid, tuberculate, bright-red when mature, 3.5-5.5 cm long, 2.3-4 cm diam. when mature; areoles with spines caducous, acicular, relatively flexible, 0.5-1.2 (-1.5) cm long, (6-) 7-11 (-13) per

areole, brown at the base, beige at its middle part and light-brown at the tips; dehiscing through a longitudinal aperture, with red pulp. Seeds broadly oval, very large, 3.6 x 3.2 mm, glossy, black, periphery keeled, cells of periphery forming a crest; border expanded around hilum; cells gradually smaller towards hilum, isodiametric, anticlinal boundaries channeled, straight; interstices minutely pitted; sometimes cuticle fielded-striate only on periphery crested with large cells; relief convex; convexities low domed; hilum medium; oblique, impressed, micropyle conjunct, but separated by sclerified band, hilum-micropyle region oval.

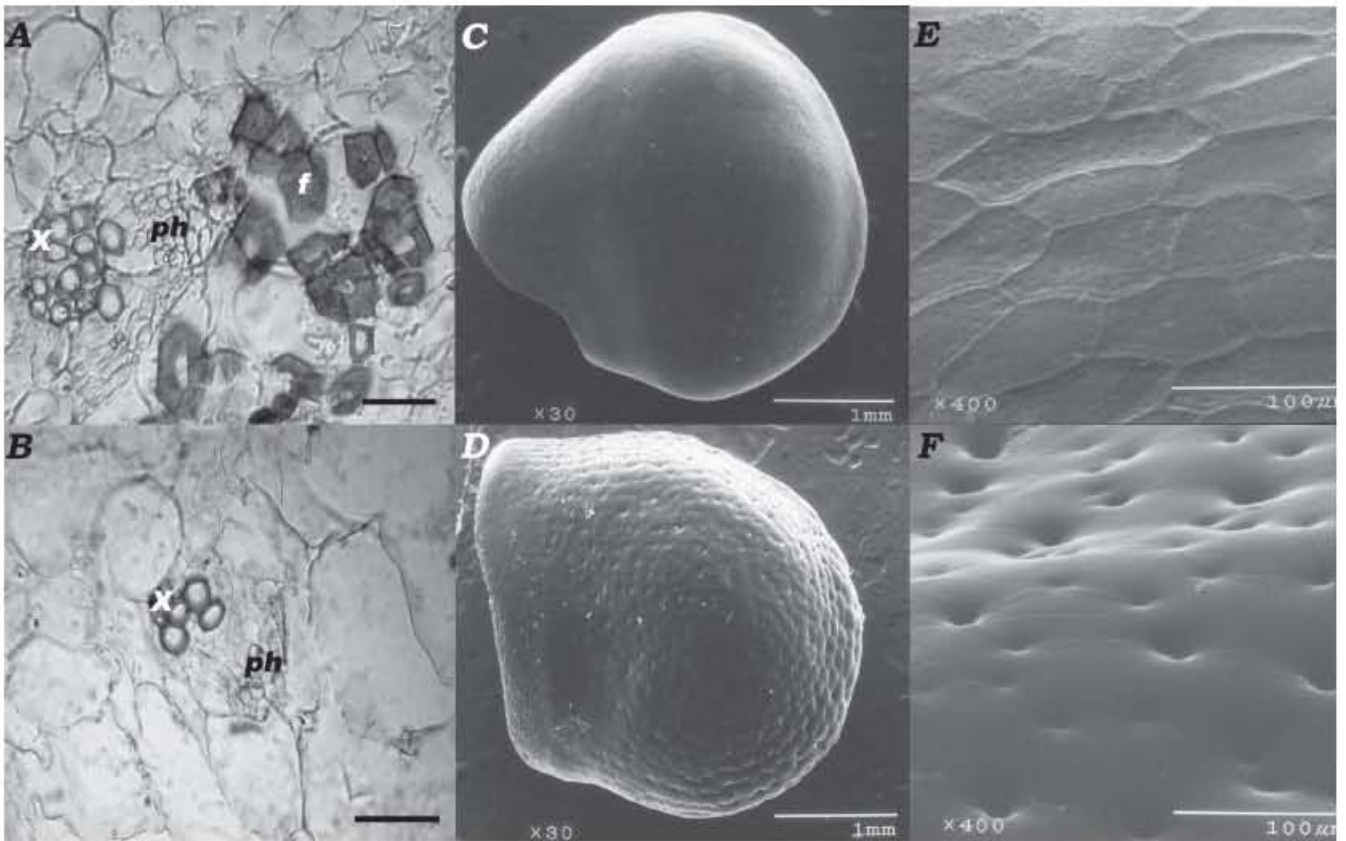


Figure 2. Comparative characteristics of *Acanthocereus tetragonus* and *A. chiapensis*. A, C, E. *A. tetragonus* (Gómez-Hinostrosa 2230). B, D, F. *A. chiapensis* (Gómez-Hinostrosa et al. 2100). f = fibers; ph = phloem; x = xylem. Scale bars: A, B = 50 µm.

Distribution and habitat. *Peniocereus chiapensis* appears to be endemic to the Central Depression of Chiapas, where known populations are aggregated in three areas located at the western, central, and southeastern portions of Chiapas, México and adjacent Guatemala (Fig. 4). It primarily occurs in tropical dry forests at altitudes ranging from 517 to 1320 m. Flowering occurs between March and April, and fruiting between May and July.

Specimens examined. MEXICO. CHIAPAS: Mpio. Amatenango, Amatenango de la Frontera; 17.7 km al NE de Motozintla, rumbo a San Cristóbal Las Casas, 15°26'8"N, 92°7'5"W, 872 m, 13 June 2002, C. Gómez-Hinostrosa et al. 2194 (MEXU); Mpio. Chiapa de Corzo, Chiapa de Corzo, Mar. 1957, E. Greenwood 3228 (MEXU); Puente Belisario Domínguez, 1964, H. Bravo 4984 (MEXU); Mpio. Cintalapa, Monserrate, C. A. Purpus 269? (US); Cintalapa, 1952, H. Bravo 879 (MEXU); Lázaro Cárdenas, 21 Mar. 1967, H. Bravo 5628 (MEXU); 2.6 km al NW de la Hacienda Monserrate, rumbo a Betel, Monserrate se localiza a 15 km al NW de Vista Hermosa, 16°36'57"N, 93°59'56"W, 805 m, 26 Mar. 2004, C. Gómez-Hinostrosa and H.M. Hernández 2317a (MEXU); specimen cult. at Jardin Botanique Les Cèdres, St. Jean Cap. Ferrat, France, 20 Sep. 2004, M.

Teissier s. n. (from the original collection made by T. MacDougall A-201 in Hacienda Monserrate, Chiapas) (MEXU, B); Mpio. Motozintla de Mendoza, 1 km al NE de Motozintla, rumbo a Mazapa, 15°22'29"N, 92°13'53"W, 1214 m, 12 June 2002, C. Gómez-Hinostrosa et al. 2188 (MEXU); Mpio. San Fernando, El Destiladero, a un lado de La Encañada; La Encañada se encuentra 13 km al NW de Tuxtla Gutiérrez por camino a San Fernando, 16°48'38"N, 93°11'18"W, 820 m, 28 July 2001, C. Gómez-Hinostrosa and A. Cervantes 2089 (MEXU); El Barrancón; a un lado de La Encañada, 16°47'22"N, 93°10'38"W, 615 m, 29 July 2001, C. Gómez-Hinostrosa 2091 (MEXU); La Encañada, 1 km adelante de La Virgen, rumbo a San Fernando, 16°48'11"N, 93°11'15"W, 813 m, 29 July 2001, C. Gómez-Hinostrosa 2096 (MEXU); La Encañada, 16°48'13"N, 93°11'17"W, 862 m, 14 June 2002, C. Gómez-Hinostrosa et al. 2195 (MEXU); 26 Mar. 2004, C. Gómez-Hinostrosa and H.M. Hernández 2323 (MEXU); Mpio. Soyaló, Soyaló, 23 Mar. 1967, H. Bravo 5578 (MEXU); H. Bravo 5637 (MEXU); H. Bravo 5639 (MEXU); 28 Mar. 1967, H. Bravo 5630 (MEXU); 4 km al N de Soyaló rumbo a Bochil, 16°54'24"N, 92°56'2"W, 1320 m, 30 July 2001, C. Gómez-Hinostrosa and T. González 2100 (MEXU); 3 km al N de Soyaló, rumbo a Bochil, 16°54'20"N, 92°56'15"W, 1300 m, 14 June 2002,

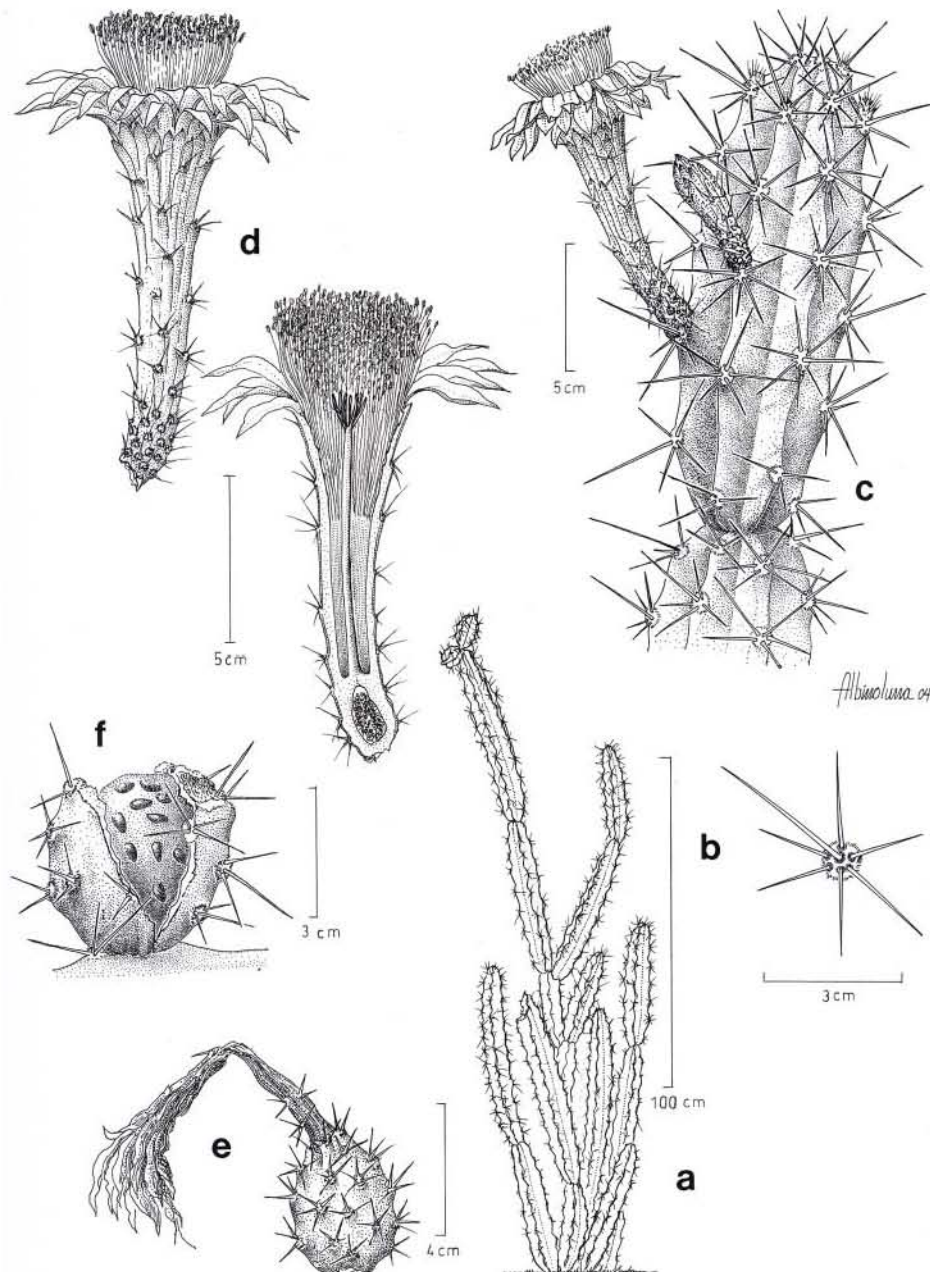


Figure 3. *Peniocereus chiapensis* (Bravo) C. Gómez-Hinostrosa and H. M. Hernández. –a. Habit. –b. Areole. –c. Stem with flower and bud. –d. Flower. –e. Immature fruit. –f. Mature fruit. a, Gómez-Hinostrosa 2091 (MEXU); b-e, Gómez-Hinostrosa and Hernández 2325; f, Gómez-Hinostrosa et al. 2100.

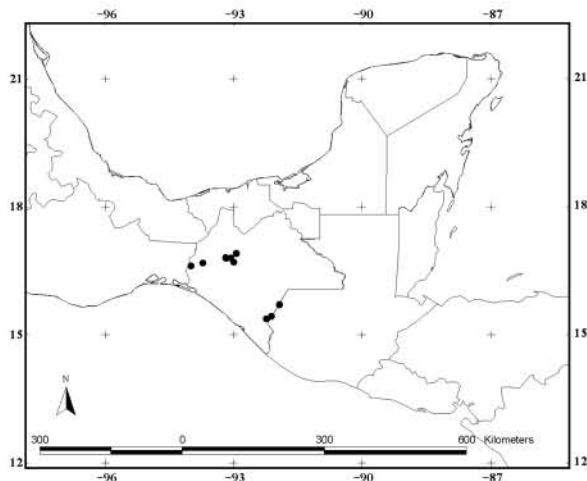


Figure 4. Geographical distribution of *Peniocereus chiapensis* (solid dots).

C. Gómez-Hinostrosa et al. 2201 (MEXU), 27 Mar. 2004, *C. Gómez-Hinostrosa and H. M. Hernández 2325* (MEXU); Mpio. Tuxtla Gutiérrez, Parque Nacional El Sumidero, entre kms. 8-19, 16°48' N, 93°04' W, 25 Aug. 1990, *H. M. Hernández and I. Méndez 1685* (MEXU). GUATEMALA. HUEHUETENANGO: Canyon tributary to Río Trapichillo, between Democracia and canyon of Chamushú, 1000 m, 24 Aug. 1942, *J. A. Steyermark 51231* (F); La Democracia, Aldea Guilá, 15°42'25" N, 91°55'21" W, 734 m, 15 Mar. 2001, *M. Véliz et al. 11214* (BIGUA, MEXU); Santa Ana Huista, cerca de río Selegua, 15°42'18"N, 91°55'21"W, 517 m, 4 June 2001, *M. Véliz and J. Véliz 11458* (BIGUA, MEXU).

Acknowledgments

We would like to thank Teresa González, Angélica Cervantes and Leonardo Alvarado for assisting us in the field, Albino Luna for the botanical illustration, Beat Leuenberger for reviewing the original manuscript, Teresa Terrazas for invaluable guidance in the anatomical studies, and Berenit Mendoza for the helpful assistance with the SEM photomicrographs. Leticia Torres and Linda Oestry provided us critical bibliographic material. We also thank Mr. Germán del Pino for allowing us to collect in Hacienda Monserrate, and Rusty Russell (US) and Mario Véliz (BIGUA) for making herbarium material available to us. Marc Teissier provided information on living collections of *Acanthocereus griseus* at Jardín Botanique Les Cèdres. This study was conducted under SEMARNAT collecting permit FLOR-0004 and FLOR-0094.

Literature Cited

Anderson, E. F. 2001. The Cactus Family. Timber Press, Portland, Oregon. 776 p.

- Berger, A. 1905. A systematic revision of the genus *Cereus*. Annual Report of the Missouri Botanical Garden 16:56-89.
- Backeberg, C. 1965. Sur *Acanthocereus* et *Peniocereus*. Cactus 85:103-108.
- Backeberg, C. 1966. Das Kakteenlexikon. G. Fischer, Stuttgart, Germany. 741 p.
- Backeberg, C. 1977. Cactus Lexicon. Blandford Press Ltd, England. 828 p.
- Barthlott, W. and D. Hunt. 2000. Seed-diversity in the Cactaceae subfamily Cactoideae. Remous Ltd. England. 173 p.
- Bravo, H. 1978. Las Cactáceas de México. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 743 p.
- Eggl, U. 1985. Backeberg's invalid cactus names. Bradleya 3:97-102.
- Greuter, W., J. McNeill, F. R. Barrie, H. M. Burdet, V. Demoulin, T. S. Filgueiras, D. H. Nicolson, P. C. Silva, P. Trehane, N. J. Turland and D. L. Hawksworth (eds.) 2000: International Code of Botanical Nomenclature (Saint Louis Code), adopted by the Sixteenth International Botanical Congress, St Louis, Missouri, July-August 1999. — Koeltz, Koenigstein/Taunus.
- Hunt, D. 1998. Further notes on *Acanthocereus* (Engelmann ex Berger) B. and R. Cactaceae Consensus Initiatives 5:15-17.
- Hunt, D. 2000. Notes on miscellaneous genera of Cactaceae subfam. Cactoideae. *Acanthocereus*. Cactaceae Systematics Initiatives 9:13-15.
- Hunt, D. 1999. CITES Cactaceae Checklist. Royal Botanic Gardens, Kew/ International Organization of Succulent Plant Study, England. 315 p.
- MacDougall, T. 1973. Plant exploration in the states of Oaxaca and Chiapas. The cactus and succulent field notes of Tom MacDougall, 1936 to 1971. Prepared for the Cact. Succ. J. (Los Angeles). 51 p.
- Mauseth, J. D., T. Terrazas and S. Loza-Cornejo. 1998. Anatomy of relictual members of subfamily Cactoideae, IOS 1a (Cactaceae). Bradleya 16:31-43.
- Root, N. J. 1975. The Thomas Baillie MacDougall collection in the American Museum of Natural History Library. Curator 18:276-280.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa, México. 432 p.
- Sánchez-Mejorada, H. 1974. El género *Peniocereus*, historia y revisión preliminar. Dirección de Agricultura y Ganadería, Gobierno del Estado de México, Toluca, México. 58 p.
- Sousa, M. 1969. Las Colecciones Botánicas de C. A. Purpus en México. Período 1898-1925. University of California Publications in Botany 51:1-36.
- Stix, J. 1975. Thomas Baillie MacDougall – naturalist and collector. Curator 18:270-276.
- Terrazas, T. and J. D. Mauseth. 2002. Shoot anatomy and morphology. In Cacti: Biology and uses, P. S. Nobel (ed.). University of California Press, Berkeley. p. 23-40.

CAPÍTULO 4. ACANTHOCEREUS Y SUS RELACIONES FILOGENÉTICAS

INTRODUCCIÓN

Acanthocereus presenta una complicada historia taxonómica y ha sido objeto de gran confusión e incertidumbre en cuanto a sus relaciones genéricas. Algunos autores como Buxbaum (1958) y Gibson y Nobel (1986) habían sugerido una estrecha relación con *Dendrocereus* (Cuadro 6), debido a las semejanzas morfológicas entre ambos géneros. Otros autores como Hunt y Taylor (1990), Barthlott y Hunt (1993) consideraron a *Dendrocereus* como un sinónimo de *Acanthocereus*. Hunt (1999), a pesar de sus dudas iniciales, termina por reconocer a *Dendrocereus*. Este último, ha sido motivo de gran controversia, puesto que algunos autores sostenían que el hábito arborescente de *Dendrocereus* no era suficiente como para mantenerlo separado de *Acanthocereus* (Hunt y Taylor, 1986, 1990; Hunt, 1991, 1998). Asimismo, Rodríguez-Fuentes *et al.* (1999) sugieren que, con base en diferencias macromorfológicas y observaciones de semillas al microscopio estereoscópico y electrónico de barrido, los géneros *Dendrocereus* y *Acanthocereus* deben permanecer separados en los sistemas de clasificación de la familia. Arias *et al.*, (2005) sugieren con base en evidencias moleculares que *Dendrocereus* es el grupo hermano de *Leptocereus* y se encuentran en un clado diferente y alejado de *Acanthocereus*.

Por otro lado, las dos especies pertenecientes al género *Pseudoacanthocereus* (*Ps. brasiliensis* y *Ps. sicariguensis*), fueron originalmente descritas como *Acanthocereus* (Britton y Rose, 1920; Croizat y Tamayo, 1950). Posteriormente, Ritter (1979) utilizó a *A. brasiliensis* para eregir a *Pseudoacanthocereus*. Hunt y Taylor (1990) y Barthlott y Hunt

(1993) consideran a *Monvillea* y *Pseudoacanthocereus*, sinónimos de *Acanthocereus*. Además, Hunt (1991) sugiere que la especie *A. albicaulis* se encuentra mejor ubicada dentro del género *Cereus* y que el status del género *Pseudoacanthocereus* (para *A. brasiliensis*) merece reexaminación. Basándose en información de frutos y semillas de *A. sicariguensis*, también sugiere que ésta tal vez sea la especie hermana de *A. brasiliensis*. Posteriormente, Hunt (1999) y Anderson (2001) reconocen con base en características de la morfología del fruto y las semillas, a *Acanthocereus* y a *Pseudoacanthocereus* como géneros independientes circumscribiendo a *A. brasiliensis* y *A. sicariguensis* dentro de este último (Cuadro 6). Arias *et al.* (2005) con base en evidencias moleculares sugieren también el reconocimiento de *Pseudoacanthocereus* como género independiente de *Acanthocereus*.

Sánchez-Mejorada (1974a), indicó que existía una estrecha relación filogenética entre las especies del género *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus* con los miembros de *Acanthocereus*, por presentar ambos, raíces más o menos tuberosas, tallos dimorfos, flores angostamente infundibuliformes, semillas negras, grandes y con ornamentación hexagonal. Asimismo, Taylor (Hunt y Taylor, 1986) sugiere que *Acanthocereus* tal vez estaría mejor situado dentro de *Peniocereus*, pero no mencionó evidencia alguna para dicha aseveración. En la segunda edición de su listado, Hunt (1999) considera como probables *Peniocereus* a *A. chiapensis* y *A. griseus*, siendo estos considerados como coespecíficos y transferidos a *Peniocereus* por Gómez-Hinostrosa y Hernández (2005). Asimismo, Arias *et al.* (2005) con base en evidencias moleculares confirman que *A. chiapensis* y *A. griseus* presentan secuencias genéticas casi idénticas y por lo tanto podrían ser consideradas como una sola especie.

Wallace (1995) y Cota y Wallace (1996), basados en análisis del ADN del cloroplasto basados en enzimas de restricción, sugieren que las tribus formadas por epífitas (Hylocereeae y Rhipsalideae) representadas por *Disocactus*, *Epiphyllum*, *Hylocereus* y *Rhipsalis*, o hemiepífitas como *Selenicereus*, parecen haber diversificado como linajes diferentes a la tribu Leptocereae (donde incluyen a *Leptocereus*, *Acanthocereus* y *Dendrocereus*) y a la mayoría de linajes de cactáceas columnares y de barril. Asimismo Wallace y Gibson (2002) basados en análisis de secuencias del intrón *rpl16*, sugieren que *Leptocereus* es género hermano de *Acanthocereus*, ubicando a ambos dentro de la tribu Leptocereae.

Por el contrario, Nyffeler (2002) realizó un análisis filogenético basado en secuencias de ADN de cloroplasto del intrón *trnK*, incluyendo el gen *matK* y también secuencias de *trnL-trnF*, incluyendo taxa de las tres subfamilias, pero en especial de la subfamilia Cactoideae. En este estudio, *Acanthocereus* queda anidado dentro de la tribu Hylocereeae junto con *Disocactus*, *Hylocereus* y *Selenicereus*, que se caracterizan por ser plantas escandentes o frecuentemente epífitas, con flores muy grandes y generalmente se distribuyen en bosques tropicales.

Arias *et al.* (2005) realizaron un análisis filogenético basado en secuencias de ADN del plástido *rp/16* y también secuencias de *trnL-F*, incluyendo taxa de 17 especies de *Peniocereus*, tres especies de *Acanthocereus* y géneros representantes de la tribu Pachycereeae e Hylocereeae, así como grupos externos de las tribus Calymmantheae, Notocactaeae y Trichocereaeae. En este estudio, *Peniocereus* resulta polifilético. Las especies de *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus* quedan anidadadas con las especies de *Acanthocereus* dentro de la tribu Hylocereeae, sugiriendo que éstas estarían

mejor clasificadas dentro de *Acanthocereus*, mientras que las especies de *Peniocereus* subg. *Peniocereus* forman un clado bien soportado dentro de la subtribu Pachycereinae.

Como se puede ver, la posición taxonómica así como las relaciones filogenéticas de *Acanthocereus* han sido muy inestables. Un análisis filogenético con datos morfológicos ubicaría la posición de *Acanthocereus* con respecto a los grupos potencialmente relacionados que han sido sugeridos previamente por otros autores (principalmente *Peniocereus*, *Dendrocereus* y *Pseudoacanthocereus*), y en especial con los resultados moleculares obtenidos por Arias *et al.* (2005). Además con este análisis se podría corroborar, con datos morfológicos, si fue correcta la transferencia de *A. chiapensis* al género *Peniocereus*.

Cuadro 6. Ubicación taxonómica de *Acanthocereus* de acuerdo a cuatro autores.

Britton y Rose (1920)	Buxbaum (1958)	Barthlott y Hunt (1993)	Anderson (2001)
<p>Tribu Cereeae:</p> <p>Subtribu Cereanae: <i>Cereus, Monvillea, Cephalocereus, Esposota, Browningia, Stetsonia, Escontria, Corryocactus, Pachycereus, Leptocereus, Eulychnia, Lemaireocereus, Erdisia, Bergerocactus, Leocereus, Wilcoxia, Peniocereus, Dendrocereus, Machaerocereus, Nyctocereus, Brachycereus, Acanthocereus, Heliocereus, Trichocereus, Jasminoceresu, Harrisia, Borzicactus, Carnegiea, Binghamia, Rathbunia, Arrojadoa, Oreocereus, Facheiroa, Cleistocactus, Zehntnerella, Lophocereus, Myrtillocactus, Neoraimondia</i></p> <p>Subtribu Hylocereanae: <i>Hylocereus, Wilmattea, Selenicereus, Mediocactus, Deamia, Weberocereus, Werckleocereus, Aporocactus, Strophocactus</i></p> <p>Subtribu Echinocereanae: <i>Echinocereus, Austrocactus, Rebutia, Chamaecereus, Lobivia, Echinopsis</i></p>	<p>Tribu Cereeae: <i>Arrojadoa, Austrocephalocereus, Brasilicereus, Browningia, Cereus, Jasminocereus, Lophocereus, Myrtillocactus, Stephanocereus, Stetsonia, Subpilocereus</i></p> <p>Tribu Echinocereae: <i>Bergerocactus, Echinocereus, Machaerocereus, Rathbunia, Wilcoxia</i></p> <p>Tribu Hylocereae: <i>Acanthocereus, Aporocactus, Brachycereus, Dendrocereus, Disocactus, Epiphyllum, Harrisia, Heliocereus, Hylocereus, Nopalxochia, Nyctocereus, Peniocereus, Pfeiffera, Pseudorhipsalis, Rhipsalis, Schlumbergera, Selenicereus, Weberocereus</i></p> <p>Tribu Leptocereae: <i>Armatocereus, Corryocactus, Erdisia, Eulychnia, Facheiroa, Leocereus, Leptocereus, Neoabbotia, Neoraimondia, Samaipaticereus, Zehntnerella</i></p> <p>Tribu Pachycereae: <i>Anisocereus, Carnegiea, Cephalocereus, Escontria, Haseltonia, Isolatocereus, Lemaiocereus, Marginatocereus, Mitrocereus, Neobuxbaumia, Pachycereus, Pilosocereus, Polaskia, Ritterocereus, Stenocereus</i></p>	<p>Tribu Cereeae: <i>Arrojadoa, Brasilicereus, Cereus, Cipocereus, Coleocephalocereus, Melocactus, Micranthocereus, Pilosocereus, Stephanocereus</i></p> <p>Tribu Echinocereae: <i>Acanthocereus, Echinocereus, Harrisia, Leptocereus, Peniocereus</i></p> <p>Tribu Hylocereae: <i>Disocactus, Epiphyllum, Hylocereus, Pseudorhipsalis, Selenicereus, Weberocereus</i></p> <p>Tribu Pachycereae: <i>Bergerocactus, Carnegiea, Cephalocereus, Escontria, Myrtillocactus, Neobuxbaumia, Pachycereus, Polaskia, Stenocereus</i></p>	<p>Tribu Cereeae: <i>Arrojadoa, Austrocephalocereus, Brasilicereus, Cereus, Cipocereus, Coleocephalocereus, Melocactus, Micranthocereus, Pilosocereus, Praecereus, Stephanocereus, Uebelmannia</i></p> <p>Tribu Hylocereae: <i>Disocactus, Epiphyllum, Hylocereus, Pseudorhipsalis, Selenicereus, Weberocereus</i></p> <p>Tribu Pachycereae: <i>Acanthocereus, Bergerocactus, Carnegiea, Cephalocereus, Corryocactus, Dendrocereus, Echinocereus, Escontria, Isolatocereus, Leptocereus, Myrtillocactus, Neobuxbaumia, Pachycereus, Peniocereus, Polaskia, Pseudoacanthocereus, Stenocereus</i></p>

MÉTODO

Muestreo de terminales.

El muestreo fue diseñado para establecer las relaciones de *Acanthocereus* con los grupos que se han considerado como más estrechamente relacionados (principalmente *Peniocereus*, *Dendrocereus* y *Pseudoacanthocereus*). Con base en lo anterior, la selección de los terminales consideradas en este estudio se realizó a partir de una recopilación bibliográfica de propuestas taxonómicas [(Berger, 1905, 1929; Britton y Rose, 1909, 1920, 1923; Croizat y Tamayo, 1950; Buxbaum, 1958; Dugand, 1966; Sánchez-Mejorada, 1974a, 1974b; Backeberg, 1977; Bravo, 1978; Gibson y Nobel, 1986; Hunt y Taylor, 1986, 1990; Barthlott y Hunt, 1993; Hunt, 1991, 1992, 1998, 1999; Rodríguez-Fuentes *et al.*, 1999; Anderson, 2001; Taylor y Zappi, 2004; Gómez-Hinostrosa y Hernández, 2005; Gómez-Hinostrosa, sin publicar (ver capítulo 2 y 3 de este estudio)] y filogenéticas (Wallace, 1995; Cota y Wallace, 1996; Wallace y Gibson, 2002; Nyffeler, 2002; Arias *et al.*, 2005) con respecto a *Acanthocereus* y géneros afines.

Varias de las especies seleccionadas han formado parte de *Acanthocereus* en algún momento de su historia taxonómica. Asimismo, también se seleccionaron especies que pertenecen a géneros que se consideran estrechamente vinculados a *Acanthocereus* o que han formado parte de su misma tribu. El grupo externo funcional es una especie del género *Cereus* (tribu Cereeae). El uso de una especie como grupo externo funcional se justifica dado que el objetivo principal de este capítulo es evaluar la posición filogenética de *Acanthocereus* con base en datos morfológicos, con los grupos potencialmente relacionados que han sido sugeridos previamente por otros autores. El total de taxones

seleccionados para este análisis es de 7 géneros y 15 especies (Cuadro 7). Los criterios para seleccionar los terminales incluidos en este análisis se describen a continuación.

El muestreo incluye a la única especie reconocida de *Acanthocereus* en este estudio (ver capítulo 2). Además, se incluyeron dos especies de *Dendrocereus*, que como anteriormente se mencionó, fue considerado sinónimo de *Acanthocereus* (Barthlott y Hunt, 1993) y más recientemente reconocido como un género independiente (Hunt, 1999; Rodríguez-Fuentes *et al.*, 1999; Anderson, 2001) y ubicado en la tribu Leptocereae (Arias *et al.*, 2005), a diferencia de *Acanthocereus*, este último ubicado en Hylocereeae (Nyffeler, 2002; Arias *et al.*, 2005). Una especie del género *Pachycereus* y una de *Selenicereus* también se incluyeron tomando en cuenta que la primera forma parte de la tribu Pachycereeae, donde Anderson (2001) ubica a *Acanthocereus*. En cuanto a *Selenicereus*, se ha sugerido una plausible afinidad con *Acanthocereus* (Hunt, 2000; Nyffeler, 2002; Arias *et al.*, 2005). También se incluyeron siete especies de *Peniocereus*, dos de ellas pertenecientes al subgénero *Peniocereus* y cinco especies agrupadas dentro del subgénero *Pseudoacanthocereus* (incluyendo a *P. chiapensis*), este último subgénero estrechamente vinculado a *Acanthocereus* (Sánchez-Mejorada (1974a; 1974b; Hunt y Taylor, 1986; Arias *et al.*, 2005). Por otro lado, las dos especies pertenecientes al género *Pseudoacanthocereus* (no confundir con *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus*) fueron incluidas por ser originalmente descritas como *Acanthocereus* (Britton y Rose; 1920; Croizat y Tamayo; 1950) y posteriormente reconocidas como integrantes de un género independiente (Hunt, 1999; Anderson, 2001), el cual también recientemente, se ha sugerido forma parte de una tribu distinta a la de *Acanthocereus* (Arias *et al.*, 2005). El grupo externo funcional *Cereus albicaulis* aunque descrito originalmente dentro de *Acanthocereus* (Britton y Rose, 1920), fue seleccionado como raíz del árbol filogenético

considerando la propuesta hecha por Anderson (2001) y los análisis filogenéticos obtenidos por Nyffeler (2002), en donde se agrupa con otros miembros de la tribu Cereeae.

Los ejemplares que respaldan las observaciones de las especies incluidas en el análisis se enlistan en la sección de ejemplares examinados dentro del tratamiento taxonómico de *Acanthocereus*, y los demás terminales se enlistan en el apéndice 1.

Cuadro 7. Terminales seleccionados para el análisis filogenético, su sinonimia y su distribución.

TERMINAL	SINONIMIA	DISTRIBUCIÓN
<i>Acanthocereus tetragonus</i> (L.) Hummelinck. 1938.	<i>Cactus tetragonus</i> L. 1753. <i>Cereus tetragonus</i> (L.) Miller. 1768.	Desde el SE de E.U.A (Florida y Texas) y el N de México (Sonora y Tamaulipas) hasta Colombia y Venezuela.
<i>Peniocereus chiapensis</i> C. Gómez-Hin. y H.M. Hern. 2005.	<i>Acanthocereus griseus</i> Backeb. 1965. nom. inval. (ICBN art. 37.1) <i>Acanthocereus chiapensis</i> Bravo. 1972	México, endémica a la depresión central de Chiapas y también al O de Guatemala (Gómez-Hinostrosa y Hernández, 2005).
<i>Cereus albicaulis</i> (Britton y Rose) Lützelburg. 1923.	<i>Acanthocereus albicaulis</i> Britton y Rose. 1920. <i>Mirabella albicaulis</i> (Britton y Rose) F. Ritter. 1979. <i>Monvillea albicaulis</i> (Britton y Rose) R. Kiesling. 1994.	E de Brasil (Britton y Rose, 1919-23; Anderson, 2001).
<i>Dendrocereus nudiflorus</i> (Engelmann ex Sauvalle) Britton y Rose. 1920.	<i>Cereus nudiflorus</i> Engelmann ex Sauvalle. 1869. Considerado como sinónimo de <i>Acanthocereus</i> por Hunt y Taylor (1986,1990); Barthlott y Hunt (1993) y Hunt (1991, 1998).	Cuba (Gutiérrez, 1985; Rodríguez-Fuentes et al., 1999).
<i>Dendrocereus undulosus</i> (DC.) Britton y Rose. 1925.	<i>Cereus undulosus</i> DC. 1828. <i>Acanthocereus undulosus</i> Croizat. 1943. Considerado como sinónimo de <i>Acanthocereus</i> por Hunt y Taylor (1986,1990); Barthlott y Hunt (1993) y Hunt (1991, 1998).	Haití y República Dominicana (Britton y Rose, 1925; Anderson, 2001; Fleming, 1984).
<i>Pachycereus hollianus</i> (F.A.C. Weber) Buxb. 1961.	<i>Cereus hollianus</i> F.A.C. Weber. 1896 <i>Lemaireocereus hollianus</i> (F.A.C. Weber) Britton y Rose. 1909.	México, Puebla, Valle de Tehuacán (Bravo, 1978; Arias et al., 1997).
<i>Peniocereus castellae</i> Sánchez-Mejorada. 1974.		México, Jalisco, Colima y Michoacán (Sánchez-Mejorada, 1974).
<i>Peniocereus cuixmalensis</i> Sánchez-Mejorada. 1973.		México, Colima, Jalisco y Michoacán (Sánchez-Mejorada, 1974).
<i>Peniocereus fosterianus</i> Cutak. 1946.		México, Guerrero, Oaxaca y Chiapas (Sánchez-Mejorada, 1974).
<i>Peniocereus greggii</i> (Engelmann) Britton y Rose. 1909.	<i>Cereus greggii</i> Engelmann. 1848.	N de México y S de E.U.A., (Sánchez-Mejorada, 1974).
<i>Peniocereus marianus</i> (Gentry) Sánchez-Mejorada. 1962.	<i>Wilcoxia mariana</i> Gentry. 1942.	México, Sonora y Sinaloa (Sánchez-Mejorada, 1974).
<i>Peniocereus oaxacensis</i> (Britton y Rose) Hunt. 1991.	<i>Nyctocereus oaxacensis</i> Britton y Rose. 1920.	México, Oaxaca, Istmo de Tehuantepec (Britton y Rose, 1920; Bravo, 1978).
<i>Pseudoacanthocereus brasiliensis</i> (Britton y Rose) F. Ritter. 1979.	<i>Acanthocereus brasiliensis</i> Britton y Rose. 1920. <i>Pseudoacanthocereus boreominarum</i> Rizzini y A. Mattos. 1986.	E de Brasil, Minas Gerais y Bahía (Hunt y Taylor, 1992; Taylor y Zappi, 2004).
<i>Pseudoacanthocereus sicariguensis</i> (Croizat y Tamayo) N.P. Taylor. 1992.	<i>Acanthocereus sicariguensis</i> Croizat y Tamayo. 1950.	Venezuela y Colombia (Croizat y Tamayo, 1950; Dugand, 1966).
<i>Selenicereus donkelarii</i> (Salm-Dyck) Britton y Rose ex H. Bailey. 1909.	<i>Cereus donkelarii</i> Salm-Dyck. 1845.	México, Campeche, Quintana Roo, Tabasco, Yucatán y Belice (Bravo, 1978; Bauer, 2003).

Muestreo y análisis de caracteres.

Las observaciones de ejemplares provenientes de diversos herbarios (Cuadro 3 y Apéndice 1) aportaron información sobre los caracteres vegetativos y reproductivos (tallos raíces, flores, frutos y semillas), así como de caracteres anatómicos del tallo, incluidos dentro del análisis. También el material obtenido de colectas personales en campo (ver Método, capítulo 2), de la colección de cactáceas en espíritu del Dr. Hernández (MEXU) y de la colección de cortes anatómicos de cactáceas de la Dra. Terrazas (MEXU), permitió la obtención y codificación de 28 caracteres y sus estados. El procedimiento para la observación de los caracteres morfológicos en la semilla, así como el de los cortes anatómicos del tallo, ya ha sido explicado anteriormente en el método del capítulo 2.

La obtención de caracteres a partir del material biológico revisado, fue complementada en ocasiones con una exhaustiva revisión de literatura taxonómica, que enriqueció la información morfológica. Las fuentes bibliográficas fueron citadas cuando la información de los estados de carácter fue obtenida de la literatura. Los estados de carácter aquí establecidos fueron definidos con base en los patrones morfológicos generales que presentan las especies revisadas.

Los caracteres continuos fueron analizados utilizando estadística descriptiva y gráficas a través del programa Statistica versión 6.0, para la elaboración de diagramas de caja. Éstos se construyeron utilizando el criterio de desviación y error estándar. Para la definición de estados de carácter y la codificación de los terminales se consideraron los valores dentro de las amplitudes dadas por las desviaciones estándar de los diagramas de caja. Las líneas se trazaron tratando de formar intervalos que agruparan la mayor cantidad de terminales, en la medida de lo posible evitando el solapamiento de los datos; los resultados permitieron establecer empíricamente los intervalos para los estados

de los siguientes caracteres: el número de costillas en los tallos adultos (carácter 4), la longitud de las flores (carácter 7), el número de espinas por areola en el tubo receptacular (carácter 9), el número de lóbulos estigmáticos (carácter 11), la longitud del fruto maduro (carácter 12) y el número de espinas por areola en el fruto maduro (carácter 14). En algunos taxa, el reducido número de ejemplares de herbario, así como la carencia de información para algunos caracteres, requirió exclusivamente el uso de datos puntuales provenientes de la literatura taxonómica. En algunas ocasiones estos datos fueron insuficientes para la construcción de diagramas de caja, pero aun así, permitieron ubicar dichos taxa dentro de cierto estado de carácter. Estos casos se pueden ubicar fácilmente en las gráficas de la discusión de cada estado de carácter.

Los caracteres fueron codificados como binarios y multiestado. Estos últimos se consideraron como no aditivos, debido a que no hay información previa sobre la evolución de estos caracteres que indique una mejor codificación como aditivos. Los estados de los caracteres desconocidos para los taxa se anotaron como (?), los multiestado o polimórficos como (A ó 2) y los inaplicables como un (-).

Parámetros del análisis filogenético.

Primeramente los datos fueron vertidos en una matriz de datos, mediante el programa WINCLADA (Nixon, 2002). Cada uno de los caracteres se consideró con el mismo peso y el análisis se realizó incluyendo sólo caracteres potencialmente informativos. El programa NONA (Goloboff, 1999) fue usado a través de Winclada para correr los análisis de máxima parsimonia. Un total de 10 000 secuencias de adición al azar fueron sometidas a TBR (mult* max*) reteniendo 50 árboles. Estas secuencias fueron conducidas en grupos de 1000, reteniendo 50 000 árboles en la memoria (diez

veces: $h/50 \mu * 1000$ h50000 max*). En los árboles recolectados de todos los análisis, se colapsaron las ramas con soporte ambiguo y se seleccionaron y eliminaron los árboles idénticos y los subóptimos.

Adicionalmente se realizó un análisis de remoción de caracteres (Davis, 1993) modificado, que se utilizó como una herramienta para ver la influencia de la remoción secuencial de cada uno de los caracteres en la topología del cladograma (Luna y Ochotorena, 2004). El uso de este análisis como una herramienta para evaluar el papel que juega cada carácter en la conformación de la topología del consenso, sirve al mismo tiempo como una forma de determinar la estabilidad de los clados. Este análisis se llevó a cabo en Winclada (Nixon, 2002) con TBR sobre 100 réplicas reteniendo 20 árboles y seguido por TBR múltiple, reteniendo 5000 árboles en la memoria, para cada resultante de la remoción de cada uno de los caracteres.

RESULTADOS

Caracteres y estados de carácter.

Se codificaron 28 caracteres potencialmente informativos a partir de las características morfológicas de tallos, raíces, flores, frutos y semillas, así como de caracteres anatómicos del tallo, y son discutidos a continuación.

0. Hábito. 0 = arbustivo, 1 = arbóreo, 2 = escandente. El hábito arbustivo, se define por presentar una ramificación basal, que no llega a alcanzar más de 5 m de alto, con o sin formación de peridermis (corteza). El estado de carácter arbustivo se presenta en los géneros *Acanthocereus*, *Peniocereus*, *Pseudoacanthocereus brasiliensis* (Britton y Rose, 1920; Croizat y Tamayo, 1950; Dugand, 1966) y *C. albicaulis* (Britton y Rose, 1920; Hunt y Taylor, 1992). Por el contrario, el hábito arbóreo, se define por presentar un eje principal o tronco bien definido de 20 a 100 cm de diámetro, con ramificación apical, alcanzando una altura de 5 a 10 m. *Pachycereus hollianus* (Arias *et al.*, 1997), *D. nudiflorus* (Britton y Rose, 1920; Rodríguez y Apezteguía, 1985; Gutiérrez, 1984; Rodríguez-Fuentes *et al.*, 1999) y *D. undulosus* (Britton y Rose, 1920; 1925; Anderson, 2001), presentan hábito arbóreo. Algunas veces se pueden observar plantas de *Acanthocereus* con una falsa apariencia arbórea, presentando un tallo principal cilíndrico o subcilíndrico con una peridermis muy gruesa (corteza), con un diámetro de hasta 20 cm de ancho y 80 cm de alto. Es importante aclarar que esta apariencia arbórea es provocada por el hombre y el ganado, ocurriendo por lo general en plantas adultas muy viejas, en donde los tallos tiernos de individuos cultivados o que se encuentran creciendo en potreros, son podados dejando solamente el tallo

principal más grueso y viejo, que con el tiempo aparenta un tronco y la planta asemeja presentar un hábito arbóreo. Por otro lado, el hábito hemiepífita se define por presentar tallos alargados, delgados, que se apoyan y crecen sobre otras plantas, con la formación de raíces adventicias que se dirigen hacia el suelo. La única especie que presenta hábito hemiepífita es *Selenicereus donkelarii*.

1. Raíces tuberosas. 0 = ausentes, 1 = presentes. Las raíces tuberosas se definen por ser raíces suculentas, napiformes, normalmente constituidas por un abundante parénquima de almacenamiento (Esau, 1976). Las especies del género *Peniocereus* se distinguen por presentar raíces tuberosas muy masivas y que pueden pesar más de 4 kgs. (Sánchez-Mejorada, 1974a; Gibson y Nobel, 1986). *Peniocereus castellae*, *Pe. cuixmalensis*, *Pe. fosterianus*, *Pe. greggii*, *Pe. marianus* y *Pe. oaxacensis* presentan raíz tuberosa (Sánchez-Mejorada, 1974a). Las raíces de *Cereus albicaulis*, *Pe. chiapensis* y *Ps. brasiliensis*, presentan una raíz tuberosa, pero claramente menos masiva. Se carece de información para *Ps. sicariguensis* con respecto a este estado de carácter. Como ya fue discutido anteriormente en el capítulo 2, *A. tetragonus* presenta generalmente raíces fibrosas, pero también puede llegar a presentar en ocasiones raíces tuberosas, por lo que este carácter fue manejado como polimórfico en este análisis. Los terminales de *Pachycereus*, *Dendrocereus* y *Selenicereus*, carecen de raíces tuberosas.

2. Raíces adventicias. 0 = ausentes, 1 = presentes. Las raíces adventicias son aquellas que no proceden de la radícula del embrión o de la raíz principal en que aquella se transforma (Font Quer, 1979). Existen entre 130 a 200 especies de cactáceas que presentan exclusivamente un sistema de raíces adventicias, siendo la mayor parte de estas epífitas (Gibson y Nobel, 1986; Wallace y Gibson, 2002). Como ya se mencionó

anteriormente en el capítulo que habla sobre morfología, *A. tetragonus* tiene la capacidad de desarrollar raíces adventicias, aunque sólo lo hace cuando sus tallos arqueados presentan contacto con el suelo. En el caso de *Selenicereus*, considerado por Wallace y Gibson (2002) como una hemiepífita, las raíces adventicias surgen en cualquier lugar del tallo, habiendo o no, contacto con el sustrato. Ninguna de los demás terminales presentan raíces adventicias.

- 3. Tallos dimórficos.** 0= ausentes, 1 = presentes. La existencia de diferencias morfológicas y anatómicas entre los tallos juveniles y los desarrollados es frecuente en algunos géneros de cactáceas. El número de costillas, la longitud de las espinas, el número de espinas por areola, así como la distancia entre areolas son características que pueden variar de manera evidente en los tallos de las plantas jóvenes y adultas. Por ejemplo, los terminales del género *Acanthocereus* presentan tallos juveniles con un mayor número de costillas (6-7), espinas pequeñas, areolas con espinas numerosas y una distancia corta entre las areolas, al contrario de los tallos adultos que tienen normalmente de 3-4 costillas y areolas con espinas grandes y/o gruesas menos numerosas (Sánchez-Mejorada, 1974a; Bravo, 1978). Según Dugand (1966), *Ps. sicariguensis* presenta tallos heteromórficos de 2-8 costillas. Sin embargo, el mismo Dugand menciona que los tallos inferiores presentan 4-5 costillas, de los cuales se generan otros que presentan 3-5 costillas y los subsiguientes tienen nuevamente de 3-5 costillas y finalmente los tallos terminales presentan sólo 2 costillas. También menciona que el tallo basal viejo es subleñoso y corto con 6-8 costillas. Estas observaciones permiten deducir que la heteromorfia que Dugand menciona, se presenta cuando los tallos son adultos, no así en el caso de *Peniocereus* y *Acanthocereus*, en donde existe un patrón muy marcado de

diferenciación entre juveniles y adultos. El escaso material de herbario de *Ps. sicariguensis* y también los escasos especímenes juveniles de esta especie (Trujillo y Ponce 19280) parecen confirmar las observaciones hechas por Dugand (1966), por lo que se decidió codificar a esta especie con ausencia de tallos dimórficos. De manera similar, *Ps. brasiliensis* presenta gran variación en el número de costillas (2-7) (Hunt y Taylor, 1992; Taylor y Zappi, 2004) y también carece de un patrón bien definido de diferencias morfológicas entre ejemplares jóvenes y adultos. Nuestras observaciones de ejemplares de herbario de *Ps. brasiliensis* indican que individuos juveniles presentan de 4-5 costillas (Harley et al. 25185), de manera similar a los ejemplares adultos, así como también un número similar de espinas entre sus areolas, por lo que esta especie junto con *C. albicaulis*, *Pa. hollianus*, *Pe. greggii*, *Pe. marianus*, *S. donkelarii* y *Pe. oaxacensis* fueron codificadas con ausencia de tallos dimórficos, aunque esta última (*Pe. oaxacensis*), en muy raras ocasiones se le encuentra con una estatura de hasta 1.7 m y con tallos terminales de cinco costillas, a diferencia de las 9-11 que normalmente presenta.

- 4. Número de costillas en tallos adultos.** 0 = 2 - 6, 1 = más de 7. Debido a la discontinuidad que se presenta entre los intervalos de variación, incluyendo la desviación estándar en la figura 21, se pueden distinguir dos grupos en cuanto al número de costillas en tallos adultos. Estos dos grupos definen los dos estados de carácter aquí propuestos: 2-6 y más de 7. *Pachycereus hollianus*, *Pe. oaxacensis* y *S. donkelarii* presentaron costillas numerosas (de 7 en adelante). Por otro lado, *A. tetragonus*, *Pe. castellae*, *Pe. cuixmalensis* y *Pe. marianus* presentan pocas costillas generalmente de 3-4 a veces hasta 5 costillas y *Pe. chiapensis* junto con *Pe. greggii* llegan a presentar normalmente de 4-6 costillas, a veces hasta 7 costillas. Los

terminales de los géneros que en algún momento han sido considerados como parte de *Acanthocereus*, (*Cereus* y *Dendrocereus*) también presentan normalmente de 3-5 costillas, con excepción de *Pseudoacanthocereus*, en donde aparentemente la variación es mayor y puede ir de 2-6, rara vez hasta 8 costillas (Dugand, 1966; Hunt y Taylor, 1992; Taylor y Zappi, 2004). A este respecto, la variación en el número de costillas no parece estar relacionada con factores ambientales (Terrazas y Loza-Cornejo, 2002).

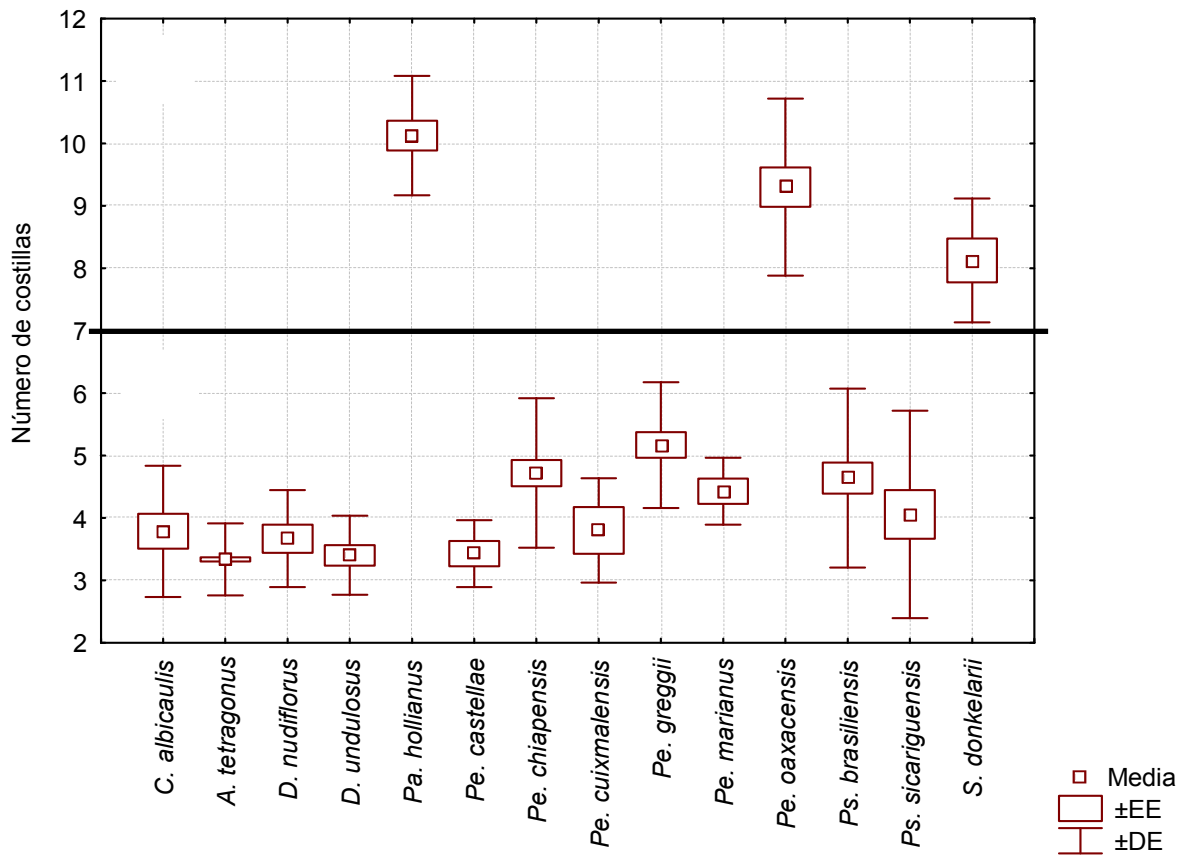


Figura 21. Representación gráfica de la variación en el número de costillas en tallos adultos y los estados de carácter aquí reconocidos: a = estado de carácter 0, b = estado de carácter = 1.

- 5. Tallos con células epidérmicas papilosas.** 0 = ausentes, 1= presentes. La presencia de células epidérmicas papilosas (a veces descrita como pubescencia), únicamente se encontró en *Pe. greggii* y *Pe. marianus*, las cuales forman parte del subgénero *Peniocereus* (Sánchez-Mejorada, 1974a). Los demás terminales de este análisis presentan tallos glabros.
- 6. Orientación de las espinas en el tallo.** 0 = ascendentes a divaricadas, 1= adpresas. Las espinas en las areolas de *Acanthocereus* siempre se presentan de ascendentes a divaricadas, al igual que en la mayoría de los terminales. Únicamente *Pe. greggii*, *Pe. marianus*, *Pe. fosterianus* y *S. donkelarii* presentan espinas consistentemente adpresas.
- 7. Longitud de las flores (cm).** 0 = 6 -14, 1 = más de 14. En este carácter se presenta una discontinuidad que permite reconocer dos grupos de medidas (6-14 y más de 14), a partir de los cuales se definen los dos estados de carácter (Fig. 22). *Acanthocereus tetragonus* presenta generalmente flores mayores de 16 cm, al contrario de *Pe. chiapensis*, que presenta flores menores de 14 cm. El tamaño de las flores en este estudio, se consideró como un carácter que puede separar a *Acanthocereus* de *Peniocereus*. Sánchez-Mejorada (1974a), en su revisión del género *Peniocereus*, mencionó que las especies del género *Acanthocereus* presentaban flores mayores a las de *Peniocereus*. También los dos terminales de *C. albicaulis*, *D. undulosus* (Britton y Rose, 1925), *Pseudoacanthocereus* (Dugand, 1966; Hunt y Taylor, 1992; Taylor y Zappi, 2004), *S. donkelarii* y *Pe. greggii* presentaron flores mayores de 14 cm. Con respecto a los terminales que presentaron flores menores de 14 cm, *D. nudiflorus* (Britton y Rose, 1920), *Pachycereus* y *Peniocereus* presentan

este estado, con excepción de *Pe. greggii* que tiene flores que miden de 17-22 cm de longitud.

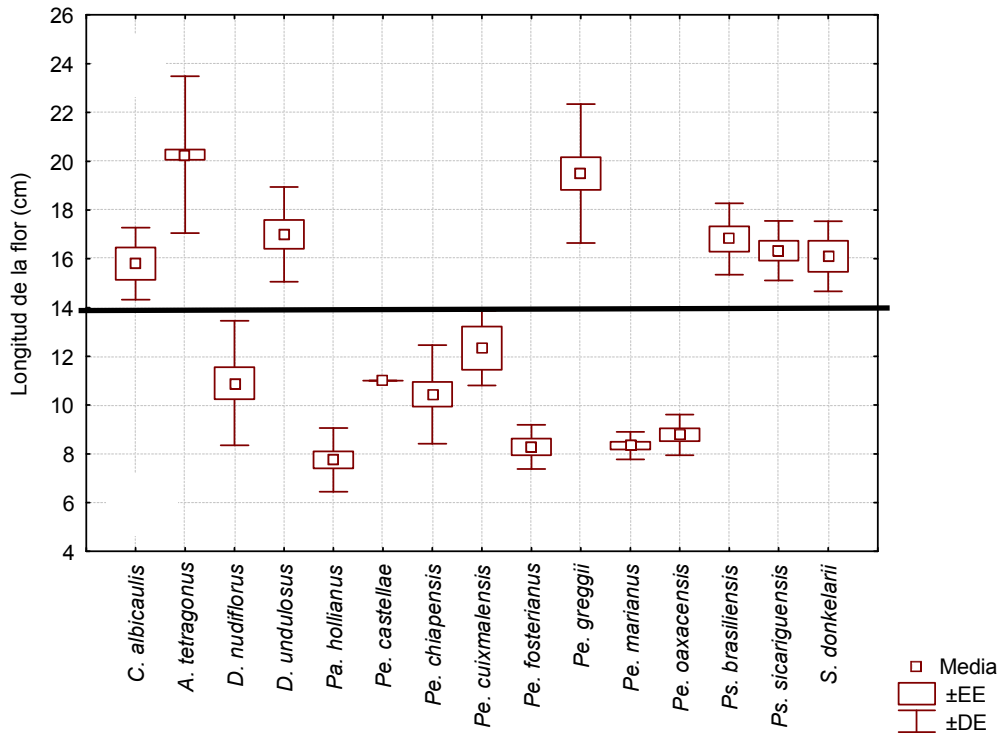


Figura 22. Representación gráfica de la variación en cuanto a la longitud de las flores y los estados de carácter aquí reconocidos: a = estado de carácter 0, b = estado de carácter = 1.

8. Espinas en las areolas del tubo receptacular. 0 = ausentes, 1 = presentes. La ausencia de espinas en las areolas del tubo receptacular fue característica de los escasos ejemplares de herbario de ambos terminales del género *Dendrocereus* y también de *C. albicaulis*. Esta característica se confirmó con las descripciones realizadas por Britton y Rose (1925) y Gutiérrez (1984). Sin embargo, a pesar de que el género *Cereus* ha sido circunscrito por presentar un tubo receptacular desnudo o casi desnudo (Barthlott y Hunt, 1993), *C. albicaulis* ha sido descrita por el mismo Hunt y Taylor (1992) como “algunas veces con diminutas espinas en las axilas de las escamas del tubo receptacular”, por lo que se decidió codificar este carácter como

polimórfico. Cabe mencionar que en algunas ocasiones, las flores de *A. tetragonus* carecen de espinas en el tubo receptacular, aunque por lo regular, presentan por lo menos una espina y también se codificó como polimórfico. Los demás terminales del análisis presentan espinas en las areolas del tubo receptacular.

- 9. Número de espinas por areola en el tubo receptacular.** 0 = 0-13, 1 = 13-22. En la figura 23, se pueden distinguir dos grupos en cuanto al número de espinas por areola en el tubo receptacular. Estos dos grupos definen los dos estados de carácter aquí propuestos, debido a una discontinuidad que se presenta entre las medidas 0-13 y 13-22. Dentro del grupo de terminales que presenta menor número de espinas (0-13) se destaca *A. tetragonus* que normalmente presenta de 0-3 espinas por areola, contrastando con los otros terminales, que cuentan con un mayor número de espinas por areola en el tubo receptacular, como es el caso de los terminales pertenecientes al género *Peniocereus*, junto con *Pe. chiapensis* y *Ps. brasiliensis*. Por otro lado, el grupo que presenta el mayor número de espinas (13-22) está compuesto por *Pa. hollianus*, *Ps. brasiliensis* y *S. donkelarii*. El carácter no es aplicable a los terminales de *Dendrocereus* y se carece de información para *C. albicaulis*. Es muy común que en los ejemplares de herbario, debido al proceso de prensado, montaje y consulta por parte del usuario, las espinas del tubo receptacular se desprendan de la areola, perdiéndose la información. A pesar de esto, algunas de las areolas preservan la información real en cuanto al número de espinas que se presentan. Este problema quedó superado en gran medida, dado que muchas de las observaciones se hicieron en material preservado en espíritu, donde se conserva la mayor parte de los caracteres en su estado original. Otro problema que presenta este carácter es que algunos autores no lo incluyen en los análisis filogenéticos por ser altamente variable

a nivel intraespecífico, por lo menos en lo que se refiere al número de espinas en las areolas de los tallos (Gibson y Nobel, 1986; Terrazas y Loza-Cornejo, 2002). A pesar de ello, se ha seguido utilizando tanto el número y la longitud de las espinas del tallo en análisis cladísticos, como por ejemplo, en la revisión del género *Melocactus* de Taylor (1991). Por otro lado, Sánchez-Mejorada (1974a) ya había indicado que las flores de *Acanthocereus* eran menos espinosas que las de *Peniocereus*, aunque él nunca estableció un patrón con respecto al número de espinas en el tubo receptacular. Tomando en cuenta que el carácter forma parte de la morfología floral y que ésta ha sido frecuentemente de gran importancia taxonómica en la mayoría de las especies de dicotiledóneas (Buxbaum, 1953) y aunado al hecho de que el patrón observado es claro en los ejemplares herborizados y en los colectados en espíritu, se puede tener la certeza de que el carácter es confiable y potencialmente informativo.

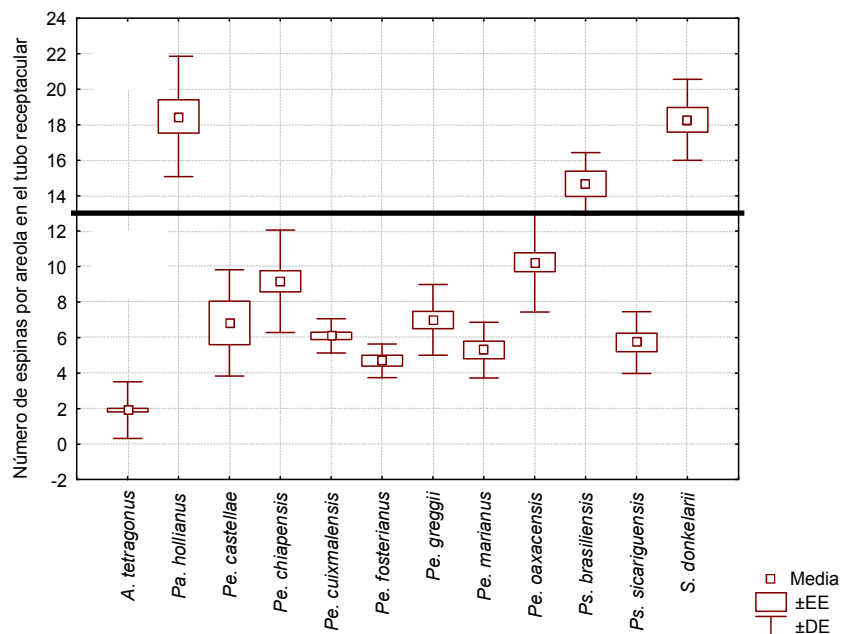


Figura 23. Representación gráfica de la variación en el número de espinas por areola en el tubo receptacular y los estados de carácter aquí reconocidos: a = estado de carácter 0, b = estado de carácter 1.

- 10. Consistencia de las espinas en las areolas del tubo receptacular.** 0 = rígidas y rectas, 1 = flexibles y onduladas. Este carácter ha tenido importancia filogenética y ha sido potencialmente informativo para relacionar taxa a nivel tribal (Wallace y Gibson, 2002). Únicamente *Pa. hollianus*, *Pe. greggii*, *Pe. marianus*, *Ps. sicariguensis* y *S. donkelarii* presentaron espinas flexibles y onduladas en las areolas del tubo receptacular. Los demás terminales tienen espinas rígidas y rectas. Se ha reportado que los representantes de *Cereus* subg. *Mirabella* (F. Ritter) N.P. Taylor, entre ellos *C. albicaulis* y *C. mirabella* algunas veces presentan espinas diminutas en las axilas de las escamas del tubo receptacular (Hunt y Taylor, 1992; Taylor y Zappi, 2004), por lo que se decidió codificar a estas “espinas diminutas” como espinas rígidas. La descripción de espinas diminutas en el tubo, invariablemente hace referencia a espinas rígidas y rectas como las que tiene *Ps. brasiliensis* en el tubo (Rose 19819), éstas últimas justamente descritas como diminutas por Taylor y Zappi (2004).
- 11. Número de lóbulos en el estigma.** 0 = 5 -10, 1 = 11 - 18. Uno de los caracteres reproductivos que ha sido considerado como valioso, es precisamente el número de lóbulos en el estigma (Gibson y Nobel, 1986). A pesar de que en este carácter se presentan tres o cuatro posibles grupos, solo se definieron dos estados de carácter por la presencia de una discontinuidad entre dos grupos de medidas (5-10 y 11-18) (Fig. 24). Las otras posibles discontinuidades entre los grupos de medidas 11-13, 14-16 y más de 16, fueron descartadas debido a que no agrupan el mayor número de terminales, si no que más bien los aíslan. Además, Bravo (1978) reporta de 12 a 19 lóbulos estigmáticos para varias especies de *Selenicereus*. Desafortunadamente para *S. donkelarii* y *Pe. greggii* se carece de esta información. Este carácter aísla los terminales del género *Peniocereus* (excepto *Pe. chiapensis*) y *Pseudoacanthocereus*

de los de *Acanthocereus* y los demás taxa involucrados. Los terminales de *Peniocereus* (excepto *Pe. chiapensis*) y *Pseudoacanthocereus* (Taylor y Zappi, 2004) presentan de 5-10 lóbulos, sin contar a *P. greggii*, la cual carece de información para este carácter. Por otro lado, *Acanthocereus*, *Dendrocereus* (Britton y Rose, 1920; Rodríguez y Apezteguia, 1985), *Pa. hollianus* (Bravo, 1978), *Pe. chiapensis* y *C. albicaulis* (N. P. Taylor 1622) presentan de 11-18 lóbulos estigmáticos.

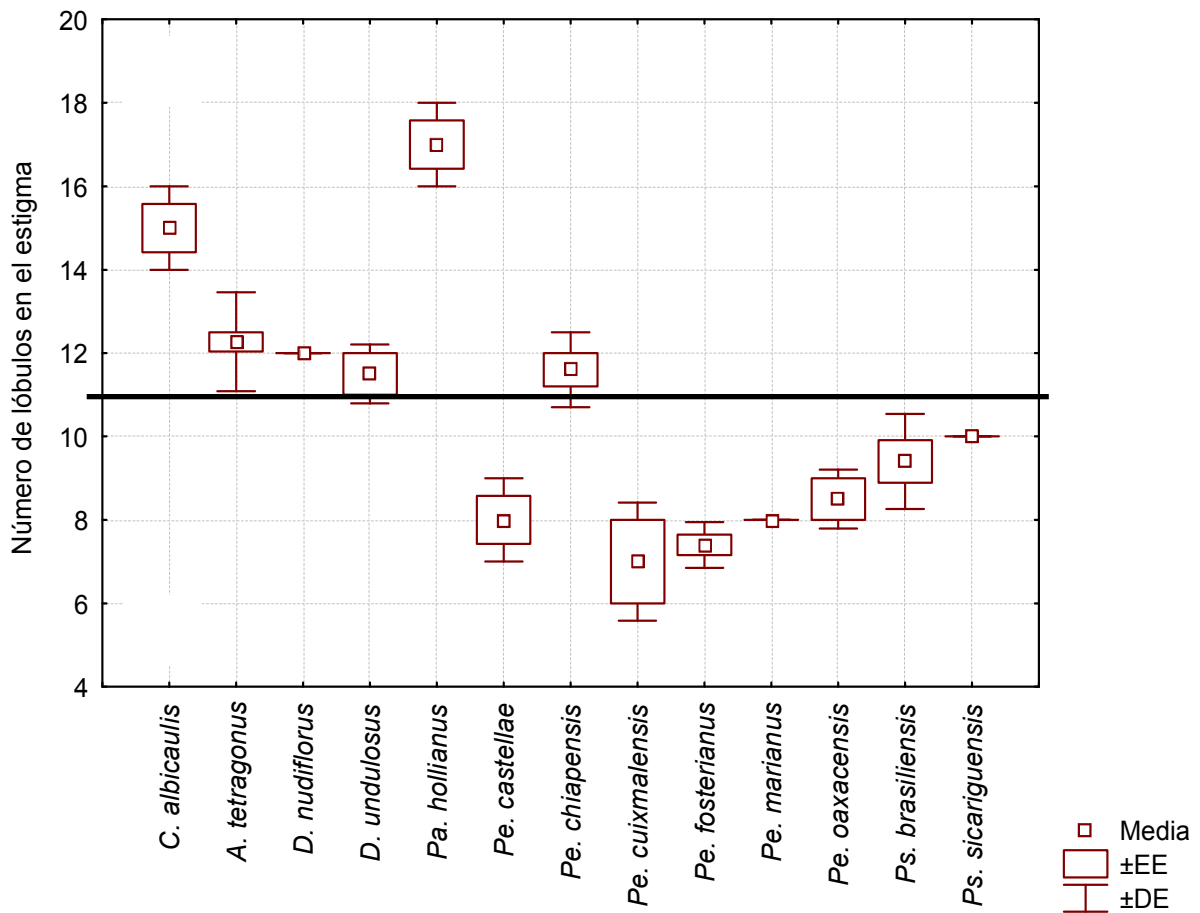


Figura 24. Representación gráfica de la variación en el número de lóbulos estigmáticos y los estados de carácter aquí reconocidos: a = estado de carácter 0, b = estado de carácter 1.

12. Longitud del fruto maduro (cm). 0 = 3 - 5, 1 = 5 - 12. En este carácter se observa una discontinuidad que separa dos grupos de medidas (3 - 5 y 5 - 12) que definen los dos estados de carácter aquí reconocidos (Fig. 25). Los terminales con frutos que miden de 5-12 cm son *A. tetragonus* junto con ambos terminales de *Dendrocereus*, *C. albicaulis*, *Pa. hollianus*, *Pe. greggii* y *Ps. brasiliensis*, el cual fue reportado por Britton y Rose (1920) con fruto de 8 cm de largo. Los terminales que presentaron frutos pequeños (3 - 5 cm) fueron *Pe. chiapensis* junto con la mayoría de los terminales de *Peniocereus* (con excepción de *Pe. greggii*) y *S. donkelarii*. Es importante resaltar que los terminales *Pe. cuixmalensis* y *D. undulosus* fueron codificados como polimórficos. Por otro lado, no existe información confiable con respecto a *Ps. sicariguensis*. Este carácter se ha complementado con información bibliográfica para algunos de los terminales, como en el caso de *C. albicaulis* (Hunt y Taylor, 1992), *Ps. brasiliensis* (Britton y Rose, 1920; Hunt y Taylor, 1992; Taylor y Zappi, 2004) y *D. nudiflorus* (Britton y Rose, 1920). Se tomaron medidas de los frutos únicamente cuando el fruto ya se encontraba maduro y con las semillas bien desarrolladas. El carácter en cuestión presenta dificultades, debido a que existen algunos ejemplares de herbario, en donde aparentemente el fruto fue colectado sin haberse desarrollado por completo y aun así presenta semillas que pueden considerarse bien desarrolladas o maduras. Se ha observado que cuando los frutos son colectados sin haber madurado totalmente y se dejan madurar posteriormente antes de herborizarse, las semillas en su interior llegan a alcanzar una aparente madurez, pero el fruto ve interrumpido su crecimiento, por lo que en algunos ejemplares herborizados se le llega a encontrar de talla muy pequeña pero con

semillas maduras. Estos casos han sido excluidos del análisis [*Eichlam s.n.*, código de barras 00048395 (US)].

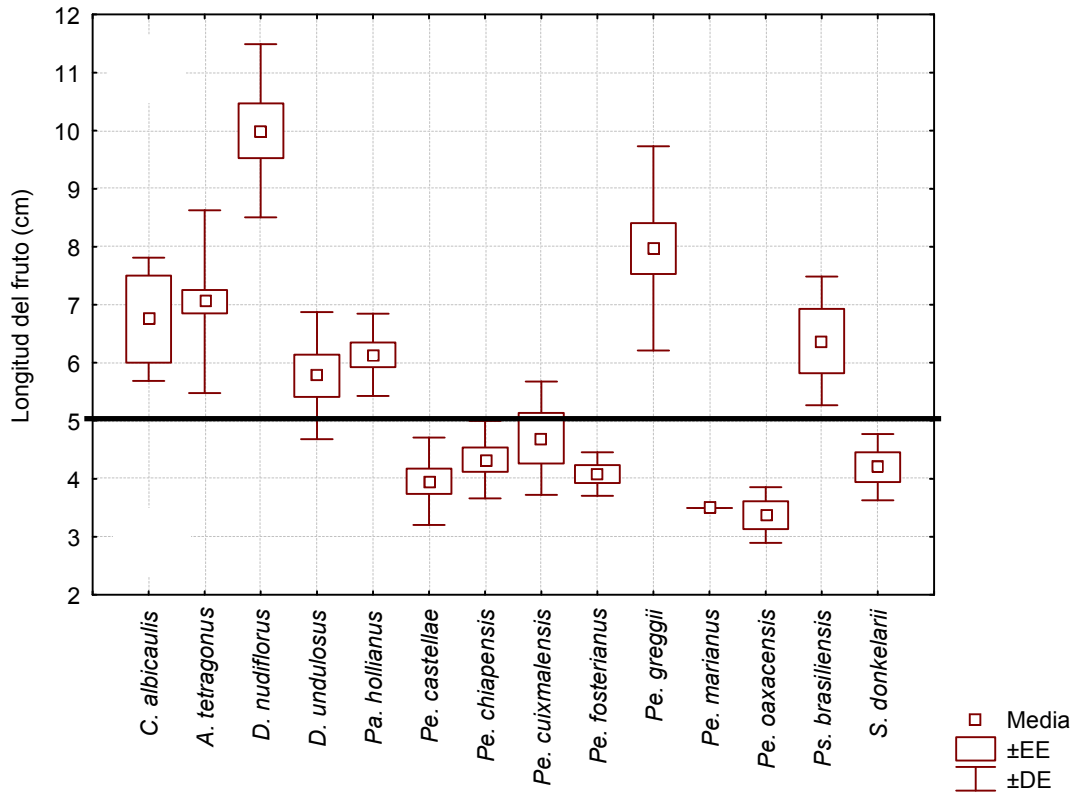


Figura 25. Representación gráfica de la variación en la longitud del fruto maduro y los estados de carácter aquí reconocidos: a = estado de carácter 0, b = estado de carácter 1.

13. Espinas en las areolas del fruto maduro. 0 = ausentes, 1 = presentes. Los estados de carácter se definen por presentar frutos espinosos o frutos desnudos. Todos los terminales aquí analizados presentan frutos espinosos con excepción de *C. albicaulis*, *D. undulosus* y *D. nudiflorus*. Se requirió de información bibliográfica en algunas de los terminales para poder codificar este carácter, como en el caso de *C. albicaulis* (Hunt y Taylor, 1992), *Ps. brasiliensis* (Britton y Rose, 1920; Hunt y Taylor, 1992; Taylor y

Zappi, 2004), *Ps. sicariguensis* (Dugand, 1966) y ambos terminales de *Dendrocereus* (Britton y Rose, 1920; Rodríguez-Fuentes *et al.*, 1999).

14. Número de espinas por areola en el fruto maduro. 0 = 4 - 17, 1 = más de 17. En la figura 26 se observa una discontinuidad que separa dos grandes grupos de medidas (4-17 y 17-28) y que a su vez define dos estados de carácter. Frutos con 4-17 espinas se presentan en ambos terminales de *Acanthocereus* y en todos los de *Peniocereus*. Por otro lado, los terminales con 18-25 espinas son: *Pa. hollianus*, *S. donkelarii* y *Ps. brasiliensis* (Hunt y Taylor, 1992). Los terminales *Pe. greggii* y *Pe. marianus* fueron codificados como polimórficos. En *Cereus albicaulis* (Hunt y Taylor, 1992) y los dos terminales de *Dendrocereus* (Britton y Rose, 1920; Rodríguez-Fuentes *et al.*, 1999) el carácter es inaplicable. A pesar de que Dugand (1966), reportó para *Ps. sicariguensis* la presencia en un fruto inmaduro de 5 a 10 aguijoncitos finos o cerditas filiformes, se decidió aplicar como información desconocida (?), ya que en algunos casos el número de espinas en frutos inmaduros puede ser muy diferente al de los frutos maduros, existiendo un mayor número de ellas en estos últimos. Este carácter presenta dificultades debido a que las areolas son fácilmente caducas cuando el fruto madura en los géneros *Acanthocereus*, *Peniocereus* y *Pseudoacanthocereus*, lo que dificulta las observaciones del carácter en cuestión. Al igual que el carácter 9, este problema también fue superado en parte, ya que se tenía una gran cantidad de material preservado en espíritu de *Acanthocereus* y en menor cantidad de *Peniocereus*, donde se conserva la mayor parte de los caracteres en su estado original.

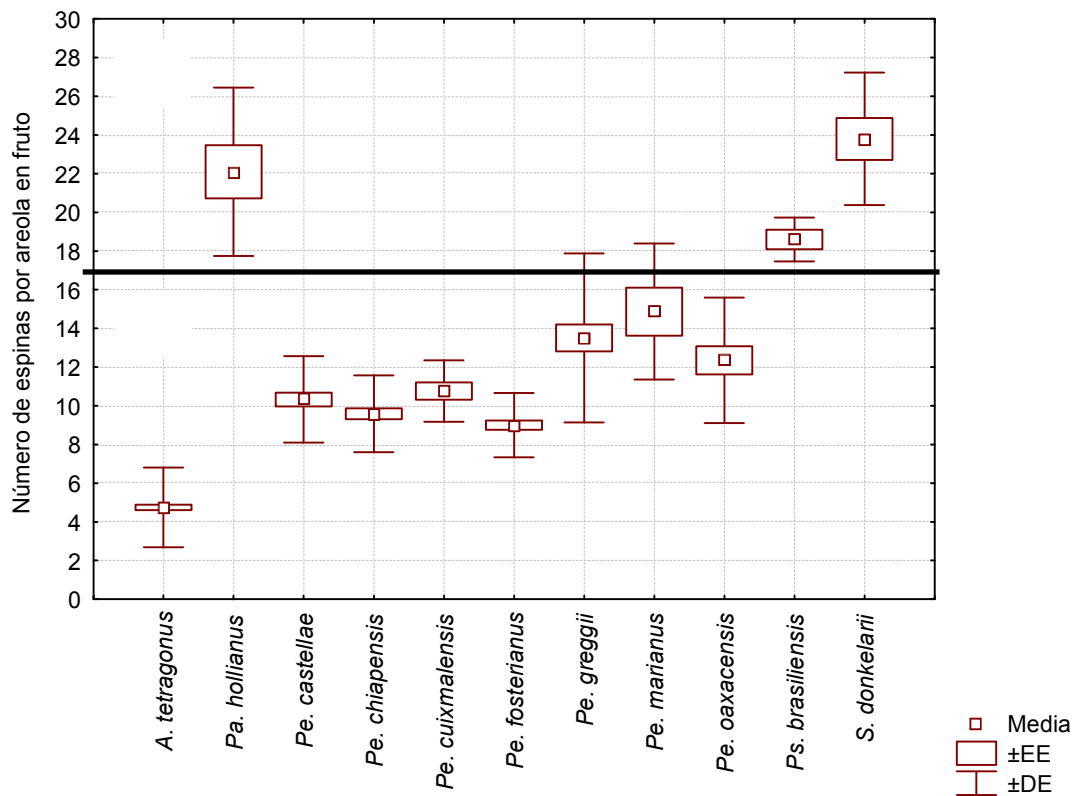


Figura 26. Representación gráfica de la variación en el número de espinas por areola en el fruto maduro y los estados de carácter aquí reconocidos: a = estado de carácter 0, b = estado de carácter 1.

15. Consistencia de las espinas en las areolas del fruto maduro. 0 = rígidas y rectas, 1 = flexibles y onduladas. El estado de carácter flexibles y onduladas se encuentra presente únicamente en *Pa. hollianus*, *S. donkelarii*. Para *C. albicaulis* y los dos terminales de *Dendrocereus* el carácter es inaplicable. Las demás especies presentan

el estado de carácter rígidas y rectas. Este también es un carácter que se encuentra considerado en la lista de características reproductivas de Gibson y Nobel (1986).

16. Color del fruto maduro. 0 = rojo, 1 = verde-amarillo. El estado de carácter verde-amarillo en el fruto maduro es definido aquí de manera amplia, ya que los tonos de verde varían entre las especies, desde verde intenso a verde glauco hasta verde pálido o amarillento (en ejemplares vivos). El fruto verde-amarillo en estado maduro sólo se encuentra en *C. albicaulis* (Hunt y Taylor, 1992), los dos terminales de *Dendrocereus* (Britton y Rose, 1920; 1925; Rodríguez-Fuentes *et al.*, 1999) y *Ps. brasiliensis* (Hunt y Taylor, 1992; Taylor y Zappi, 2004). *Acanthocereus tetragonus* junto con *Peniocereus* y *Selenicereus* presentan el fruto rojo. De manera similar, se incluyen en este estado de carácter las diferentes tonalidades de rojo, como en el caso del fruto de *Pa. hollianus*, el cual está reportado como rojo-púrpura (Arias *et al.*, 1997). La descripción de un fruto inmaduro de *Ps. sicariguensis* hecha por Dugand (1966), menciona que era de color verde con pulpa blancuzca. Este dato junto con el de Hunt y Taylor (1992), en donde se hace alusión a fotografías de frutos y semillas tomadas por el Dr. Baltasar Trujillo (MY), brinda apoyo suficiente para considerar como válida la presencia de frutos verde-amarillos maduros en esta especie.

17. Color de la pulpa del fruto maduro. 0 = rojo, 1 = blanco-verde. De manera similar al carácter 16, las tonalidades de rojos o blancos en la pulpa del fruto pueden ser variables en los terminales estudiados, pudiendo ir del rojo carmín al rojo púrpura y del blanco cremoso al blanco verdoso o verde, respectivamente. Los terminales analizados para este carácter se presentan de manera idéntica al carácter 16, haciéndolo parecer un carácter dependiente. Sin embargo, existen algunos ejemplos como *Carnegia gigantea*, *Hylocereus undatus* y algunos otros, en donde la pulpa es

de un color diferente al color externo del fruto, lo que indica que se trata de caracteres independientes.

18. Frutos dehiscentes. 0 = ausentes, 1 = presentes. Buxbaum (1950) considera que probablemente este carácter no guarda importancia filogenética, sin embargo, se ha usado y considerado en análisis filogenéticos (Gibson y Nobel, 1986). Según Buxbaum (1950), la dehiscencia no es debida a la presión desde el interior de la pulpa, sino que en realidad se debe a la tensión del pericarpelo en sí mismo. El fruto dehiscente se encuentra presente en *Acanthocereus*, junto con *C. albicaulis* (Hunt y Taylor, 1992; Anderson, 2001), *Pe. castellae*, *Pe. cuixmalensis*, *Pe. fosterianus* y *Pa. hollianus* (Arias *et al.*, 1997). Los terminales de *Dendrocereus* (Britton y Rose, 1920; Britton y Rose, 1925; Rodríguez-Fuentes *et al.*, 1999) junto con *Ps. brasiliensis* (Hunt y Taylor, 1992) presentan frutos indehiscentes. Desafortunadamente *Pe. greggii*, *Pe. marianus*, *Pe. oaxacensis*, *S. donkelarii* y *Ps. sicariguensis* carecen de información para este carácter.

19. Grosor del mesocarpo (mm). 0 = menos de 5, 1 = mayor a 10. El fruto se compone por tres capas: exo, meso y endocarpo (Mauseth, 1988). El exocarpo es la parte más superficial del fruto y su función es para la protección y dispersión de los frutos. El mesocarpo es la parte intermedia del pericarpo entre el exocarpo y el endocarpo (Font Quer, 1979). El endocarpo es la capa interna del fruto que rodea a las semillas (Sousa y Zárate, 1988). En muchas cactáceas son los funículos o la pulpa del fruto la que conforma el endocarpo. Tanto en estado fresco como seco, la mayoría de los terminales de este análisis presentan el exocarpo y mesocarpo muy delgado, de menos de 5 mm de ancho y una gran cantidad de pulpa (endocarpo). Solamente ambos terminales de *Dendrocereus* (Britton y Rose, 1920; 1925; Rodríguez y

Apezteguía, 1985; Rodríguez-Fuentes *et al.*, 1999) y *Ps. brasiliensis* presentan un mesocarpo grueso, de más de 10 mm de ancho, que rodea una escasa pulpa y que aparentemente le confiere al fruto cierta dureza (Britton y Rose, 1925).

Pseudoacanthocereus sicariguensis carece de información para este carácter.

20. Persistencia del fruto al madurar. 0 = persistente, 1 = caduco. Que el fruto sea caduco o no, está probablemente relacionado con un mecanismo particular de la dispersión de las semillas. Ambos terminales de *Dendrocereus* (Rodríguez-Fuentes, com. pers.) y ambos de *Pseudoacanthocereus* (Hunt y Taylor, 1992; Taylor y Zappi, 2004) presentan frutos caducos al madurar. Todas los demás terminales presentan frutos persistentes al madurar. Se carece de información para *Pe. marianus*.

21. Microrelieve de las paredes periclinales de las células de la testa en la semilla. 0 = liso, 1 = estriado. Este carácter se refiere al microrelieve presente en las paredes periclinales externas de las células de la testa en la semilla, incluyendo la cutícula. En los terminales analizados, solamente se presentan dos estados: microrelieve liso y microrelieve estriado. La información para algunas de los terminales fue obtenida de Hunt y Taylor (1992), Rodríguez-Fuentes *et al.* (1999) y Barthlott y Hunt (2000). La mayoría de los terminales presentan microrelieve liso. Únicamente los terminales de *Dendrocereus*, *Pseudoacanthocereus* y *Pe. greggii* lo presentan estriado. Se carece de información para *Pe. marianus*.

22. Intersticios del relieve en la superficie de la semilla. 0 = ausentes, 1= presentes. El carácter se define por presentar o no, depresiones en las uniones de las células (Barthlott y Hunt, 2000). *Acanthocereus tetragonus* junto *Ps. brasiliensis* y los terminales de *Peniocereus* con excepción de *Pe. greggii*, no presentan depresiones. Los demás terminales sí presentan intersticios en las uniones celulares.

23. Quilla en la semilla. 0 = ausente, 1 = presente. Se puede decir que la quilla es una expansión que sobresale del borde o periferia dorsal de la semilla. Esta diferenciación está presente en diversos grados en las semillas de cactáceas (Barthlott y Hunt, 2000). La formación o la ausencia de la quilla son los dos estados de carácter establecidos. La quilla en la periferia de la semilla es frecuente en la mayoría de los terminales analizados. Los dos terminales de *Dendrocereus*, así como *S. donkelarii* carecen de quilla. Se carece de información para *Pe. marianus* y *Ps. sicariguensis*.

24. Diferenciación del tamaño de las células en la periferia dorsal de la semilla. 0 = indiferenciadas y pequeñas, 1 = diferenciadas y grandes. Independientemente de que se forme o no una quilla, puede existir diferenciación en cuanto al tamaño de las células que se encuentran en la periferia dorsal de la semilla con respecto al de las demás células. Este carácter, también fue tomado de los caracteres establecidos por Barthlott y Hunt (2000). *Acanthocereus* junto con la mayoría de los terminales revisadas presentan células grandes bien diferenciadas en la periferia dorsal de la semilla. Únicamente *Pa. hollianus* y *S. donkelarii* presentan células pequeñas e indiferenciadas en esa zona.

25. Fibras sobre el floema primario de los haces corticales. 0 = ausentes, 1 = presentes. Este carácter lo presentan únicamente los terminales *A. tetragonus* y *Ps. sicariguensis*. Se carece de información para *C. albicaulis* y *Ps. brasiliensis*. La información de este carácter para los terminales fue obtenida en su mayoría de la literatura (Mauseth *et al.*, 1998) y también de cortes anatómicos (muestras obtenidas de campo y de la colección de cortes anatómicos de cactáceas de la Dra. Teresa Terrazas). El carácter se considera de interés ya que diferencia a *A. tetragonus* de *Pe. chiapensis* y de casi todas los demás terminales. Los pocos estudios anatómicos que

se han realizado en la subfamilia Cactoideae (Mauseth, 1996; Mauseth *et al.*, 1998) señalan que la presencia de este carácter es rara en Cactoideae. Ningún miembro del género *Peniocereus* presenta fibras sobre el floema (Mauseth *et al.*, 1998). Es necesario hacer notar que Mauseth *et al.* (1998), en su estudio anatómico sobre miembros de la subfamilia Cactoideae, indican que *Peniocereus marnierianus* (nombre no considerado en el Checklist de Hunt, 1999), presenta fibras en el floema en su fase adulta. Sin embargo, la muestra revisada fue extraída de un ejemplar cultivado, de dudosa procedencia y del cuál no fue posible confirmar su determinación (Terrazas, com. pers.).

26. Cristales en la epidermis. 0 = ausentes, 1 = presentes. Los cristales epidérmicos, sin hacer distinción entre los tipos (prismas o cubos), estuvieron siempre presentes en todas las muestras revisadas de ambos terminales de *Acanthocereus*. La información para los terminales fue obtenida de Mauseth *et al.* (1998), Herrera-Cárdenas *et al.* (2000), Terrazas y Loza-Cornejo (2002), Loza-Cornejo y Terrazas (2003) y también de cortes anatómicos obtenidos de las colectas en campo. Los terminales de *Selenicereus*, *Dendrocereus* y *Peniocereus* con excepción de *Pe. greggii*, también presentan cristales en la epidermis. Por otro lado, *Pa. hollianus*, *Ps. sicariguensis* y *C. albicaulis* carecen de ellos. Es necesario hacer notar que la información para *C. albicaulis* se debe tomar con precaución debido a que los datos bibliográficos (Mauseth *et al.*, 1998) corresponden a un ejemplar de *Mirabella sp.* Según Hunt (1999), las dos especies conocidas de *Mirabella*, una de ellas *M. albicaulis*, han sido trasladadas al género *Cereus*, por lo que suponemos que la información bibliográfica se ajusta a la especie *C. albicaulis*. Tres terminales carecen de información (*Ps. brasiliensis*, *Pe. castellae* y *Pe. marianus*). Se sabe que la ausencia de cristales en

epidermis es un carácter plesiomórfico, ya que la mayor parte de las especies en la familia carecen de cristales (Gibson y Horak, 1978; Mauseth *et al.*, 1998).

27. Cristales en la hipodermis. 0 = ausentes, 1 = presentes. La información para este carácter se obtuvo de las mismas fuentes bibliográficas para el carácter 22. La ausencia de cristales en la hipodermis fue el estado de carácter que se presentó con más frecuencia en la mayor parte de las especies analizadas. Los cristales en hipodermis únicamente se presentaron en *Pe. chiapensis* y *D. undulosus*. Nuevamente se carece de información para *Ps. brasiliensis* y *Pe. marianus*.

Caracteres excluidos. Existen varios caracteres excluidos debido principalmente: 1) a que muchos son caracteres continuos, sumamente variables, lo cual imposibilita determinar estados de carácter; 2) por tratarse de caracteres autapomórficos, no informativos para el análisis; 3) por la carencia de información o de material suficiente que permita establecer si se trata de caracteres potencialmente informativos; 4) por la carencia de material adecuado, que preserve sus características morfológicas propias con la menor degradación o deformación posible; 5) por tratarse de estados de carácter que se presentan en todos los terminales y que no son informativos.

Caracteres como la posición en que crecen los tallos, el ancho de los tallos, la forma de las areolas, la distancia entre las areolas, la forma del margen de la costilla, la forma de las espinas, la longitud de las espinas, el diámetro basal de las espinas, el número de espinas por areola, la forma del fruto, el tamaño de la semilla, fueron excluidos del análisis debido a la gran variación que presentaban y en consecuencia, el traslapamiento entre los diferentes terminales, imposibilitaba la determinación de estados de carácter.

Entre los caracteres autapomórficos se encuentran: la presencia/ausencia de hábito epífita (únicamente *S. donkelarii* lo presenta), la presencia/ausencia de tallos con costillas (únicamente *P. fosterianus* carece de costillas en su fase adulta) y el color de las semillas (aparentemente sólo *P. brasiliensis* presenta semillas de color pardo).

Caracteres como el número de areolas en el pericarpelo y el tubo receptacular, también fueron excluidos debido a la dificultad que implica contar el número de areolas en flores y frutos herborizados, en donde generalmente sólo la mitad de la flor sirve para los fines de contabilizar las areolas, sin contar con el hecho de que al prensarlas, muchas de ellas se desprenden del ejemplar sin dejar marca. Cabe mencionar que aunque se tiene material preservado en FAA de *Acanthocereus* y *Peniocereus*, se carece de material preservado en FAA para los demás géneros. Lo mismo sucede con otros caracteres, como la forma y estructura de los diferentes tipos de estigmas, ovarios, cámaras nectariales; nectarios extraflorales, la ramificación de los funículos y el tipo de crecimiento de los podarios del tubo receptacular, en donde el material herborizado no sirve, debido a que se pierden las características morfológicas con el prensado.

Los caracteres que se excluyeron por carecer de información o material suficiente, fueron: el tipo de polinización, el tipo de dispersión, el aroma de las flores, el tamaño de las semillas.

Entre los caracteres no informativos (por presentarse en todos los terminales), se encuentran las espinas bulbosas en la base, la forma de la flor y la antesis nocturna.

Caracteres que no se incluyeron en el análisis, pero que podrían ser potencialmente informativos son los diferentes tipos de cámaras nectariales, nectarios extraflorales, los diferentes tipos de estomas y las características de las células epidérmicas (paredes periclinales y anticlinales).

Matriz de Caracteres Morfológicos.

Los 28 caracteres potencialmente informativos y sus estados fueron integrados en una matriz de datos (Cuadro 8). Siete de estos caracteres están relacionados con características vegetativas, 18 con características reproductivas y tres con características anatómicas; uno es multiestado. La matriz cuenta con un total de 420 celdas, 28 de estas con valores desconocidos y 11 con inaplicables.

Cuadro 8. Matriz para 15 terminales y 28 caracteres empleados en el análisis cladístico. C = *Cereus*, A = *Acanthocereus*, D = *Dendrocereus*, Pa = *Pachycereus*, Pe = *Peniocereus*, Ps = *Pseudoacanthocereus*, S = *Selenicereus*. Clave de los datos polimórficos: A = 0, 1. Valores desconocidos = ?; Valores inaplicables = -.

	0	5	10	15	20	25
<i>C.albicaulis</i>	0	1	0	0	0	0
<i>A.tetragonus</i>	0	A	1	0	0	0
<i>D.nudiflorus</i>	1	0	0	0	0	0
<i>D.undulosus</i>	1	0	0	0	0	1
<i>Pa.hollianus</i>	1	0	0	0	1	1
<i>Pe.castellae</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Pe.chiapensis</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Pe.cuixmalensis</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Pe.fosterianus</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Pe.greggii</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Pe.marianus</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Pe.oaxacensis</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Ps.brasiliensis</i>	0	1	0	0	0	0
<i>Ps.sicariguensis</i>	0	?	0	0	0	0
<i>S.donkelarii</i>	2	0	1	0	1	0

Lista de caracteres:

0. HÁBITO DE LA PLANTA: arbustivo = 0; arbóreo = 1; hemiepífito = 2.
1. RAÍCES TUBEROSAS: ausentes = 0; presentes = 1.
2. RAÍCES ADVENTICIAS: ausentes = 0; presentes = 1.
3. TALLOS DIMÓRFICOS: ausentes = 0; presentes = 1.
4. NÚMERO DE COSTILLAS EN TALLOS ADULTOS: 2 - 6 = 0; más de 7 = 1.
5. TALLOS CON CÉLULAS EPIDÉRMICAS PAPILOSAS: ausentes = 0; presentes = 1.
6. ORIENTACIÓN DE LAS ESPINAS EN EL TALLO: ascendentes a divaricadas = 0; adpresas = 1.
7. LONGITUD DE LAS FLORES (cm): 6 - 14 = 0; más de 14 = 1.
8. ESPINAS EN LAS AREOLAS DEL TUBO RECEPTACULAR: ausentes = 0; presentes = 1.
9. NÚMERO DE ESPINAS POR AREOLA EN EL TUBO RECEPTACULAR: 0 - 13 = 0; 13 - 22 = 1.
10. CONSISTENCIA DE LAS ESPINAS EN LAS AREOLAS DEL TUBO RECEPTACULAR: rígidas y rectas = 0; flexibles y onduladas = 1.
11. NÚMERO DE LOBULOS EN EL ESTIGMA: 5 - 10 = 0; 11 - 18 = 1.
12. LONGITUD DEL FRUTO MADURO (cm): 3 - 5 = 0; 5 - 12 = 1.
13. ESPINAS EN LAS AREOLAS FRUTO: ausentes = 0; presentes = 1.
14. NÚMERO DE ESPINAS POR AREOLA EN EL FRUTO MADURO: 4 - 17 = 0; más de 17 = 1.
15. CONSISTENCIA DE LAS ESPINAS EN LAS AREOLAS DEL FRUTO MADURO: rígidas y rectas = 0; flexibles y onduladas = 1.
16. COLOR DEL FRUTO MADURO: rojo = 0; verde - amarillo = 1.
17. COLOR DE LA PULPA DEL FRUTO MADURO: rojo = 0; blanco-verde = 1.
18. FRUTOS DEHISCENTES: ausentes = 0; presentes = 1.
19. GROSOR DEL MESOCARPO (mm): menos de 5 = 0; mayor a 10 = 1.
20. PERSISTENCIA DEL FRUTO AL MADURAR: persistente = 0; caduco = 1.
21. MICRORELIEVE DE LAS PAREDES PERICLINALES DE LAS CELULAS DE LA TESTA EN LA SEMILLA: liso = 0; estriado = 1.
22. INTERSTICIOS DEL RELIEVE EN LA SUPERFICIE DE LA SEMILLA: ausentes = 0; presentes = 1.
23. QUILLA EN LA SEMILLA: ausente = 0; presente = 1.
24. DIFERENCIACIÓN DEL TAMAÑO DE LAS CÉLULAS EN LA PERIFERIA DORSAL DE LA SEMILLA: indiferenciadas y pequeñas = 0; diferenciadas y grandes = 1.
25. FIBRAS SOBRE EL FLOEMA PRIMARIO DE LOS HACES CORTICALES: ausentes = 0; presentes = 1.
26. CRISTALES EN LA EPIDERMIS: ausentes = 0; presentes = 1.
27. CRISTALES EN LA HIPODERMIS: ausentes = 0; presentes = 1.

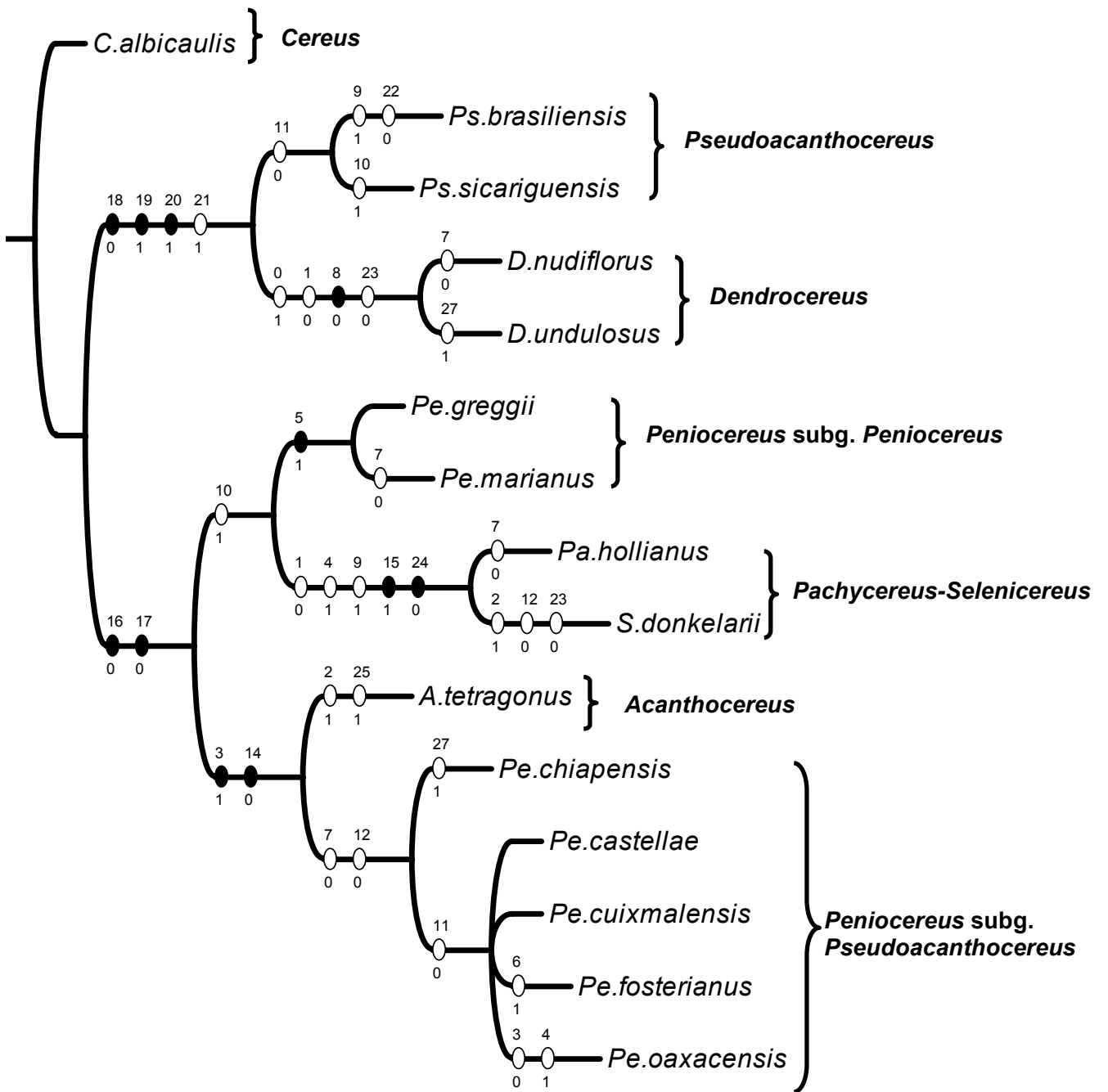


Figura 27. El único árbol más parsimonioso (L = 52, Ci = 0.53, Ri = 0.67). Los óvalos sólidos representan estados sinapomórficos y los blancos homoplasias, ambos presentes de manera no ambigua; los números sobre los óvalos corresponden a los caracteres, los números de abajo son los estados, ambos discutidos al inicio del capítulo.

DISCUSIÓN

En el único árbol más parsimonioso encontrado (Fig. 27), con una longitud de 52 pasos, un índice de consistencia (CI) de 0.53 y un índice de retención (RI) igual a 0.67, se observa que el género *Peniocereus* se resuelve como polifilético, ya que *Peniocereus* subg. *Peniocereus* (*P. greggii* y *P. marianus*) se agrupa dentro del clado que incluye a *Pachycereus-Selenicereus*. En consecuencia, *A. tetragonus* se ubica como hermano del clado *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus*, sugiriendo la posibilidad de transferir este subgénero a *Acanthocereus*.

El clado que contiene a *Acanthocereus* y a los terminales de *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus* (*Pe. castellae*, *Pe. chiapensis*, *Pe. cuixmalensis*, *Pe. fosterianus* y *Pe. oaxacensis*), está apoyado por dos estados de carácter sinapomórficos, la presencia de tallos dimórficos (3/1), carácter ya anteriormente utilizado para separar a *Peniocereus* en dos subgéneros (Sánchez-Mejorada, 1974a; 1974b), y la presencia de 4 a 17 espinas por areola en el fruto maduro (14/0). *Acanthocereus tetragonus* es el taxón hermano de *P. chiapensis* y de los terminales que representan a *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus*, el cuál está apoyado por dos homoplasias, flores de 6 a 14 cm de longitud (7/0) y frutos de 3 a 5 cm de longitud (12/0). *Peniocereus chiapensis* es la especie hermana del subclado *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus*, que se encuentra sostenido por la homoplasia, 5 a 10 lóbulos estigmáticos (11/0). Cabe resaltar que *Pe. oaxacensis*, presenta una regresión al estado ancestral, tallos dimórficos ausentes (3/0), estado que sostiene el clado *A. tetragonus-Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus*. Es importante notar que la ubicación de *P. chiapensis* dentro del clado *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus*, corrobora la transferencia de *A.*

chiapensis a *Peniocereus* (Gómez-Hinostrosa y Hernández, 2005), correspondiendo al subg. *Pseudoacanthocereus*. Asimismo, el reconocimiento de *A. griseus* como coespecífica de *P. chiapensis* (Gómez-Hinostrosa y Hernández, 2005), también se corrobora con los resultados obtenidos con base en evidencias moleculares que muestran secuencias genéticas casi idénticas entre *A. chiapensis* y *A. griseus* (Arias *et al.*, 2005).

El clado *P. greggii*-*P. marianus*, que representa a *Peniocereus* subg. *Peniocereus*, se encuentra bien soportado por la sinapomorfía, presencia de tallos con células epidérmicas papilosas (5/1). La corroboración de esta hipótesis de homología, concuerda con los resultados obtenidos de los estudios anatómicos realizados por Herrera-Cárdenas *et al.* (2000) y Loza-Cornejo y Terrazas (2002), en donde se sugiere que la presencia de papilas epidérmicas en el tallo y ramas (tallos pubescentes) es un carácter que soporta al subgénero *Peniocereus*. La ubicación de *Pe. greggii*-*Pe. marianus* con *Pa. hollianus*-*S. donkelarii* en un mismo clado sostenido por la homoplasia, espinas flexibles y onduladas en las areolas del tubo receptacular (10/1), no debe ser considerada como una relación de hermandad, ya que el diseño del muestreo no incluye a la mayoría de los géneros supuestamente relacionados. Asimismo las sinapomorfías que apoyan el clado *Pa. hollianus*-*S. donkelarii* se pueden tornar en potenciales homoplasias si se incluyen más terminales relacionadas con estos grupos.

Dado que la especie tipo de *Peniocereus* es *P. greggii*, el clado *Peniocereus* subg. *Peniocereus*, amerita ser reconocido como un género independiente. En consecuencia, *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus* debería segregarse de *Peniocereus*. Debido a que el nombre *Pseudoacanthocereus* ya se encuentra ocupado (*Pseudoacanthocereus* Ritter del noreste de Sudamérica), y que *A. tetragonus* es el nombre más antiguo en este

clado, *Acanthocereus* debería ser el nombre correcto para representar a estas especies con tallos dimórficos y frutos con 4 a 17 espinas por areola.

A pesar de que los resultados aquí obtenidos no son concluyentes, debido a que sólo se incluyeron dos representantes de *Peniocereus* subg. *Peniocereus*, cinco del subgénero *Pseudoacanthocereus*, uno de *Pachycereus* (tribu Pachycereeae) y uno de *Selenicereus* (tribu Hylocereeae), estos concuerdan en gran medida con los obtenidos por Arias *et al.* (2005), en donde *Peniocereus* también resulta polifilético, quedando las especies de *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus* anidadadas con las especies de *Acanthocereus*, sugiriendo que éstas estarían mejor clasificadas dentro de *Acanthocereus*, mientras que las especies de *Peniocereus* subg. *Peniocereus* forman un clado bien soportado e independiente del anterior (Fig. 28).

En cuanto al clado *Pseudoacanthocereus-Dendrocereus*, éste está apoyado por tres estados de carácter sinapomórficos, los frutos indehiscentes (18/0), el grosor del mesocarpo del fruto mayor a 10 mm (19/1), los frutos caducos al madurar (20/1) y un estado de carácter homoplásico, el microrelieve estriado en las paredes periclinales de las células de la testa en la semilla (21/1). Es importante mencionar que como primera hipótesis, se podría considerar la hermandad de *Pseudoacanthocereus* y *Dendrocereus*. Sin embargo, un replanteamiento en el diseño del muestreo, con la inclusión de otros géneros en el análisis, cambiaría probablemente la topología de este clado. Por otro lado, la ubicación de *Pseudoacanthocereus* y *Dendrocereus* muestra que ambos se encuentran alejados con respecto a la posición de *Acanthocereus*, a diferencia de lo que se consideraban anteriormente autores como Britton y Rose (1920), Croizat y Tamayo (1950), Buxbaum (1958), Ritter (1979), Gibson y Nobel (1986), Hunt y Taylor (1990), Barthlott y Hunt (1993). La ubicación de *Pseudoacanthocereus* y *Dendrocereus* con

respecto al clado *Acanthocereus-Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus* también se corrobora con los resultados obtenidos por Arias *et al.* (2005), en donde no se encuentra resolución entre ambos géneros, pero su posición también se muestra alejada con respecto de *Acanthocereus* (Fig. 28).

Como ya se mencionó, los resultados sugieren la transferencia de los miembros que componen a *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus* al género *Acanthocereus*. Sin embargo, aun existen problemas de delimitación a nivel específico en algunas especies del subg. *Pseudoacanthocereus*, por lo que es necesaria una nueva revisión taxonómica de este grupo. Asimismo, es recomendable un nuevo análisis filogenético que combine datos morfológicos, anatómicos y moleculares del clado *Acanthocereus-Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus*, incluyendo un muestreo más amplio, que integre especies de *Aporocactus*, *Disocactus*, *Epiphyllum*, *Hylocereus*, *Selenicereus*, *Weberocereus*, etc. y también incluya un muestreo con datos moleculares de diferentes poblaciones de *A. tetragonus* abarcando toda su distribución. Este nuevo análisis aportaría mayor resolución en cuanto las relaciones genéricas y específicas de los grupos anteriores, resolviendo la pregunta de cuál es el grupo hermano del clado *Acanthocereus-Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus*, y además pondría a prueba el reconocimiento de una sola especie de *Acanthocereus*. Habrá de poner especial interés en *P. hirschtianus*, la cuál aparece agrupada con *Acanthocereus* según Arias *et al.* (2005), ya que su morfología no concuerda con su posición tan estrechamente cercana a *Acanthocereus*. Con base en lo anterior, se sugiere mantener temporalmente a *Acanthocereus* como género monotípico.

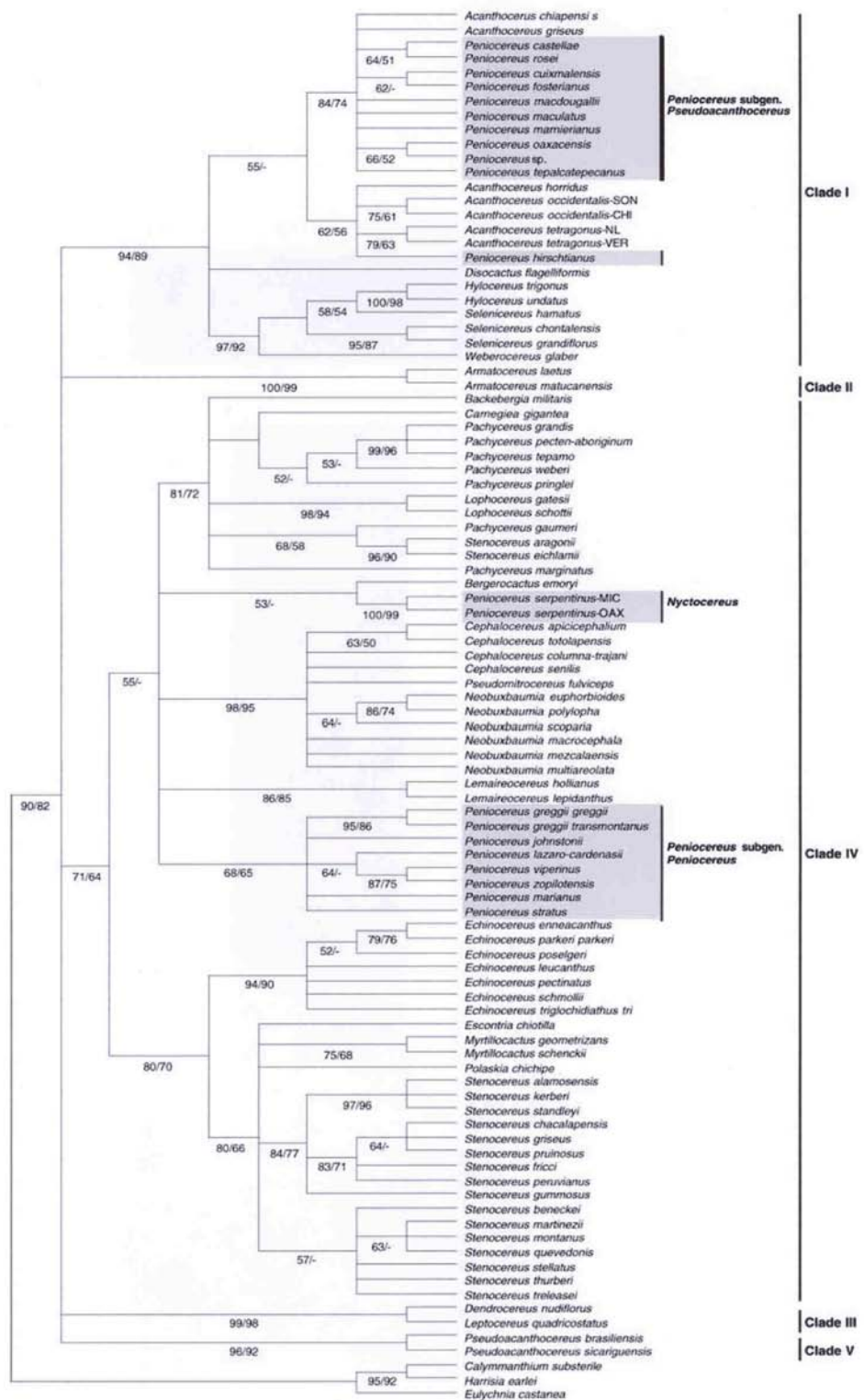


Figura 28. Árbol de consenso de 885 más parsimoniosos basado en secuencias de *trnL* y *trnL-F*, obtenido por Arias *et al.* (2005), mostrando la ubicación de *Acanthocereus*, *Peniocereus*, *Dendrocereus* y *Pseudoacanthocereus*. Los porcentajes Bootstrap/jackknife (>50%) se muestran por debajo de las ramas.

Remoción de caracteres.

Con el análisis de remoción de caracteres se obtuvieron 28 árboles de consenso generados a partir de las 28 matrices modificadas, las cuales se clasificaron en cuatro diferentes categorías y se ordenaron de menor a mayor número de pasos.

La primera categoría está formada por aquellos árboles en los cuales la remoción de caracteres no modificó la longitud de los mismos, en comparación con el único árbol más parsimonioso (AMP) obtenido en el análisis. No se presentaron cambios en la topología, lo que significa que individualmente estos caracteres removidos no son cruciales para determinar la topología del consenso original (Fig. 27). Estos caracteres son el hábito de la planta (0), la presencia/ausencia de raíces tuberosas (1), la presencia/ausencia de raíces adventicias (2), el número de costillas en tallos adultos (4), la presencia/ausencia de espinas en las areolas del tubo receptacular (8), el número de espinas por areola en el tubo receptacular (9), la presencia/ausencia de espinas en las areolas del fruto maduro (13), el número de espinas por areola en el fruto maduro (14), la consistencia de las espinas en las areolas del fruto maduro (15), la presencia/ausencia de frutos dehiscentes (18), el microrelieve de las paredes periclinales de las células del testa en la semilla (21), la presencia/ausencia de intersticios del relieve en la superficie de la semilla (22), la presencia/ausencia de quilla en la semilla (23), la diferenciación del tamaño de las células en la periferia dorsal de la semilla (24), la presencia/ausencia de fibras sobre el floema primario de los haces corticales (25), la presencia/ausencia de cristales en la epidermis (26) y la presencia/ausencia de cristales en la hipodermis (27).

La segunda categoría está constituida por dos árboles en donde la remoción de los caracteres, longitud de las flores (7), número de lóbulos en el estigma (11) y longitud del fruto maduro (12), provocó cambios mínimos en la topología estos, aumentando dos

pasos la longitud, con respecto al AMP. La remoción del carácter, longitud de las flores (7) y la longitud del fruto maduro (12), produce una politomía entre *A. tetragonus*, *Pe. chiapensis* y los terminales del subgénero *Pseudoacanthocereus* (Fig. 29A). La remoción del carácter número de lóbulos en el estigma (11), provoca la formación de dos politomías en donde antes existía mayor resolución. La primera de estas politomías se forma entre *Pe. chiapensis* y las especies del subgénero *Pseudoacanthocereus*. La segunda, se forma entre los terminales de *Ps. brasiliensis*, *Ps. sicariguensis* y el clado *Dendrocereus* (Fig. 29B). Estos caracteres se resuelven como homoplásicos. Sin embargo, una reevaluación de éstos, con un muestreo mayor y una recodificación, podría resolverlos como potenciales sinapomorfías, considerando que el carácter número de lóbulos en el estigma ha sido considerado como taxonómicamente valioso por Gibson y Nobel (1986).

La tercera categoría se constituye por un árbol en donde la remoción de los caracteres, color del fruto maduro (16), color de la pulpa del fruto maduro (17), grosor del mesocarpo (19) y persistencia del fruto al madurar (20), trajo como consecuencia un aumento de once pasos, colapsando las relaciones jerárquicas generales del AMP (Fig. 29C). No obstante a pesar de que la resolución del cladograma es muy baja al remover estos caracteres, los clados *Acanthocereus-Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus*, *Dendrocereus*, *Pa. hollianus-S. donkelarii* y *Peniocereus* subg. *Peniocereus* permanecen sin alteración. La formación de esta politomía general indica la gran relevancia de estos caracteres para recuperar la topología del AMP. La integración de estos caracteres en futuros análisis apoyados también con morfología permitirá corroborar su importancia con evidencia independiente.

La cuarta categoría está compuesta por un árbol en el cual la remoción de los caracteres, presencia/ausencia de tallos dimórficos (3), presencia/ausencia de tallos con

células epidérmicas papilosas (5), orientación de las espinas en el tallo (6), consistencia de las espinas en las areolas del tubo receptacular (10), aumentó quince pasos la longitud de éste, con respecto al AMP, provocando una politomía entre *A. tetragonus*, los terminales del subg. *Peniocereus*, el subg. *Pseudoacanthocereus* y el clado *Pa. hollianus-S. donkelarii* (Fig. 29D). Estos caracteres representan para las especies de estos géneros y subgéneros (con excepción del clado *Pa. hollianus-S. donkelarii*, por razones de diseño de muestreo), sólidas hipótesis de homología apoyadas por estudios taxonómicos (Sánchez-Mejorada, 1974; Wallace y Gibson, 2002) y anatómicos (Herrera-Cárdenas *et al.*, 2000; Loza-Cornejo y Terrazas, 2002), lo cual justifica su integración dentro del análisis así como su importancia al soportar la definición de estos grupos.

Es importante mencionar que una codificación diferente del estado de carácter espinas rígidas y rectas en las areolas del tubo receptacular (10/0), en la celda correspondiente a la terminal de *C. albicaulis* con 1 o con ?, provoca la pérdida de resolución entre los clados *Acanthocereus-Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus*, *Peniocereus* subg. *Peniocereus* y *Pa. hollianus-S. donkelarii* (Fig. 29E). Esto implica que este carácter a pesar de haberse resuelto como una homoplasia, es muy importante para el sostenimiento del AMP. Wallace y Gibson (2002) ya habían mencionado que el estado de carácter “pelos en las brácteas florales” ha tenido importancia filogenética y también ha sido potencialmente informativo para relacionar taxa a nivel tribal, por lo que se recomienda la reevaluación de este carácter con estudios morfológicos más detallados y un muestreo más amplio.

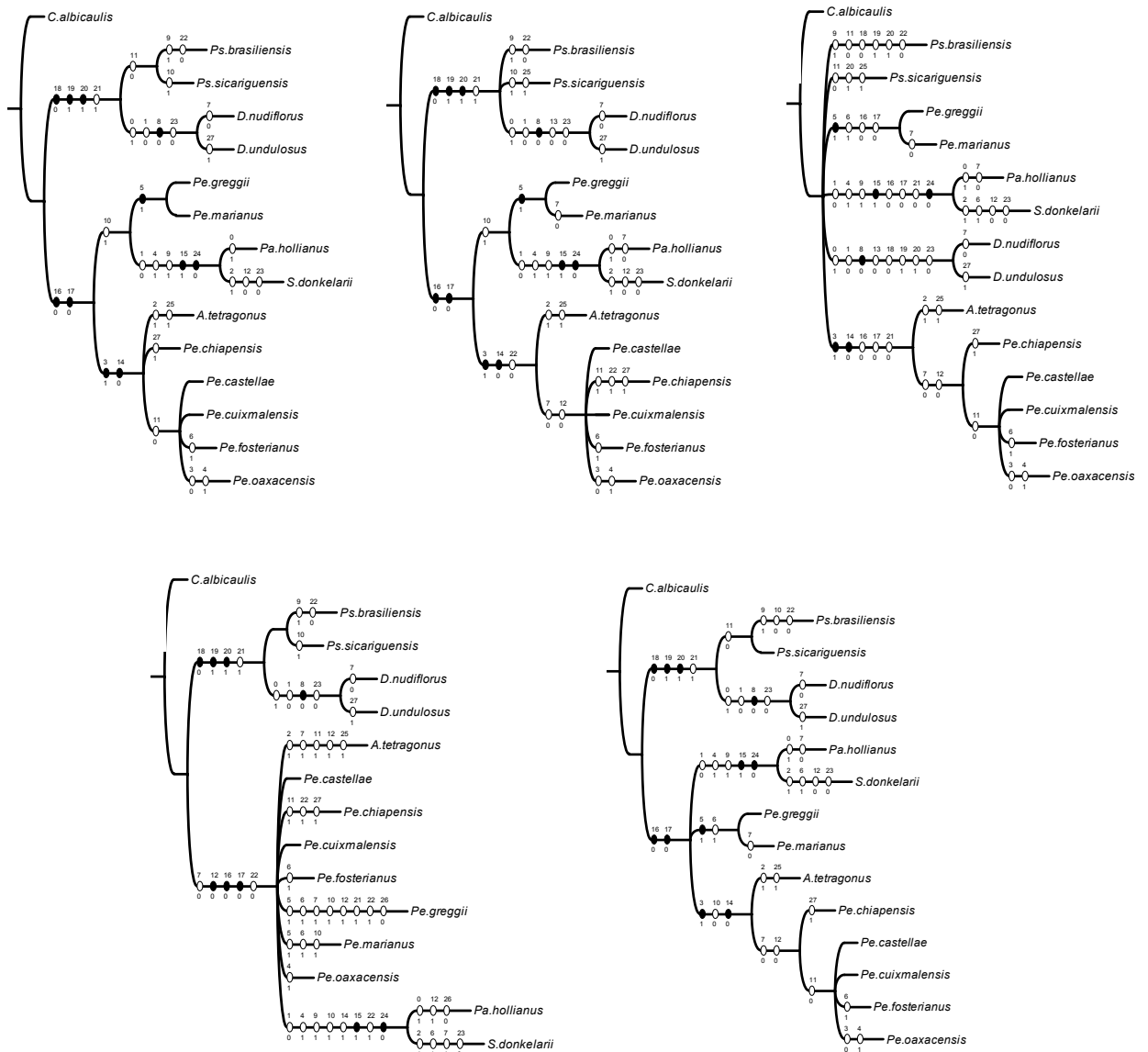


Figura 29. Árboles de consenso generados del análisis de remoción de caracteres. A. Remoción del carácter longitud de las flores (7) y longitud del fruto maduro (12). B. Remoción del carácter número de lóbulos en el estigma (11). C. Remoción del carácter color del fruto maduro (16), color de la pulpa del fruto (17), grosor del mesocarpo del fruto (19) y persistencia del fruto al madurar (20). D. Remoción del carácter presencia/ausencia de tallos dimórficos (3), presencia/ausencia de tallos con células epidérmicas papilosas (5), orientación de las espinas en el tallo (6) y consistencia de las espinas en las areolas del tubo receptacular (10). E. Codificación del carácter consistencia de las espinas en las areolas del tubo receptacular (10) con 1 o con ?, en la terminal de *C. albicaulis*.

CLAVE GENÉRICA Y SUBGENÉRICA DE LOS TERMINALES USADOS EN EL ANÁLISIS FILOGENÉTICO.

- 1. Plantas arbustivas y/o escandentes.....2
- 2. Tallos dimórficos.....3
 - 3. Flores de más de 14 cm de longitud; frutos de 5-12 cm de longitud; presencia de fibras sobre el floema 1° de los haces corticales.....*Acanthocereus*
 - 3'. Flores de 6-14 cm de longitud; frutos de 3-5 cm de longitud; ausencia de fibras sobre el floema 1° de los haces corticales.....*Peniocereus subg. Pseudoacanthocereus*
- 2'. Tallos monomórficos.....4
 - 4. Tallos pubescentes; espinas adpresas.....*Peniocereus subg. Peniocereus*
 - 4'. Tallos glabros; espinas ascendentes a divaricadas.....5
 - 5. Raíces adventicias ausentes.....6
 - 6. Areolas del fruto con espinas; frutos indehiscentes, caducos al madurar.....*Pseudoacanthocereus*
 - 6'. Areolas del fruto sin espinas; frutos dehiscentes, persistentes al madurar.....*Cereus*
 - 5'. Raíces adventicias presentes.....*Selenicereus*
- 1'. Plantas arbóreas y/o columnares.....7
 - 7. Areolas del tubo receptacular y fruto con espinas; frutos maduros dehiscentes, rojos o purpúreos, pulpa roja o púrpura.....*Pachycereus*
 - 7'. Areolas del tubo receptacular y fruto sin espinas; frutos maduros indehiscentes, verdes, pulpa blanca a verde.....*Dendrocereus*

CAPÍTULO 5. CONCLUSIONES GENERALES

El desconocimiento de la gran variabilidad morfológica descrita en *Acanthocereus*, llevó a varios autores, entre ellos a Britton y Rose a describir varias especies bajo este género. Asimismo, esta variabilidad expresada como una continuidad morfológica en la mayoría de los diferentes caracteres ya discutidos anteriormente en el capítulo 2, nos lleva a reconocer una especie en el género, *Acanthocereus tetragonus*, distribuyéndose ampliamente desde Florida y Texas hasta Colombia y Venezuela, a través de México, Centroamérica y las Antillas. Por otro lado, *A. chiapensis* tiene características diferentes de *Acanthocereus*. De hecho, con base en los caracteres morfológicos y anatómicos obtenidos en este estudio, *A. chiapensis* ha sido ya transferida a *Peniocereus* (Gómez-Hinostrosa y Hernández, 2005) (ver Capítulo 3).

Los resultados del análisis filogenético con datos morfológicos sugieren que el género *Peniocereus* es polifilético y *A. tetragonus* es hermano de *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus*. La agrupación de *Acanthocereus* y *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus* en un mismo clado, coincide con la propuesta de Arias *et al.* (2005) de transferir las especies de *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus* dentro de *Acanthocereus*. Por otro lado, géneros como *Dendrocereus* y *Pseudoacanthocereus*, cuyos integrantes alguna vez formaron parte de *Acanthocereus*, se encuentran formando clados bien soportados y alejados de *Acanthocereus*.

Aun existen problemas de delimitación a nivel específico entre algunas especies de *Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus*, por lo que una actualización de la revisión realizada por Sánchez-Mejorada (1974a) sería recomendable. Asimismo, el

desconocimiento del grupo hermano del clado *Acanthocereus-Peniocereus* subg. *Pseudoacanthocereus*, sugiere la realización de un nuevo análisis filogenético con datos tanto morfológicos, anatómicos, así como moleculares y un muestreo más amplio que dejaría ver probablemente, una mayor resolución a nivel genérico y específico entre estos. Con base en lo anterior, por el momento, en este estudio se mantiene a *Acanthocereus* como género monotípico.

CAPÍTULO 6. TRATAMIENTO TAXONÓMICO

HISTORIA TAXONÓMICA.

Las primeras descripciones de especies pertenecientes a lo que actualmente conocemos como *Acanthocereus*, fueron hechas por Linneo (1753) bajo el nombre de *Cactus tetragonus* y *C. pentagonus* basadas en la presencia de tallos con 4 y 5 costillas respectivamente. Miller (1768) y Haworth (1812) transfieren a *Cactus tetragonus* y a *Cactus pentagonus* al género *Cereus*, respectivamente. Posteriormente Pfeiffer (1837), agrupa a varias especies de *Cereus* en el grupo “Extensi” con “caule suberecto, ramis plerumque diffusis, gracilibus, 3-5 gonis, costis compressis” (tallos suberectos, ramas frecuentemente difusas, delgadas, 3 - 5 costillas compresas), reconociendo a *Cereus pentagonus* y validando en el mismo grupo a *C. acutangulus*, *C. princeps*, *C. baxaniensis*, *C. pellucidus* y *C. ramosus*. A diferencia de Pfeiffer, Schumann (1898) sólo reconoció a *Cereus baxaniensis* y a *C. greggii* dentro de la serie “Acutanguli”, ubicando a estos como parte de la subfamilia Cereoideae (=Cactoideae).

Fue Engelmann (1862) quien usó por primera vez el nombre de *Acanthocereus* como un nombre infragenérico para clasificar algunas especies de *Cereus* (aquellas con frutos espinosos, pero no pertenecientes a *Cereus* subg. *Echinocereus*) (Croizat, 1943; Heath, 1989; Hunt, 1991). Sin embargo Engelmann no validó el nombre ni tampoco estableció ningún carácter diagnóstico para distinguirlo del subg. *Echinocereus*.

Berger (1905), valida *Acanthocereus* como una subsección de *Cereus*, delimitándola por presentar tallos alargados, de 3 a 4 costillas; flores blancas, nocturnas; tubo receptacular con pocas escamas y cerdas tiesas o rígidas. Berger únicamente incluyó a *Cereus baxaniensis* dentro de esta subsección, describiendo a esta especie como “una

planta muy variable, con una gran cantidad de sinónimos descritos por diferentes autores”.

Britton y Rose (1909) retoman la clasificación de Berger (1905) y elevan *Acanthocereus* a nivel genérico, definido por presentar tallos alargados, erectos o reclinados, de 3 a 6 costillas, areolas de los tallos distantes una de otra, llevando tricomas cortos y espinas tiesas o rígidas; con flores largas, funeliformes, nocturnas; frutos espinosos, con pulpa roja y con semillas negras relativamente grandes. Algunos años más tarde, Britton y Rose (1920), ubican a *Acanthocereus* junto con *Cereus*, *Dendrocereus*, *Leptocereus*, *Pachycereus*, *Peniocereus* y varios otros, en la tribu Cereeae (Cuadro 6) y éstos a su vez en la subtribu Cereanae, reconociendo ocho especies para *Acanthocereus*: *A. colombianus*, *A. floridanus*, *A. horridus*, *A. occidentalis*, *A. subinermis*, *A. albicaulis*, *A. brasiliensis* y *A. pentagonus*, siendo descritas las cinco primeras como especies nuevas.

Posteriormente, Berger (1929) incluyó a *Acanthocereus* como un subgénero de *Cereus*, ubicándolo en la tribu Cereeae (= Cacteeae), siendo a su vez parte de la subfamilia Cereoideae (= Cactoideae). Berger reconoció tres especies, *A. acutangulus*, *A. horridus* y *A. pentagonus*, siguiendo el mismo criterio de Britton y Rose en considerar a esta última, como el nombre correcto en lugar del *C. baxaniensis*, que el mismo Berger (1905) había reconocido anteriormente como único representante de *Acanthocereus*.

Hummelinck (1938) neotipifica a *Acanthocereus tetragonus* (basiónimo: *Cactus tetragonus* Linneo), con un ejemplar de Curaçao, dándole preferencia a este nombre, sobre el de *A. pentagonus* (Hunt, 1998).

Croizat y Tamayo (1950) consideran que el género se compone de diez especies: *A. albicaulis*, *A. brasiliensis*, *A. floridanus*, *A. horridus*, *A. occidentalis*, *A. pentagonus*, *A.*

pitajaya, *A. subinermis*, *A. undulosus* y *A. sicariguensis*, siendo esta última descrita por los mismos autores en 1950. Borg (1970) reconoce un número similar de especies para el género (doce): *A. albicaulis*, *A. acutangulus*, *A. baxaniensis*, *A. brasiliensis*, *A. colombianus*, *A. floridanus*, *A. horribarbis*, *A. horribilis* y *A. occidentalis*, *A. pentagonus*, *A. subinermis* y *A. thalassinus*.

Más tarde, siguieron las complicadas clasificaciones de Backeberg (1958-62) y Buxbaum (1958). El primero dividió la subfamilia Cereoideae en dos tribus artificiales: Hylocereeae (epífitas) y Cereeae (terrestres). A su vez, este último grupo fue subdividido por Backeberg en subtribus: Boreocereeeae (géneros del norte), dentro del cual estaba incluido *Acanthocereus*, y Austrocereeeae (géneros del sur). Backeberg en esta primera clasificación, incluye las mismas ocho especies reconocidas por Britton y Rose (1920, 1923). La clasificación de Buxbaum, fue completamente diferente, tratando de reflejar una clasificación más natural de la familia basada especialmente en la morfología de las flores y semillas. Buxbaum (1958) y Endler y Buxbaum (1974) colocan a *Acanthocereus* dentro de la tribu Hylocereeae (Cuadro 6), subtribu Nyctocereinae, línea B Acanthocerei, por presentar flores grandes, funeliformes, blancas; pericarpelo espinoso y receptáculo con espinas sólo en la parte basal.

Hunt (1967), subdivide a la tribu Cacteeae en dos subtribus Cactinae y Cereinae, ubicando a *Acanthocereus* en esta última, dentro del grupo A, que comprende 27 géneros, agrupados por presentar tallos usualmente cilíndricos, de tres a varias costillas, articulados, con varias espinas frecuentemente aciculares, flor con tubo receptacular desnudo o escamoso, con fieltro o espinas, distribuidos en Norte y Sudamérica.

Backeberg (1977), con una concepción más laxa del grupo, reconoce en su obra 14 especies: *A. acutangulus*, *A. albicaulis*, *A. baxaniensis*, *A. brasiliensis*, *A. colombianus*,

A. floridanus, *A. horridus*, *A. maculatus*, *A. occidentalis*, *A. princeps*, *A. sicariguensis*, *A. subinermis*, *A. tetragonus* y *A. griseus*, esta última descrita por el mismo autor en 1965 y basada en un espécimen vivo cultivado en el jardín botánico Lès Cedres y recolectado por Thomas MacDougall con el número A-201, sin haber preservado un ejemplar tipo (Eggl, 1985; Gómez-Hinostrosa y Hernández, 2005).

Bravo (1978) circunscribe a *Acanthocereus* de manera muy similar a la de Britton y Rose (1920), reconociendo siete especies: *A. baxaniensis*, *A. griseus*, *A. horridus*, *A. occidentalis*, *A. pentagonus*, *A. subinermis* y *A. chiapensis*, siendo esta última descrita por la misma autora en 1972 y transferida a *Peniocereus* por Gómez-Hinostrosa y Hernández (2005), quienes reconocen a *A. griseus* como nombre inválido, asociado con *Peniocereus chiapensis*.

Benson (1982) reconoce a *Cereus pentagonus* de Linneo y coloca en sinonimia de éste último a *A. floridanus*.

Gibson y Nobel (1986), reconocen nueve especies de *Acanthocereus* y basándose en la clasificación de Buxbaum (1950, 1958) con algunas modificaciones, también lo colocan dentro de la tribu Hylocereeae.

Heath (1989) intenta resolver el problema de la tipificación de *Acanthocereus* y escribe una nota en donde atribuye la autoría del género a "(Engelmann) Britton et Rose" con *Cereus princeps* H. Würzb. ex Pfeiffer como tipo. Con relación a esta propuesta, Hunt (1991) aclara, que en efecto es Engelmann quien usa por vez primera el nombre de *Acanthocereus*, pero es Berger quien lo valida.

A partir de 1991, Hunt, interesado en el género *Acanthocereus*, comienza a escribir una serie de notas (Hunt, 1991, 1998, 2000), intentando aclarar la taxonomía del grupo y la gran confusión que existe en cuanto al verdadero número de especies que lo

conforman. Un año después, Hunt (1992) publica su listado de la familia Cactaceae, considerando cuatro especies reconocidas: *A. brasiliensis*, *A. sicariguensis*, *A. tetragonus* y *A. undulosus*. Por otro lado, *A. baxaniensis*, *A. chiapensis*, *A. colombianus*, *A. griseus*, *A. horridus*, *A. occidentalis* y *A. subinermis* las enlista como especies provisionalmente reconocidas. Asimismo coloca a *A. acutangulus*, *A. floridanus*, *A. pentagonus* y *A. princeps* bajo sinonimia de *A. tetragonus* y considera a *A. albicaulis* como sinónimo de *Cereus albicaulis*. También coloca a *A. maculatus* bajo sinonimia de *Peniocereus maculatus*.

Barthlott y Hunt (1993), intentan contribuir con un sistema más natural de clasificación de la familia usando nuevos datos a partir de microscopía electrónica de barrido en semillas, dándose así un nuevo arreglo de los géneros dentro de las tribus y agrupando a *Acanthocereus* junto con los géneros *Harrisia*, *Leptocereus*, *Peniocereus* y *Echinocereus* dentro de la tribu Echinocereeae (Cuadro 6). Estos mismos autores reconocen seis o más especies de *Acanthocereus* en América tropical y la región del Caribe.

En la segunda edición de su listado, Hunt (1999) reconoce a *Acanthocereus tetragonus* y provisionalmente reconoce a *A. baxaniensis*, *A. colombianus*, *A. horridus*, *A. occidentalis* y *A. subinermis*. Continúa considerando a *A. chiapensis* y *A. griseus* como probables *Peniocereus*.

Anderson (2001) reubica a *Acanthocereus* en la tribu *Pachycereeae* (Cuadro 6), junto con otros géneros afines como *Bergerocactus*, *Carnegiea*, *Cephalocereus*, *Corryocactus*, *Dendrocereus*, *Echinocereus*, *Escontria*, *Isolatocereus*, *Leptocereus*, *Myrtillocactus*, *Neobuxbaumia*, *Pachycereus*, *Peniocereus*, *Polaskia*, *Pseudoacanthocereus* y *Stenocereus*, separando al género *Cereus* y ubicándolo dentro

de la tribu *Cereeae*. Este autor reconoce seis especies: *A. baxaniensis*, *A. colombianus*, *A. horridus*, *A. occidentalis*, *A. subinermis* y *A. tetragonus*, sin hacer mención alguna de *A. chiapensis* ni de *A. griseus*.

Muy recientemente, en coincidencia con la conclusión de este trabajo de tesis, Hunt (2006), considera a *Acanthocereus* como un género monotípico.

El tipo de *Acanthocereus*.

Como ya se ha visto anteriormente, Hunt (1991) reconoció a *Cereus baxaniensis* Karw. ex Pfeiff., como la especie tipo de *Acanthocereus*, siendo Engelmann (1862) el primero que usó el nombre de *Acanthocereus* como un nombre infragenérico de las especies de *Cereus* (Croizat, 1943; Heath, 1989; Hunt, 1991) y posteriormente Berger (1905) fue quien lo validó. Esto va en contra de la designación de *Cactus pentagonus* Linneo propuesta por Britton y Rose (1909) y de *Cereus princeps* H. Würzb. ex Pfeiffer propuesta por Heath (1989). Sin embargo, el nombre *Cereus baxaniensis* es dudoso, debido principalmente a la carencia de un tipo, la descripción original tan ambigua y breve que no permite asegurar su asociación con *Acanthocereus*, así como su origen geográfico incierto, el cual Pfeiffer (1837) en su obra original escrita en alemán menciona que proviene de México, contrario a Zuccarini (1837) el cual le atribuye un origen cubano y posteriormente Schumann (1898) supone que fue colectada en México entre Córdoba y Veracruz.

Al no ser encontrado hasta la fecha ningún ejemplar de Karwinsky que corresponda con *Cereus baxaniensis*, no es posible confirmar la validez de este nombre. Lo anterior, nos lleva a reconocer el nombre más antiguo, *Cactus tetragonus* Linneo como la especie tipo de *Acanthocereus*, el cual estuvo basado en una planta del Hort. Cliff. 181,

recolectada en Curaçao, América. Su extravío (hoja 181 del Hort. Cliff.), sugiere que la lectotipificación realizada por Hummelinck (1938), con un ejemplar proveniente de Curaçao, sea tomada en cuenta (ver Heath, 1989; Hunt, 1991; 1998). Sin embargo Hummelinck cometió dos errores, primero, lectotipificó en lugar de neotipificar y segundo, designó dos ejemplares: *P. W. Hummelinck 196* (flor), *170* (fruto), que en realidad son sintipos. Actualmente, se ha encontrado únicamente la colecta de *P. W. Hummelinck 170* (fruto!) en el herbario de Utrecht (Holanda). Si en un futuro no se logra localizar el resto del material colectado por Hummelinck, la neotipificación de *A. tetragonus* con el ejemplar de *P. W. Hummelinck 170* (fruto), resolvería la situación.

Acanthocereus (Engelm. ex A. Berger) Britton & Rose

Contr. U.S. Nat. Herb. 12: 432. 1909.

Cereus subsección *Acanthocereus* Engelm. ex A. Berger, Missouri Bot. Gard. Rep. 16: 77. 1905.

Especie tipo: *Acanthocereus tetragonus* (L.) Hummelinck, Succulenta 20. 1938.

Plantas arbustivas, de hasta 5 m de altura. **Tallos** dimórficos, articulados, glabros, erectos, difusamente postrados o decumbentes, rastreros o péndulos, de color verde; tallos desarrollados con 3 a 5 costillas. **Areolas** usualmente hemiesféricas, con espinas de tamaño variable, difícilmente diferenciables en radiales y centrales, radiando en varias direcciones, generalmente de longitud desigual. **Flores** hipocrateriformes, generalmente de 15 a 30 cm de longitud, blancas, de anthesis nocturna, anteras amarillas; estigma de color blanco cremoso. **Frutos** esféricos a ovoideos, generalmente de 5.5 a 11.5 cm de longitud, con perianto persistente, rojos cuando maduros, haciendo dehiscencia longitudinal de manera irregular. **Semillas** desde circulares a orbiculares hasta ampliamente ovals, extremadamente grandes, de hasta 4.8 x 4.6 mm, negras, brillantes. **Fibras** sobre el floema primario de los haces corticales.

Género que comprende una sola especie con una amplia variabilidad morfológica, distribuida desde el SE de Estados Unidos (Florida y Texas) y el Norte de México (Sonora y Tamaulipas) hasta Colombia y Venezuela. Habita principalmente en bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios a lo largo de la costa del Pacífico y el Atlántico, en altitudes de 0 a 1500 m.

Acanthocereus tetragonus (L.) Hummelinck, Succulenta (Netherlands) 20 (11): 165-170. 1938. *Cactus tetragonus* L., Species Plantarum 1: 466. 1753. *Cereus tetragonus* (L.) Miller, Gard. Dict. ed. 8 (2). 1768. Non *Cereus tetragonus* Haw., 1812, nec K. Schum., 1898, nec Britton & Rose, 1920. TIPO: ANTILLAS HOLANDESAS. Curaçao, Seroe Christoffel, 18 Dec. 1934, *P. W. Hummelinck 196* (flor), *170* (fruto!). (Lectotipo, U!). Hummelinck designó erróneamente como lectotipo de esta especie a los dos ejemplares mencionados. Hasta el momento, únicamente se ha encontrado el ejemplar *P. W. Hummelinck 170* (fruto!) en U. Si en un futuro no es localizado el resto del material recolectado por Hummelinck, la neotipificación de *A. tetragonus* con el ejemplar de *Hummelinck 170*, resolvería la situación.

Acanthocereus pentagonus (L.) Britton & Rose, Contr. U.S. Natl. Herb. 12 (10): 432-433. 1909. *Cactus pentagonus* L., Species Plantarum 1: 467. 1753. *Cereus pentagonus* (L.) Haw., Syn. Pl. Succ. 180. 1812. TIPO: Desconocido.

Acanthocereus horridus Britton & Rose, Cactaceae 2: 122. 1920. *Cereus horribilis* A. Berger, Kakteen 124. 1929; non *Cereus horridus* Otto considerado por Pfeiffer, Allg. Gartenz. 5: 370. 1837. TIPO: GUATEMALA, 1909, *Eichlam 34788* (Lectotipo, aquí designado: NY! núm. código de barras 00118675; Isolectotipo, US! no. ejemplar 1821053). En el protólogo, Britton y Rose (1920) hacen referencia a dos sintipos: *Eichlam 34788* y *Nelson 2729*. El lectotipo es muy similar y se presume sirvió de modelo para la ilustración basada en el tipo (Britton & Rose, Cactaceae 2: 122. 1920, Fig. 181). Existen en NY y US ejemplares de flores, presumiblemente obtenidas de material cultivado del tipo, las cuales fueron recolectadas años después de la colecta original hecha por Eichman.

Acanthocereus colombianus Britton & Rose, Cactaceae 2: 122. 1920. TIPO: COLOMBIA. BOLÍVAR: Calamar, sandy thicket, 15 - 25 m, 10 Jul. 1917, *F. W. Penell & H. H. Rusby 23* (Holotipo, NY! núm. código de barras 00118682).

Acanthocereus subinermis Britton & Rose, Cactaceae 2: 125. 1920. TIPO: MÉXICO. OAXACA: Loc. Between Mitla and Oaxaca, 5 - 6 Sep. 1906, *J. N. Rose & J. S. Rose 11304* (Lectotipo, aquí designado: NY! núm. código de barras 00118678. En el protólogo, Britton y Rose (1920) hacen referencia a un sintipo: *Rose 11304*, colectado en 1908. Esta fecha es errónea, ya que el ejemplar fue colectado en 1906. En el herbario US existe un ejemplar marcado como tipo (núm. de ejemplar 535967) con dos mitades de flores, presumiblemente colectado por *Rose 11304*, en cuya etiqueta se menciona la localidad Tehuacán, México. Este ejemplar debe de ser descartado como tipo debido a que no corresponde con la localidad mencionada en el protólogo.

Acanthocereus occidentalis Britton & Rose, Cactaceae 2: 125. 1920. TIPO: MÉXICO. SINALOA: Vicinity of San Blas, near the river in thickets, 24 Mar. 1910, *J. N. Rose et al. 13431* (Holotipo, US! núm. ejemplar 636255; Isotipo, NY! núm. código de barras 00118677).

Acanthocereus floridanus Small ex Britton et Rose, Cactaceae 4: 276. 1923. TIPO: EUA. FLORIDA: Key Largo, 1918, *J. K. Small s. n.* (Lectotipo aquí designado, US! núm. ejemplar 1814254). El lectotipo designado se escogió de entre dos sintipos mencionados en el protólogo, uno colectado en diciembre de 1917 (Florida, Hammock, Key Largo,

Dec., *J. K. Small s. n.*, NY! núm. código de barras 00118674; y el otro en 1918. Un ejemplar adicional depositado en NY! núm. código de barras 00118673, junto con el material en espíritu, es duplicado del sintipo colectado en 1917. El lectotipo designado por Benson en *The Cacti of the United States and Canada*: 935. 1982, es incorrecto, debido a que citó dos ejemplares diferentes. En el protólogo se menciona que esta especie se diferencia de *A. pentagonus* por presentar un perianto mucho más corto (8-10 cm de largo) y un ovario más espinoso. Esta descripción se ajusta perfectamente a la flor presente en el lectotipo designado, siendo ésta una flor probablemente inmadura (con anteras cerradas) y poco desarrollada.

Acanthocereus baxaniensis (Karw. ex Pfeiff.) Borg, *Cacti* 132. 1937. *Cereus baxaniensis* Karw. ex Pfeiff., *Enum. Cact.* 108.1837. TIPO: Desconocido. Nombre frecuentemente asociado con plantas pertenecientes a *Acanthocereus tetragonus* que se distribuyen en el Golfo de México (Tamaulipas a Campeche). Debido a que no se ha encontrado ningún ejemplar de Karwinsky, no es posible confirmar la validez de este nombre. Asimismo, la breve descripción original no permite asegurar su asociación con *Acanthocereus*. *Cereus baxanus* Karw. ex Zucc., *Pl. Nov. Monac.* [fasc. 3] in *Abh. Bayer. Akad. Wiss. München* 2: 734. 1837. Este nombre es una variante ortográfica de *Cereus baxaniensis* Karw.

Acanthocereus guatemalensis Marshall & Bock, *Cactaceae*: 91. 1941. *Nom. nudum*. Este nombre fue usado en referencia a una forma robusta de *A. horridus* y posteriormente de *A. colombianus* (Marshall, 1943).

Acanthocereus pitajaya Dugand, *Phytología* 13(6): 381. 1966; *non Cactus pitajaya* Jacq., *Enum. Pl. Carib.* 23. 1761. *nom. nudum*. La publicación de este nombre carece de una descripción y de tipo.

Acanthocereus princeps (H. Würzb. ex Pfeiff.) Backeb., *Descr. Cact. Nov.* 3: 5. 1963. *Cereus princeps* H. Würzb. ex Pfeiff., *Enum. Cact.* 105. 1837. TIPO: Desconocido. El nombre es asociado frecuentemente con *Acanthocereus tetragonus*.

Acanthocereus tetragonus var. *micracanthus* Dugand, *Phytologia* 13: 383. 1966. El ejemplar *Dugand 6018*, citado por el autor, no ha sido localizado.

Cereus prismaticus (Willd.) Haw., *Suppl. Pl. Succ.* 77. 1819. *Cactus prismaticus* Willd., *Enum. Pl. Suppl.* 32. 1813. TIPO: Desconocido. Britton & Rose, *Cactaceae* 2: 123. 1920, lo colocan como sinónimo de *Acanthocereus pentagonus*.

Cereus ramosus Karw. ex Pfeiff., *Enum. Cact.* 107. 1837. Tipo: Desconocido. Nombre probablemente relacionado a *Acanthocereus baxaniensis* (Pfeiffer, 1837).

Cereus variabilis Engelm., *Bost. Journ. Nat. Hist.* 5: 205. 1845; *non Cereus variabilis* Pfeiffer, 1837. TIPO: Desconocido. El nombre es asociado frecuentemente con *Acanthocereus tetragonus*.

Cereus nitidus Salm-Dyck, *Cact. Hort. Dyck.* 1849. 211. 1850. TIPO: Desconocido.

Cereus vasmeri Young, Fl. Texas 276. 1873. TIPO: Desconocido. Britton & Rose, Cactaceae 2: 123. 1920, lo colocan como sinónimo de *Acanthocereus pentagonus*.

Cereus dussii K. Schum., Gesamtb. Kakteen 89. 1897. TIPO: ANTILLAS FRANCESAS. Guadeloupe, 11 Sep. 1894, *P. Duss 3505* (Lectotipo, aquí designado: NY!; Isolectotipo, NY!). En el protólogo, Schumann (1897) hace referencia a un sintipo: *Duss 3505*.

Cereus arcuatus Karw. ex Zucc., Pl. Nov. Monac. [fasc. 3] in Abh. Bayer. Akad. Wiss. München 2: 680. 1837. TIPO: Desconocido. Nombre basado supuestamente en una colecta de Karwinsky hecha cerca de Totolapan, Oaxaca. En esta región se han colectado plantas claramente identificables con *Acanthocereus tetragonus*, por ejemplo *C. Gómez-Hinostrosa 2045*.

Cereus bajanensis Werkle, Monatsschr. Kakteenk. 15:166. 1905. *Nom. nudum*. Este nombre fue tratado como sinónimo de *Acanthocereus pentagonus* (Britton & Rose, 1920) y de *Cereus acutangulus*, este último también por mucho tiempo considerado como sinónimo de *Acanthocereus tetragonus* (Hunt, 2000).

Plantas arbustivas, generalmente ramificadas desde la base, en ocasiones con un tallo principal bien diferenciado, que en individuos adultos viejos es cilíndrico o subcilíndrico, de hasta 20 cm de diámetro, con peridermis gruesa. **Raíces** generalmente fibrosas, a veces tuberosas; en ocasiones desarrollando raíces adventicias cuando los tallos establecen contacto con el suelo. **Tallos** de color verde olivo a verde claro, a veces tornándose negruzcos en ejemplares herborizados; tallos jóvenes cilíndricos, con 5-7 costillas, con areolas muy próximas entre sí, con espinas más o menos suaves y flexibles al tacto, generalmente amarillas, más numerosas que en los tallos desarrollados; tallos desarrollados alados, de 6-12 cm de ancho, con 3-4(5) costillas conspicuamente diferenciadas, con areolas muy distantes entre sí, con espinas rígidas y punzantes, de color grisáceo, generalmente con la punta color pardo. **Areolas** con fieltro de color marrón a grisáceo tendiendo a perderse con la edad; espinas aciculares, rara vez subuladas, a veces algo aplanadas en la base, generalmente bulbosas en la base, ascendentes a divaricadas, de 0.2-10 cm de longitud, presentando de (4)5–11(18) espinas por areola. **Flores** de (15)17-24(30) cm de longitud en anthesis, blancas a amarillo pálido, aromáticas, con numerosas areolas en el pericarpelo y en menor medida a lo largo del tubo receptacular, sostenidas por una hoja rudimentaria o escama, con espinas perennes o a veces sin espinas; pericarpelo subgloboso a ovado, de 2-2.5 cm de diámetro, de color verde claro, con podarios tuberculados; areolas de 2-3 mm de

diámetro, separadas entre si de 3-10 mm, con 0-3(4) espinas hasta de 1 cm de largo; ovario elipsoidal a ligeramente ovoide a obovoide, de 16-22 mm de longitud y 10-15 mm de diámetro; tubo receptacular cubierto por podarios imbricados, decurrentes, poco evidentes, de color verde claro, areolas con 0-3(4) espinas hasta de 1.4 cm de largo; segmentos externos del perianto deltados a ensiformes, cuspidados a agudos, margen entero, dentados hasta aserrados, succulentos haciéndose membranosos hacia el interior, verdes a rojizos hasta amarillo-verdoso a crema, de 1-5.5 cm de longitud y de 0.8-1.1 cm en su parte más ancha; segmentos internos lanceolados a estrechamente lanceolados, acuminados, margen entero a diminutamente aserrado o denticulado, membranosos, blancos o crema, de 5-6 cm de longitud y de 0.6-0.9 cm en su parte más ancha; estambres surgiendo a partir del primer tercio basal del tubo receptacular; filamentos de 2.5-5 cm de largo, blancos; anteras basifijas, de 2-3 mm de largo; estilo masivo de 12 a 20 cm de longitud, que generalmente esta por encima de los estambres, de color blanco a crema; estigma lobado, radiado, compuesto por 11-13(15) lóbulos alargados, bien diferenciados, de 1-1.5 cm de largo. **Frutos** generalmente tuberculados, de 5.5-8.5(11.5) cm de longitud, de (0)2-7 espinas no caducas por areola, con abundante pulpa roja y de sabor dulce. **Semillas** simétricas; periferia con células grandes bien diferenciadas, con una quilla poco o bien diferenciada; borde expandido alrededor del hilo, células abruptamente pequeñas alrededor del hilo, uniformes, isodiamétricas, límites anticlinales elevados o acanalados, rectos; relieve convexo; región hilar micropilar de tamaño medio, micrópilo conjunto, pero separado por una banda esclerificada. $2n = 22$. (Fig. 30A-C).

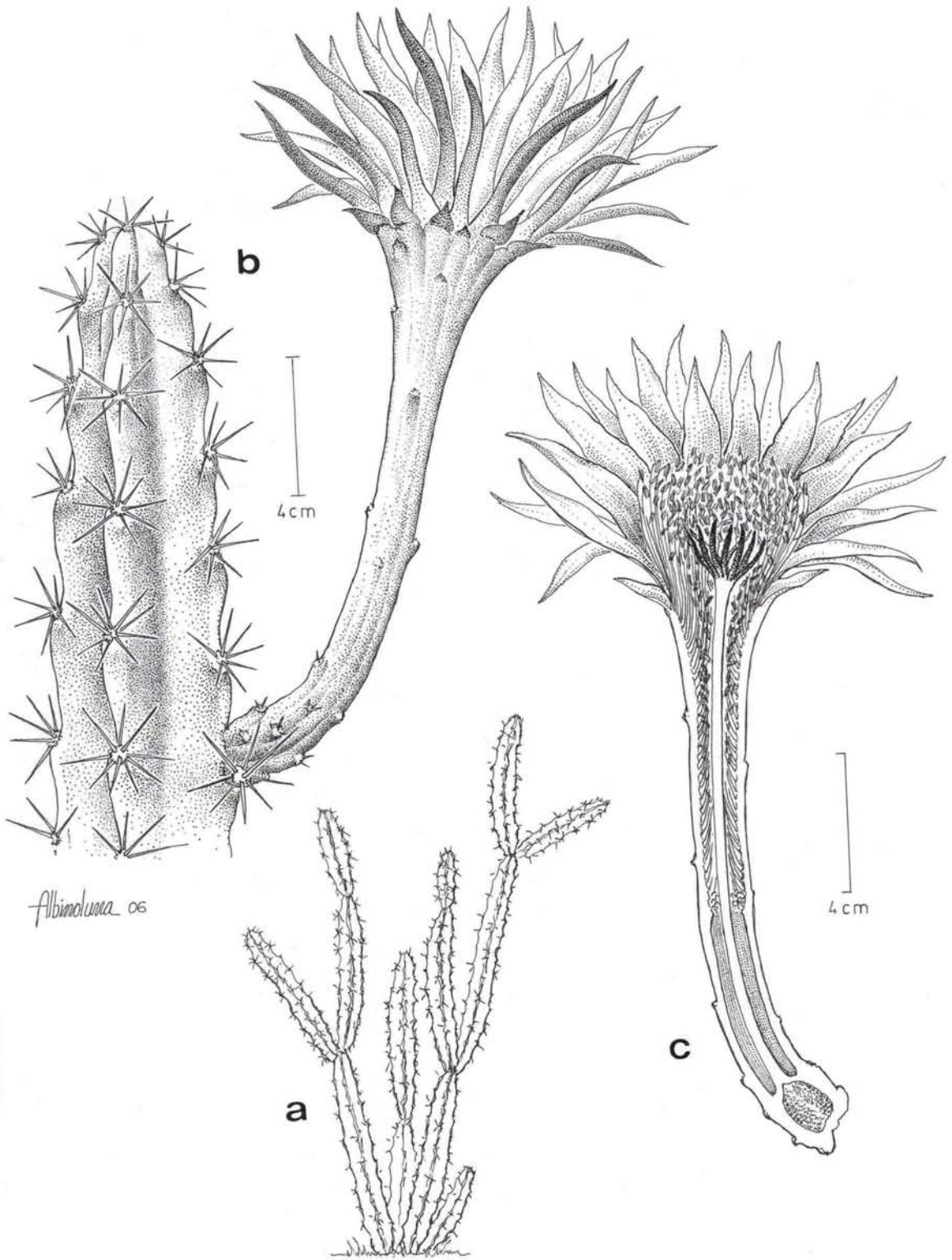


Figura 30A. *Acanthocereus tetragonus* (L.) Hummelinck. a. Hábito. b. Tallo con flor. c. Flor; a-c, Gómez-Hinostrosa 2101 (Campeche).

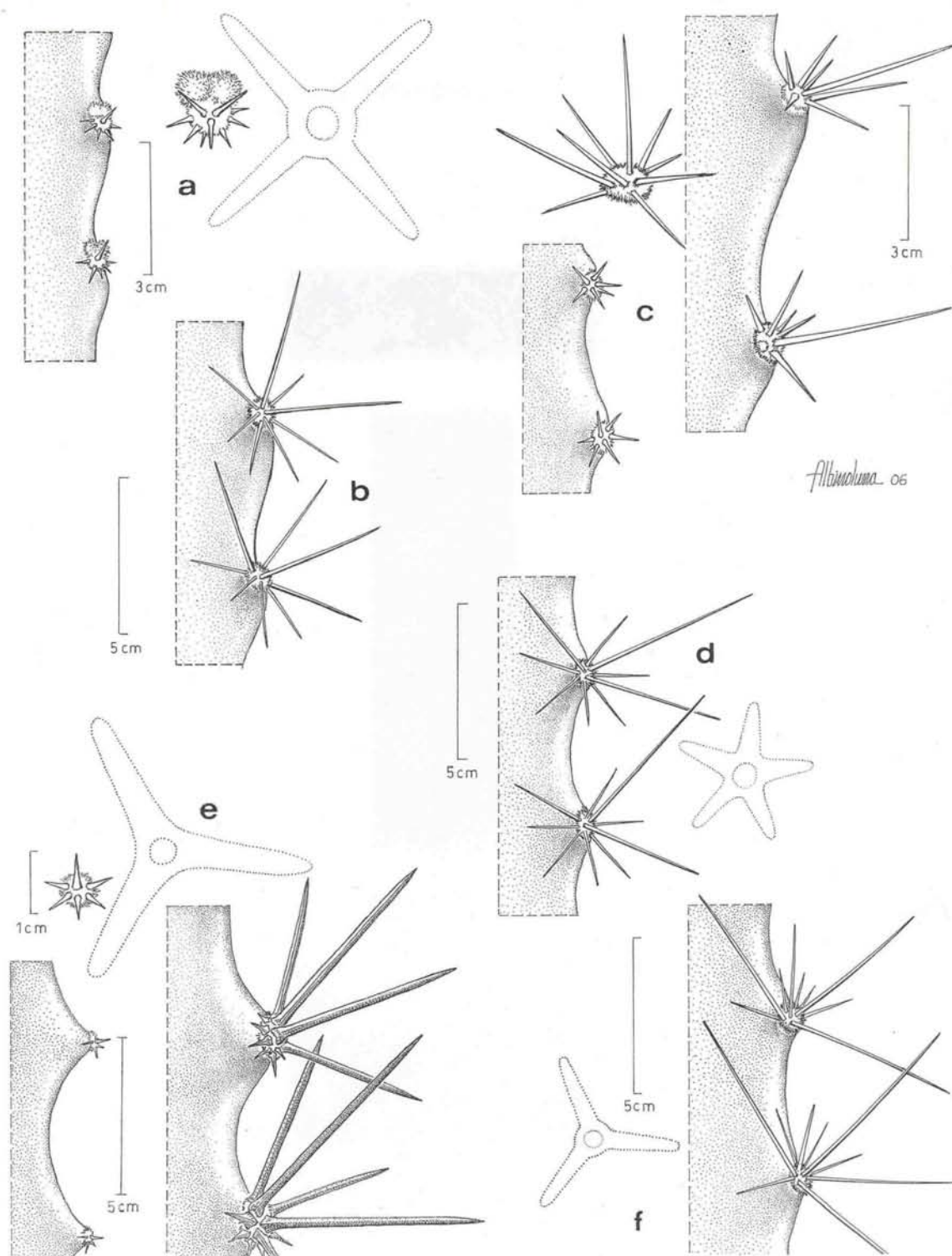


Figura 30B. Variabilidad entre los espacios interareolares del margen de la costilla (convexos, cóncavos y ligeramente cóncavos), así como en cuanto al tamaño de las espinas (longitud y grosor) en *Acanthocereus tetragonus*. a. Gómez-Hinostrosa 2038 (Oaxaca). b. Gómez-Hinostrosa 2210 (Chiapas). c. Gómez-Hinostrosa 2081 (Chiapas). d. Gómez-Hinostrosa 2101 (Campeche). e. Gómez-Hinostrosa 2249 (Guatemala). f. Gómez-Hinostrosa 1953 (Michoacán).

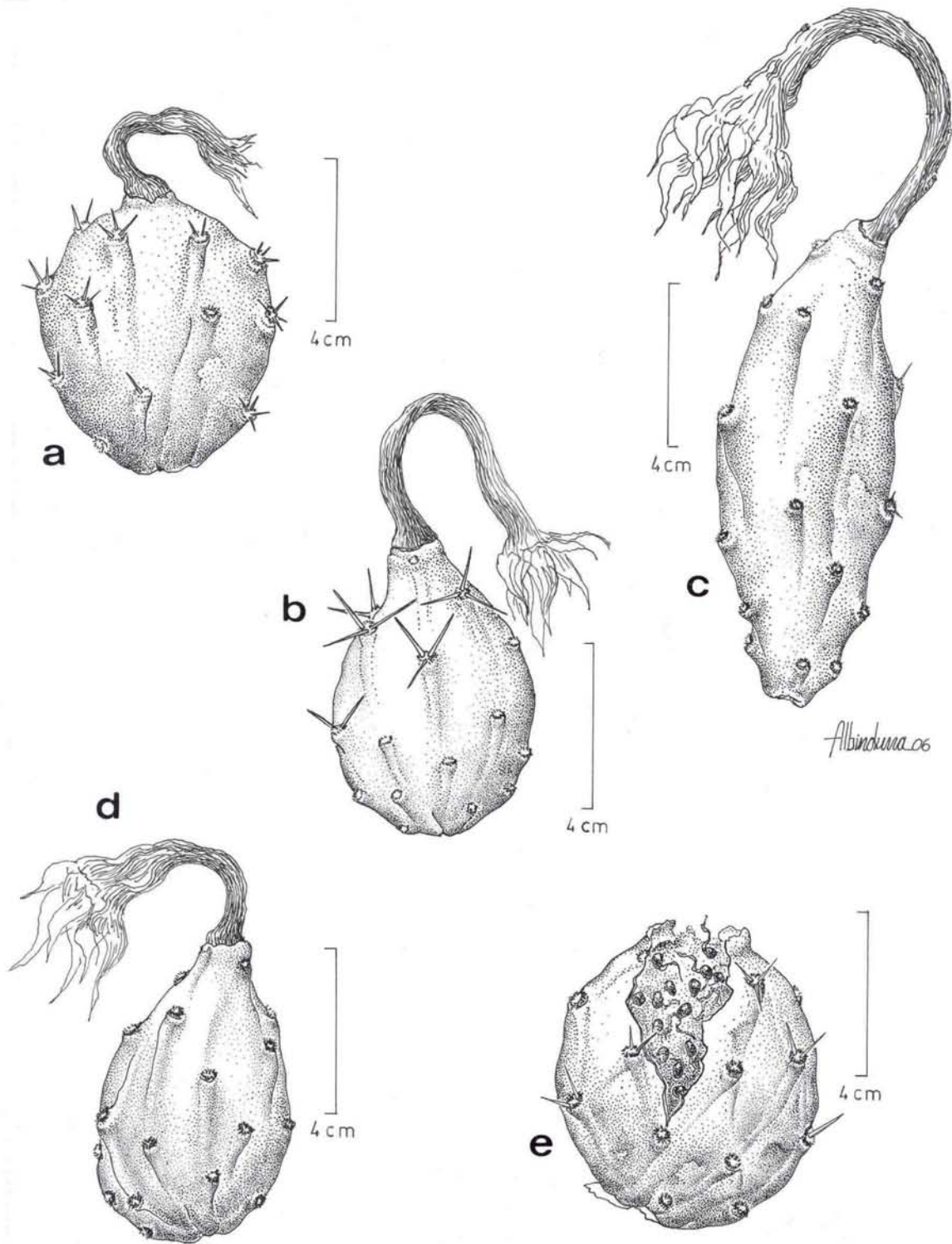


Figura 30C. Variabilidad morfológica en los frutos de *Acanthocereus tetragonus*. a. e. Gómez-Hinostrosa 2230 (Veracruz). b, d. Gómez-Hinostrosa 1953 (Michoacán). c. Gómez-Hinostrosa 1993 (Jalisco).

Distribución y hábitat.

Acanthocereus tetragonus presenta una amplia área de distribución que va desde los 26° 34' Norte hasta los 2° 58' Sur, abarcando el sureste de Estados Unidos y noroeste de México hasta Colombia y Venezuela. Su área de distribución en los Estados Unidos incluye los estados de Florida y Texas; en México se distribuye en los estados del noreste y centro, desde Nuevo León y Tamaulipas, a través de toda la costa del Golfo hasta la Península de Yucatán y la región del sureste, y por el lado del Pacífico a través de toda la costa desde Sonora hasta Chiapas. Se le registra en todos los países centroamericanos con excepción de Belice. En Sudamérica se le ha registrado en los departamentos colombianos de Bolívar, Cundinamarca, Huila y Magdalena y para Venezuela en los estados de Aragua, Bolívar, Carabobo, Carazo, Falcón, Guárico, Sucre, Trujillo y Zulia. También se distribuye en gran parte del arco antillano, registrándose en Cuba, Islas Vírgenes, Dominica, Martinica, Guadeloupe y Trinidad y Tobago (Fig. 31).

Habita principalmente en bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios, aunque también se le ha registrado en humedales, manglares, dunas, matorrales costeros y rara vez en matorrales xerófilos, en suelos arcillosos, calcáreos, arenosos, desde el nivel del mar hasta los 1500 m de altitud.

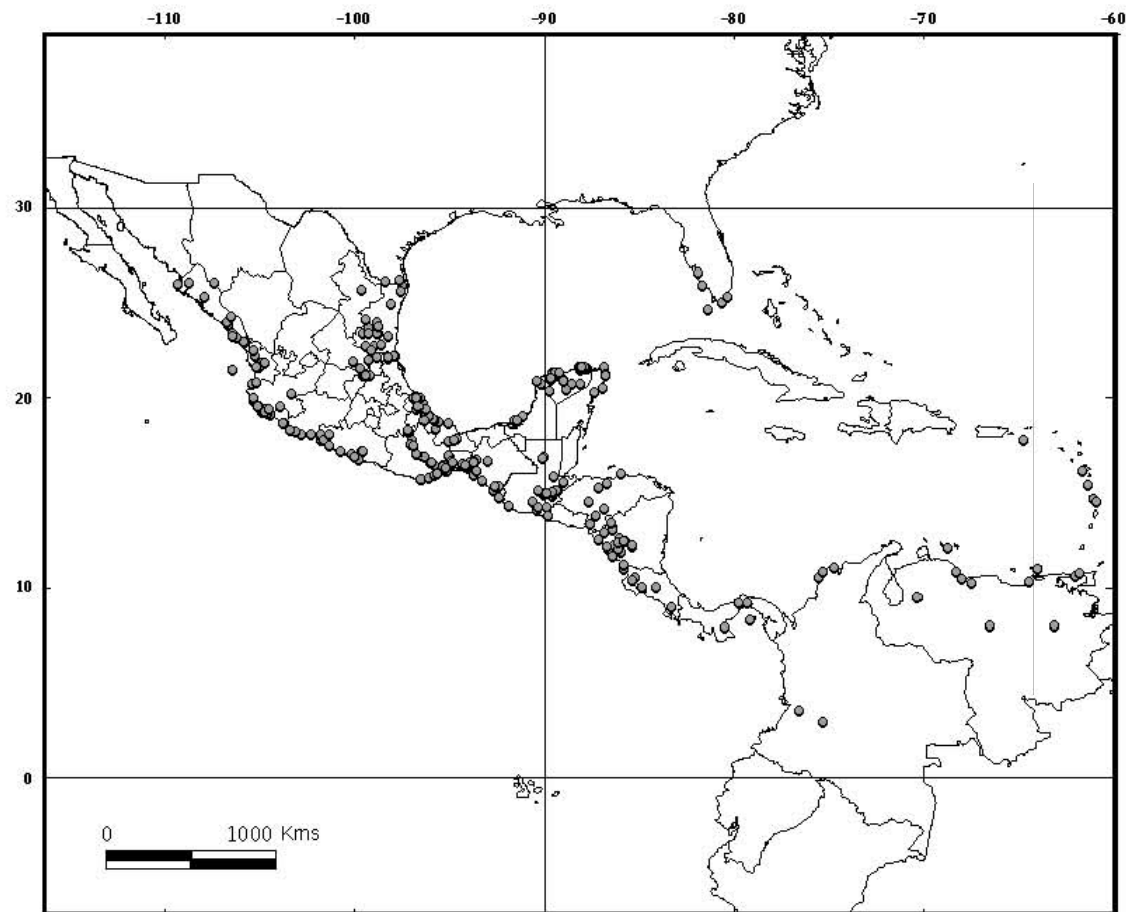


Figura 31. Distribución geográfica de *Acanthocereus tetragonus*.

Fenología.

La floración ocurre generalmente desde el mes de mayo hasta octubre (Cuadro 9). Se ha observado que el pico de la floración es en los meses de junio, julio y agosto. En cuanto a la fructificación, se tienen registros que van desde junio a octubre (Cuadro 9), con una mayor frecuencia en agosto y septiembre. Como ya se ha mencionado anteriormente, las flores son de antesis nocturna y sólo abren durante una noche. Los tépalos de las flores se empiezan a expandir en el crepúsculo y abren completamente ya en la noche cerrada (cerca de las 9:00 a 11:00 PM). Éstas se mantienen abiertas hasta el amanecer, y en algunos casos hasta ya entrada la mañana (9:00 a 10:00 AM). Las flores presentan un aroma dulce y agradable.

Cuadro 9. Temporada de floración y fructificación de *A. tetragonus*. Información obtenida de ejemplares de herbario.

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Flor					X	X	X	X	X	X		
Fruto						X	X	X	X	X		

Polinización.

Acanthocereus es uno de los géneros que presenta el síndrome de polinización por esfíngidos o esfingofilia (Grant y Grant, 1979; Gibson, 2001). Las especies con este síndrome presentan flores de color blanco a crema, con largos y frecuentemente estrechos tubos florales y un receptáculo generalmente amplio; antesis nocturna; emisión de un aroma fuerte, agradable y dulce; anteras dehiscentes que abren durante

el atardecer o en la oscuridad; filamentos de los estambres generalmente blancos; producción de una gran cantidad de néctar con una relativamente baja concentración de azúcar (cerca del 20 %), pero una concentración relativamente rica en sacarosa (Gibson, 2001). Sin embargo, cabe mencionar, que hasta el momento no se tiene conocimiento de algún registro de observación de un esfíngido en una flor de *Acanthocereus*. Existen otros visitantes florales en *Acanthocereus* de los cuales sí se tiene registro, se trata de escarabajos del género *Phyllophaga* (Gómez-Hinostrosa y González 2101). Estos escarabajos se les encuentra forrajeando entre la maraña de filamentos y anteras dentro de la flor, siendo probables comedores de polen, de estambres o del tejido interno del receptáculo de la flor. Otros escarabajos del género *Carpophilus* han sido encontrados en la base de las flores de *Echinocereus* y *Opuntia*, forrajeando los estambres, el polen y algunas veces también los tépalos. El polen ha sido comúnmente encontrado adherido a los pelos del cuerpo de los escarabajos y por tanto, se creía que éstos eran polinizadores (Grant y Connell, 1979). Sin embargo, un examen más detallado ha revelado que los escarabajos *Carpophilus* son en realidad comedores de tejido y de polen, y no polinizadores. Es muy probable que al igual que los escarabajos *Carpophilus*, estos escarabajos del género *Phyllophaga* encontrados en las flores de *Acanthocereus*, no tengan ningún efecto en la polinización.

Dispersión.

La zoocoria es el modo más común de transporte de semillas para diferentes especies de cactáceas (Valiente-Banuet y Godínez-Alvarez, 2002). El tipo de dispersión de las semillas en *Acanthocereus* es por endozoocoria, siendo aparentemente las aves (Berlanga, 1991) los principales agentes dispersores. Los

frutos al madurar se vuelven de color rojo y presentan dehiscencia longitudinal, exponiendo su llamativa pulpa roja (Fig. 7D y 7E). Sin embargo, también se ha registrado el consumo de frutos maduros y casi maduros, antes de haber ocurrido la dehiscencia. Cuando esto ocurre, las aves picotean el fruto de manera lateral, hasta hacerles un boquete, y por ahí extraen la pulpa junto con las semillas (Gómez-Hinostrosa y Cervantes 2045). Se sabe que en Texas, los frutos son consumidos por codornices (*Colinus virginianus*) y por algunos mamíferos como el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*), el pecarí de collar (*Tayassu tajacu*) y el mapache (*Procyon lotor*) (Everitt *et al.*, 2002), aunque hasta el momento, nadie ha demostrado que estos últimos actúen como agentes dispersores.

Otros insectos asociados.

En este estudio ya fue mencionada la presencia de hormigas sobre plantas de *Acanthocereus*. Las hormigas son atraídas por una solución azucarada que es secretada en la parte abaxial de las pequeñas escamas que sostienen a las areolas y que se encuentran principalmente en el tubo receptacular de la flor, en el pericarpelo y también en el fruto inmaduro (Gómez-Hinostrosa y Oropeza 1952, 1953; Gómez-Hinostrosa *et al.* 2243; Gómez-Hinostrosa *et al.* 2245). Esta aparente relación mutualista, observada únicamente en la época de floración y fructificación, corresponde a la que describe Bentley (1977) entre planta y hormiga, en donde las hormigas protegen a la planta contra el ataque de los herbívoros.

Otros insectos, tales como larvas de díptero (familia Muscidae) han sido registradas alimentándose dentro de las flores marchitas de *Acanthocereus* y de restos florales en avanzado estado de descomposición (Gómez-Hinostrosa y Oropeza 1970;

Gómez-Hinostrosa y Rosell 2230). También existen registros de *Drosophila martensis* (mosca de la fruta asociada estrechamente a cactáceas) desarrollándose en frutos de *A. tetragonus* en Venezuela (Benado *et al.*, 1984). Asimismo, se ha registrado al coleóptero *Metamasius spinolae* alimentándose de brotes tiernos de “*A. occidentalis*” (Portillo *et al.*, 2004), al igual que larvas de coleóptero alimentándose en el interior de los frutos maduros (Gómez-Hinostrosa y Oropeza 1953).

Además de los parásitos de díptero, se ha encontrado alimentándose de los tallos jóvenes de *Acanthocereus* a una oruga de lepidóptero (Familia Pyralidae) (Gómez-Hinostrosa y Cervantes 2081). También existen registros de un hemíptero de la familia Pseudococcidae [*Hypogeococcus festerianus (pungens)*] infestando plantas de *A. tetragonus* y de otras Cereae como *Pilocereus royenii* (Helmuth Zimmermann, com. pers.).

Usos.

Acanthocereus es ampliamente utilizado por el hombre como alimento, cerco vivo, forraje, de manera ornamental y como medicina (Casas y Barbera, 2002; observ. pers.). Sus tallos tiernos se consumen como verdura en varios estados de México, tales como Veracruz, Puebla y Oaxaca (Bravo y Scheinvar, 1995; Arias *et al.*, 1997; Casas y Barbera, 2002; Portillo *et al.*, 2004). A pesar de que sus frutos son dulces, no son tan consumidos debido a su poca pulpa y numerosas semillas de gran tamaño. Sin embargo, existen reportes de que en Sonora, Sinaloa y Nayarit, indígenas Mayos, Huicholes y Tarahumaras llegan a cosecharlos (Bravo y Scheinvar, 1995; Yetman y Van Devender, 2003). Como cerco vivo es también utilizado en algunas regiones rurales de México (Bravo y Scheinvar, 1995), tales como Veracruz (Cházaro y

Márquez, 1986; Avendaño y Acosta, 2000), Puebla, Oaxaca y en Guatemala. Es cultivada como planta ornamental en casas, restaurantes y paraderos a los lados de las carreteras. En cuanto al uso medicinal, existen reportes de su uso para controlar la presión y la diabetes [(Juárez y Goytia, 2004) <http://www.tupublicas.com/docs/11-01-04-03-2004-expocien.pdf>, consultado en junio de 2006]. También se le atribuyen posibles usos en la industria alimenticia, farmacéutica y cosmetológica, debido a la presencia de oxhidrilos fenólicos, esteroides, triterpenos, carbohidratos, sesquiterpen-lactonas, flavonas y alcaloides (Garza-Padrón *et al.*, 2004).

Existen varios nombres comunes utilizados en las diversas regiones en donde se distribuye *Acanthocereus tetragonus*, los cuales se muestran en el Cuadro 10.

Estado de conservación.

Se ha enlistado como especie amenazada en el Acta de Preservación de especies nativas de Florida (Plants in the Preservation of Native Flora of Florida Act. Chapter 5B-40, Florida Administrative Code. 1998, amended.), y también se reporta como escasa en las regiones semiáridas de Venezuela (Benado *et al.*, 1984). En otros países como en México, se ha calculado que la destrucción desmedida de la selva baja caducifolia (el principal hábitat de *A. tetragonus*), ha sido del 50% de su área original (Trejo, 2005), lo que probablemente incide de manera importante en sus poblaciones. Sin embargo, esta especie de tan amplia distribución, presenta una gran capacidad de adaptación a condiciones de perturbación, desarrollándose relativamente bien en potreros y acahuales, por lo que en México no se le puede considerar como una especie amenazada.

Cuadro 10. Nombres comunes utilizados en diferentes lugares para *Acanthocereus tetragonus*.

País, estado o región	Nombre común
Texas y Florida	"organo", "night blooming cereus", "barbed-wire cactus", "triangle cactus", "dildo cactus".
Costa del Pacífico Mexicano	"bajinco", "nopal estrella", "nopal de tres lomos", "pitaya", "reyna de la noche", "tasajillo", "tasajo", "tuna de pitaya".
Tamaulipas	"jacobino", "jacube".
Veracruz, Puebla y parte de Oaxaca (región del Valle Tehuacan-Cuicatlán)	"crucecita", "nopal de cruz".
Península de Yucatán	"xnun-tzutzui".
Guatemala (región del Peten) y El Salvador	"zaite".
Honduras	"tuna cuadrada".
Colombia y Venezuela	"cardón", "cardón de perro", "pitahaya".

Nombres Excluidos.

- Acanthocereus brasiliensis* Britton & Rose, Cactaceae 2: 125. 1920. = *Pseudoacanthocereus brasiliensis* (Britton & Rose) F. Ritter, Kakt. Südämer. 1: 47. 1979.
- Acanthocereus albicaulis* Britton & Rose, Cactaceae 2: 125. 1920. = *Cereus albicaulis* (Britton & Rose) Luetzelb., Estudo Bot. Nordeste Brazil 3: 111. 1923.
- Acanthocereus acutangulus* (H. Berol. ex Pfeiff.) A. Berger, Kakteen 124. 1929. *Cereus acutangulus* H. Berol. ex Pfeiff., Enum. Cact. 107.1837. = *Harrisia bonplandii* (Pfeiffer) Britton & Rose, Cactaceae 2: 157. 1920.
- Acanthocereus maculatus* Weing. ex Bravo, Anales Inst. Biól. Univ. Nac. México 3: 398. 1932 (1933). *Cereus maculatus* Weing. Kakt. Jahrb. 14. 1933. = *Peniocereus maculatus* (Weing.) Cutak, Cact. Succ. J. (U.S.) 23: 176. 1951.
- Acanthocereus thalassinus* (Otto & A. Dietr.) Borg, Cacti 133. 1937. *Cereus thalassinus* Otto & A. Dietr., Allgemeine Gartenzeitung 6: 34. 1838. Britton & Rose (1920), sugieren que probablemente se trata de *Cereus hexagonus* (L.) Miller.
- Acanthocereus horribarbis* (Otto) Borg, Cacti 133. 1937. *Cereus horribarbis* Otto, Cactaceae in Horto Dyckensi Cultae 205. 1849 (1850). = *Cereus jamacaru* DC., Prodr. 3: 467. 1828.
- Acanthocereus undulosus* (DC.) Croizat, Caldasia 2: 137. 1943. *Cereus undulosus* DC., Prodr. 3: 467. 1828. = *Dendrocereus undulosus* (DC.) Britton & Rose, J. New York Bot. Gard. 26 (310): 220. 1925.
- Acanthocereus pitajaya* (Jacq.) Dugand ex Croizat, Caldasia 2(7): 135. 1943; *Cactus pitajaya* Jacq., Enum. Pl. Carib. 23. 1760. *Cereus pitajaya* (Jacq.) DC., Prodr. 3: 466. 1828. Este nombre fue erróneamente asociado con *Cactus pitajaya* Jacq., ya que de acuerdo con Dugand (1966), en la descripción original de Jacquín el fruto presenta pulpa blanca, siendo probablemente un *Hylocereus*.
- Acanthocereus sicariguensis* Croizat & Tamayo, Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 11: 75. 1950. = *Pseudoacanthocereus sicariguensis* (Croizat & Tamayo) N. P. Taylor, Bradleya 10: 30. 1992.
- Acanthocereus griseus* Backeb., Cactus 85: 103-108. 1965. *Nom. inval.* (ICBN art. 37.1).
Acanthocereus chiapensis Bravo, Cact. Suc. Mex. 17: 117. 1972. = *Peniocereus chiapensis* (Bravo) Gómez-Hin. & H. M. Hern., Revista Mexicana de Biodiversidad 76 (2): 131. 2005 (Ver Apéndice 2).
- Acanthocereus chiapensis* Bravo, Cact. Suc. Mex. 17: 117. 1972. = *Peniocereus chiapensis* (Bravo) Gómez-Hin. & H. M. Hern., Revista Mexicana de Biodiversidad 76 (2): 131. 2005 (Ver Apéndice 2).

Cereus sirul Weber in Gosselin, Bull. Mus. Hist. Nat. Paris 10: 384. 1904. Se desconoce el tipo, pero en el protólogo se describe a los tallos juveniles fuertemente tuberculados, lo que probablemente sugiere que se trata de *Stenocereus standleyii*.

Ejemplares examinados:

ANTILLAS FRANCESAS. Martinique, 14°37'48"N, 61°2' 24"W, 11 Sep. 1894, *P. Duss* 905 (NY); Loc. Martinica, Along road 1.5 km SO of Sta. Anne village, 14°37'48"N, 61°2' 24"W, 24 Jun. 1939, *F. E. Egler* 39-1 (NY); Creve-Coeur, Martinique, West Indies, 14°31'48"N, 60°55' 12"W, 6 Mar. 1978, *R. A. Howard* 18660 (A).

COLOMBIA. BOLÍVAR: Bolívar. Cartagena, hacia "La Boquilla", 10°47'24"N, 75°14' 24"W, 30 Jul. 1943, *A. Dugand* 3413 (US, COL); Isla de Barú, entre El Puerto y Ararca, 10°30' 0"N, 75°30' 0"W, 25 Aug. 1986, *A. Gentry* 3009 (NY, MO); **Sin Mpio.** Orillas pantanosas del Dique cerca de Gambote, 28 Jul. 1943, *A. Dugand* 3346 (COL); Galerazamba, N tip of Bolívar Dept., 10°48' 0"N, 75°15' 0"W, 0 m, 30 Jun. 1984, *A. Gentry* 47422 (MO); Alrededores del Carmen de Bolívar, 14 Sep. 1963, *R. Romero* 9916 (COL); **CUNDINAMARCA: Cundinamarca.** Tocaima, carretera a Girardot, Los Pantanos, 480 m, 8 Jan. 1954, *García-Barriga* 15198 (COL); Cundinamarca. Road from Pto. Bogota, N along Río Magdalena to Pto. Salgar, 550 m, 5 Mar. 1977, *A. Gentry* 18110 (MO); Zipacón, near railroad station, 9 Aug. 1922, *E. P. Killip* 9723 (US). **HUILA:** On the highway to Palermo, Magdalena Valley, 8 km W of Neiva, 2°58' 0"N, 75°15' 0"W, 1500 m, 12 Oct. 1944, *E. L. Little* 8807 (US); **MAGDALENA: Pueblo Viejo.** Alrededores de Tasajeras, 22 Jul. 1966, *R. Romero* 10318 (COL); **Sin Departamento:** Alrededores de la ciudad de Cali, 3°29'24"N, 76°32' 24"W, 100 m, *J. M. Duque* 1847a (US); Barranquilla and vicinity. Usiacurú, 11°1'48"N, 74°41' 24"W, 250 m, 1 Aug. 1927, *B. Elias* 306 (US); Palmar de Varela and vicinity, 1 Aug. 1933, *B. Elias* 1089 (US); Santa Marta; collected near Bonda., 46 m, 30 Jun. 1898, *H. H. Smith* 2423 (US, NY, GH, MICH); Archipiélago de San Andrés y Providencia, Isla Providencia Bahía de aguas mansas, *J. H. Thomas* 272 (COL).

COSTA RICA. GUANACASTE: Parque Nacional Palo Verde, frente a la oficina de Biodiversidad, 10°21' 0"N, 85°20' 60"W, 20 m, 12 Jul. 1992, *U. Chavarría* 637 (CR, INB, MO); Hacienda La Pacífica, 10°30' 0"N, 85°10' 0"W, 50 m, 11 Jul. 1990, *A. Gentry* 71506 (MO); La Cruz. P. N. Santa Rosa. Península de Santa Elena. Bahía Coquito, 10°56' 7"N, 85°46' 53"W, 1 m, 13 May. 1995, *J. F. Morales* 4166 (CR, INB, MO); Guanacaste, 10°30' 0"N, 85°15' 0"W, 10 m, 6 Aug. 1973, *J. Solomon* 602 (CR); Guanacaste, 10°30' 0"N, 85°15' 0"W, 10 m, 16 Jul. 1976, *J. Solomon* 2459 (MO). **HEREDIA:** Valle Central, 9°58'20"N, 84°5' 25"W, 1140 m, 15 Jun. 1990, *B. Hammel* 17811 (CR, MO); Parque Nacional Volcán Masaya, small peninsula on W shore of Laguna de Masaya, 11°58' 0"N, 86°7' 0"W, 135-145 m, 29 Sep. 1977, *W. D. Stevens* 4295 (MO); **PUNTARENAS: Buenos Aires.** Quebrada Disciplina, 15 km E of Palmar Norte, along Río Terraba, 8°57'30"N, 83°19' 30"W, 50 m, 14 Sep. 1990, *J. Solomon* 19310 (MO, CR); **Cantón De Osa.** Cañón del Río Terraba a lo largo de la carretera Interamericana, 8°57' 0"N, 83°19' 60"W, 100 m, 1 Apr. 1991, *B. Hammel* 18200 (CR, MO); Cañón del Río Terraba a lo largo de la Carretera Interamericana, 8°57' 0"N, 83°19' 60"W, 100 m, 13 Apr. 1992, *B. Hammel* 18494 (NY, MO, CR); **Sin Mpio.** Puntarenas, 9°58'60"N, 84°49' 60"W, 0 m, 26 Oct. 1911, *A. S.*

Hitchcock s.n. (US); **SAN JOSÉ:** Nicoya Guanacaste, 50 m, 25 Nov. 1984, *L. Scheinvar 3997* (MEXU).

DOMINICA. Cliffs along the costal road just S of the Layou River mouth, 15°21'36"N, 61°21'36"W, 0 m, 19 Mar. 1964, *W. R. Ernst 1707* (US).

EL SALVADOR. Highway CA-1, along fence row of cacti, 792 m, 26 Jul. 1978, *M. Pennell 252* (ENCB, NY, MO, UMO); Acajutla, 1 Jul. 1923, *S. Calderón 1661* (NY).

ESTADOS UNIDOS. FLORIDA: Florida. Manalapan, Palm Beach, 1 Sep. 1944, *E. West s.n.* (FLAS); **Lee.** Agricultural Experiment Station, University of Florida, 22 Apr. 1967, *J. Beckner 1755* (FLAS); Marco, 26°34' 0"N, 81°52' 60"W, 1 Jul. 1900, *A. S. Hitchcock 109* (NY, MO); Sanibel Island J. "N, Ding Darling National Wildlife Refuge 2 mi ESE of Wulfert, 28 Oct. 1978, *R. P. Wunderlin 6260* (FTG); **Monroe.** Monroe City, Weg zum Bear Lake, N Flamingo, 1 May. 1986, *Ahlgrimm 611* (B); On big Pinee key, 15 Sep. 1982, *D. S. Correll 5405* (FTG); Along Long Beach, road E end of Big Pine Key, 5 Nov. 1979, *D. S. Correll 50970* (FTG); Big Pine Key, 12 Feb. 1935, *E. P. Killip 31425* (US); SE Hammock, Big Pine Key, 4 May. 1951, *E. P. Killip 41331* (US); Florida Keys, Big Pine Key, 22 Feb. 1935, *G. S. Mieler 1715* (US); In Hammock, Upper Matecumbe Key, 18 Mar. 1930, *H. N. Moldenke 5832* (NY); Florida keys, Hammock, Lignum Vitae Key, 13 Dec. 1919, *J. K. Small s.n.* (NY); Big Pine Key, 20 Mar. 1971, *B. Tuovila 28* (FTG, BUS). **Palm Beach.** Lake Worth Inlet,, 2 Sep. 1939, *E. West s.n.* (FLAS); **Port Curtis.** Gogango Creek bank at roadside. Queensland, 16 May. 1956, *S. T. Blake 19975* (K); **St. Lucie.** At jct. Fla 707 and Fla. 712, 5 mi S of Ft. Pierce, on St Lucie Sound, 6 Nov. 1967, *J. Beckner 1979* (FLAS); **Sin Condado.** Punta Blanca Island near Punta Rosa, 1 Apr. 1906, *J. H. Egburt s.n.* (US); Keys of Florida, Hammock, key Mert, 7 Apr. 1909, *N. Britton 521* (US, NY); Florida, 1901, Nash 268 (US); Key Largo, 15 Jun. 1923, *J. K. Small s.n.* (GH, NY); Beach. Bull Key, opposite Lemon City, 6 Nov. 1903, *J. K. Small 1218* (NY); Sub-tropical Florida, in Hammocks, lower Matecumbe Key, 1 Aug. 1907, *J. K. Small 2780* (NY); Peninsular Florida, Sand dunes Cape Romano, 28 Aug. 1922, *J. K. Small 10626* (NY); Marco, 1 Feb. 1916, *P. C. Standley s.n.* (US). **TEXAS: Cameron.** Near Paso Real, 20 Jun. 1943, *Colector Desconocido* (LL, TEX); Cameron. West of town La Paloma, 2.7 km E of Farm Road 1479 on Texas route 281, 2 Jul. 1973, *D. Boufford 10450* (A); Cameron. Mezquite woods near Río Hondo, 12 Dec. 1933, *E. U. Clover 1872* (LL, TEX, MICH); Cameron. Near Paso Real., 20 Jun. 1943, *R. Runyon 3119* (TEX); **Sin Condado:** Laredo, 1911, *J. N. Rose s.n.* (US); Texas, *W. Tell 36* (F); Near Brownsville, 25°57'36"N, 97°28' 48"W, 24 Jun. 1972, *C. H. T. Townsend 44* (US); **ISLAS VIRGENES:** Antillas, St. Thomas, Islas Virgenes, 17°43'48"N, 64°47' 24"W, 31 Jan. 1913, *N. Britton 472* (US, NY); Antillas, Christiansted, St. Croix, Islas Virgenes, 17°43'48"N, 64°47' 24"W, 20 Feb. 1913, *J. N. Rose 3541* (US, NY).

GUATEMALA. BAJA VERAPAZ: Salamá, 15°5'60"N, 90°19' 0"W, 914 m, 11 Dec. 1946, *E. U. Clover 9599* (MICH); **CHIQUIMULA:** Chiquimula, 15°48' 0"N, 89°32' 60"W, 215 m, 19 Sep. 1946, *E. U. Clover 9128* (MICH); Chiquimula, 15°48' 0"N, 89°32' 60"W, 216 m, 28 Sep. 1946, *E. U. Clover 9174* (MICH); Chiquimula. Road toward Linda Vista, 219 m, 1 Oct. 1946, *E. U. Clover 9233* (MICH); Ca. de 4.5 km al W de Chiquimula, rumbo a El Barrial, 14°49'23"N, 89°33' 49"W, 246 m, 17 Aug. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2248* (MEXU); **EL PETÉN: La Libertad.** La Esperanza. La Esperanza se encuentra a 8 km al N de La Libertad, 16°50'24"N, 90°4' 26"W, 190 m, 20 Aug. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2249* (MEXU); **Petén.** Occupied clearing, La Libertad, 16°46'60"N, 90°7' 0"W, 9 Mar. 1957, *C. L. Lundell 3572* (MICH); **EL PROGRESO: Progreso.** El Rancho. Near village, 14°55'60"N, 90°1' 60"W, 274 m, 30 Aug. 1946, *E. U. Clover 9089* (MICH); El Rancho, 14°55'60"N, 90°1' 60"W, 274 m, 21 Nov. 1946, *E. U. Clover 9512*

(**MICH**); Guastatoya del Progreso, 14°51'48"N, 90°4' 41"W, 531 m, 16 Aug. 2002, C. Gómez-Hinostrosa 2236 (**MEXU**); 2 km antes de la desv. a El Rancho, camino a Teculután, 14°53' 6"N, 90°2' 34"W, 534 m, 16 Aug. 2002, C. Gómez-Hinostrosa 2237 (**MEXU**); 3 km al W de Tulumaje, camino a Coban, 14°55'38"N, 90°3' 34"W, 367 m, 16 Aug. 2002, C. Gómez-Hinostrosa 2242 (**MEXU**); El Chile, 700 m, 14 Aug. 1979, H. Paniagua 54 (**MEXU**); El Progreso. San Agustín Acasaguastlán, Transecto Myrtillocactus, 14°55'31"N, 89°56' 30"W, 400 m, 22 Sep. 2003, M. Véliz 14243 (**MEXU**); **GUATEMALA: Guatemala**. Amatitlán, Along road near Amatitlán, 14°28'60"N, 90°37' 0"W, 1219 m, 13 Feb. 1947, E. U. Clover 10091 (**MICH**); **IZABAL: Jocoló**, Izabal, 15°30' 0"N, 89°0 0"W, 11 Jan. 1921, H. Johnson 1076 (**US**); **JUTIAPA: Vicinity of Jutiapa**, 14°12' 0"N, 89°54' 0"W, 850 m, 24 Oct. 1940, P. C. Standley 75227 (**F**); **RETALHULEU: Retalhuleu**. Champerico, W. A. Kellerman s.n. (**US**); **Sin Mpio**. Champerico, 3 Mar. 1900, W. A. Kellerman 4573 (**US**); Champerico, along beach, 14°16'60"N, 91°54' 0"W, 26 Feb. 1939, P. C. Standley 66509 (**F**). **SANTA ROSA: Estanzuela**. 15°0 0"N, 89°34' 0"W, 800 m, 1 Aug. 1892, Heyde 3778 (**US, F**); **Santa Rosa**. Along road SW of Barberena, 1100-1180 m, 21 Nov. 1940, P. C. Standley 77779 (**F**); Near El Molino, 600 m, 26 Nov. 1940, P. C. Standley 78504 (**F**); **Sin Mpio**. 10 km al S of Cuilapa on hwy. Ca de 1 km Departamento de Santa Rosa, 14°10' 0"N, 90°17' 60"W, 22 Jul. 1970, W. E. Harmon 3261 (**MO**); along avellana road, S of Guazacapán, 14°4' 0"N, 90°25' 0"W, 150 m, 6 Dec. 1940, P. C. Standley 79529 (**F**); **ZACAPA: Olanchito**. Zacapa, Estanzuela., 15°1'16"N, 89°34' 51"W, 580 m, 3 Aug. 2001, M. Véliz 11270 (**MEXU, BIGUA**); **Zacapa**. Near divide on road between Zacapa and Chiquimula, 500-660 m, 9 Oct. 1940, P. C. Standley 73851 (**F**); Baños Santa Marta, N of Zacapa, 200 m, 10 Oct. 1940, P. C. Standley 73888 (**F**); **Sin Mpio**. Zacapa. Near the Motagua River, 14°58' 0"N, 89°32' 60"W, 274 m, 21 Aug. 1946, E. U. Clover 9054 (**US, MICH**); Near town, Gualan, 15°5'60"N, 89°22' 0"W, 127 m, 23 Oct. 1946, E. U. Clover 9321 (**MICH**); Gualan, near Motagua river, 15°5'60"N, 89°22' 0"W, 127 m, 23 Oct. 1946, E. U. Clover 9323 (**MICH**); Gualan, 15°7' 0"N, 89°19' 60"W, 189 m, 14 Jun. 1909, C. C. Deam 6260 (**US, NY**); 27.9 km al NE de Teculután, por carr. a Gualán, 15°5'47"N, 89°25' 52"W, 368 m, 17 Aug. 2002, C. Gómez-Hinostrosa 2243 (**MEXU**); 3 Km al SW de Gualán, por carr. vieja a Zacapa, 15°6' 1"N, 89°22' 39"W, 330 m, 17 Aug. 2002, C. Gómez-Hinostrosa 2244 (**MEXU**); Ca. de 4 km al SW de Gualán, por carr, vieja a Zacapa, 15°5'38"N, 89°23' 26"W, 269 m, 17 Aug. 2002, C. Gómez-Hinostrosa 2245 (**MEXU**); 13 km al SW de Gualán, por camino viejo a Zacapa, 15°4'18"N, 89°26' 57"W, 240 m, 17 Aug. 2002, C. Gómez-Hinostrosa 2247 (**MEXU**); Desert, near Estanzuela, 15°0 0"N, 89°34' 0"W, 200 m, 5 Oct. 1939, J. A. Steyermark 29068 (**F**). **ZACATÉPEQUEZ: Shortly South of Alotenango**, 1350 m, 1 May. 1938, C. Horich s.n. (**UC**); **Sin Departamento: Fiscal**, 1128 m, 7 Jun. 1909, C. C. Deam 6242 (**NY, MICH**); San José, 20 Jan. 1906, W. A. Kellerman 5052 (**MEXU**); El Paraíso. Morocelí, Quebrada Grande, ca. 3.9 km al N de Morocelí., 14°8'55"N, 86°51' 30"W, 740 m, 7 Feb. 2002, J. L. Linares 5640 (**MEXU**); Dry thickets, plains between Nueva Linda and Champeiro, 120 m, 18 Feb. 1941, P. C. Standley 7780 (**F**);

HONDURAS. COLÓN: 1.8 mi strip on the N bank of rio Guamoreto, 15°57'30"N, 85°54' 30"W, 22 Oct. 1980, J. Saunders 662 (**LL**); **COMAYAGUA: Comayagua**. 4 km al N de Comayagua, 14°27'43"N, 87°40' 4"W, 587 m, 28 Aug. 2002, C. Gómez-Hinostrosa 2255 (**MEXU**); **Sin Mpio**. Near Comayagua, 14°28'60"N, 87°37' 60"W, 7 May. 1917, F. J. Dyer 260a (**US**); El Banco, 640 m, 28 Mar. 1945, J. V. Rodríguez 2594 (**F, EAP**); Vicinity of Comayagua, 14°28'60"N, 87°37' 60"W, 600 m, 12 Mar. 1947, P. C. Standley 5617 (**F**). **MORAZÁN: Río Hondo**, vicinity La Venta road to Talanga, 13°45' 0"N, 87°15' 0"W, 700 m, 14 Feb. 1971, A. Molina 25926 (**F, US, NY**); Vicinity of El Zamorano, 780-900 m, 30 Aug. 1947, P. C. Standley 11596 (**F**); Above El Zamorano, road from Jicarito toward El Pedregal, in pine-oak region, 875 m, 14 Aug. 1947, P. C. Standley 12271 (**F**); Near El Jicarito, along road toward El Pedregal, 900 m, 6 Jul. 1949, P.

C. Standley 20885 (F); Vicinity El Zamorano., 800 m, 6 Sep. 1950, *P. C. Standley 26584 (EAP)*. **VALLE:** Dry thickets along road to the seashore El Coyolito, Fonseca Gulf, 13°18' 0"N, 87°35' 60"W, 20 m, 7 Mar. 1971, *A. Molina 25974 (NY)*; **YORO: Olanchito.** 20 mi. W of Olanchito along to road to Yoro, 15°26'41"N, 86°43' 26"W, 210 m, 20 Jul. 1994, *G. Davidse 35524 (EAP)*; **Sin Mpio:** Aguan river valley, vicinity of Coyoles, 15°15' 0"N, 87°10' 0"W, 28 Jun. 1938, *T. G. Yuncker 8256 (F, US, G, LL, MICH, MO)*.

MÉXICO. CAMPECHE: Ciudad Del Carmen. A 8 km de Isla Aguada Rumbo a Champotón, 18°49'48"N, 91°27' 0"W, 0 m, 27 Aug. 1972, *J. Chavelas 4762 (MEXU)*; Loc. 13 km al SE de Isla Aguada, sobre la carr a Cd. del Carmen, 18°45' 2"N, 91°35' 38"W, 5 m, 31 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2101 (MEXU)*; 7 km al NE de Isla Aguada rumbo a Champotón, 18°49'44"N, 91°27' 3"W, 5 m, 1 Aug. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2103 (MEXU)*; 49 km al NE de Isla Aguada rumbo a Champotón, 19°1'11"N, 91°8' 20"W, 3 m, 1 Aug. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2104 (MEXU)*; **COLIMA: Manzanillo.** Playa Miramar, cerros al lado de la carr. Manzanillo-Cihuatlán, 19°7'11"N, 104°22' 60"W, 30 m, 6 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1967 (MEXU)*; 3 km antes del entronque al aeropuerto de Manzanillo-Barra de Navidad, 19°11' 8"N, 104°31' 56"W, 15 m, 6 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1968 (MEXU)*; **Tecoman.** En Boca de Apiza, 18°41'18"N, 103°44' 26"W, 50 m, 16 Jul. 1985, *J. C. Soto 9516 (MEXU)*; **CHIAPAS: Cintalapa De Figueroa.** 40 km al NE de Tapanatepec, en el entronque a Rosendo Salazar, 16°28'38"N, 94°0 19"W, 700 m, 23 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2071A (MEXU)*; 55 km al NE de Tapanatepec, sobre carr. a Cintalapa, 16°31'49"N, 93°54' 38"W, 650 m, 23 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2072A (MEXU)*; 4 km al N de Pomposo Castellanos hacia la Ciénega de León, 16°35'42"N, 93°50' 26"W, 595 m, 23 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2073 (MEXU)*; 9 km al N de Pomposo Castellanos rumbo a Ciénega de León, 16°37' 6"N, 93°54' 50"W, 630 m, 23 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2074 (MEXU)*; Ca. de 4 km al SW de Cintalapa, rumbo a Tapanatepec (km 70 de la carr.), 16°38'48"N, 93°45' 44"W, 580 m, 24 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2077 (MEXU)*; Chiapas Nuevo, carr. La Sepultura-Arriaga, 16°27'54"N, 93°49' 44"W, 756 m, 10 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2186 (MEXU)*; 7 km al E de Cintalapa, 16°41'14"N, 93°39' 18"W, 543 m, 16 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2203 (MEXU)*; 4 km al SW de Cintalapa rumbo a Tapanatepec, 16°38'47"N, 93°45' 45"W, 591 m, 16 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2204 (MEXU)*; 40 km al NE de Tapanatepec, en el entronque a Rosendo Salazar, 16°28'38"N, 94°0 21"W, 758 m, 16 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2206 (MEXU)*; 2.6 km al NW de la Hacienda Monserrate, rumbo a Betel, 16°36'57"N, 93°59' 56"W, 805 m, 26 Mar. 2004, *C. Gómez-Hinostrosa 2319 (MEXU)*; **Chapa De Corzo.** Ca. de Puente Santo Domingo, colonia Salvador Urbina, 16°37'45"N, 92°59' 35"W, 385 m, 28 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2090 (MEXU)*; **Motozintla de Mendoza.** Belisario Domínguez, a los lados del río, 15°17'57"N, 92°23' 8"W, 645 m, 26 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2081 (MEXU)*; Belisario Domínguez; cerca del río, 15°18'11"N, 92°22' 59"W, 645 m, 11 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2187 (MEXU)*; **Pijijiapan.** 19 km al SW de Pijijiapan, rumbo a Costa Azul, 15°36'34"N, 93°19' 30"W, 9 m, 24 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2079 (MEXU)*; **Tapachula.** Puerto Madero, al lado de la playa, 14°42'29"N, 92°24' 48"W, 5 m, 24 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2080 (MEXU)*; **Tonala.** Ejido Miguel Hidalgo 1, 16°7' 0"N, 93°39' 21"W, 400 m, 26 Oct. 2002, *L. Alvarado 834Bis (MEXU)*; Puerto Arista, 15°55'52"N, 93°48' 20"W, 11 m, 24 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2078 (MEXU)*; **Sin Mpio.** 1 Mi. W Cintalapa, 16°36'36"N, 93°47' 24"W, 0 m, 9 Feb. 1968, *J. Bleck 448 (HNT)*; Acacoyagua, 15°19'48"N, 92°40' 12"W, 0 m, 6 Apr. 1948, *E. Matuda 17665 (MEXU, F, LL, TEX)*; Isla "Solo Tú". Reserva de la Biosfera "La Encrucijada", 15°4'28"N, 92°45' 49"W, 23 Apr. 2003, *A. Santos s.n. (MEXU)*; **GUERRERO: Acapulco de Juárez.** Playa Hermosa, camino a Barra Vieja, 16°45'12"N, 99°46' 10"W, 9 m, 20 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1941 (MEXU)*; Entre Playa Hermosa y Tres Vidas, 16°44'19"N,

99°44' 42"W, 20 m, 2 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1942 (MEXU)*; Acapulco De Juárez. Viveros El Huayacán, la Poza, 0 m, 17 Jun. 1979, *W. López 872 (MEXU)*; **Coahuayutla**. La Garita, 18°034"N, 101°18' 37"W, 850 m, 8 Jul. 2000, *L. Scheinvar 6599 (MEXU)*; **Coyuca de Benítez**. 9 km al W de Coyuca de Benítez sobre carr. a Zihuatanejo, 17°017"N, 100°10' 6"W, 30 m, 3 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1944 (MEXU)*; **José Azueta**. Barrio Viejo, 17°43'12"N, 101°38' 7"W, 0 m, 26 Apr. 1988, *L. Scheinvar 5339 (MEXU)*; Barrio Viejo, 17°43'12"N, 101°38' 7"W, 1 m, 26 Apr. 1988, *L. Scheinvar 5341 (MEXU)*; **Juan Escudero**. Papagayo, 17°8'60"N, 99°34' 60"W, 270 m, 15 Apr. 1973, *H. Kruse 3095 (ENCB)*; **La Unión**. Ca. de 1 km de la Majahua, en el entronque que va a playa Kandahar, 17°48'19"N, 101°44' 36"W, 24 m, 4 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1948 (MEXU)*; 3 km al N de La Unión, camino a San Felipe, 17°59'46"N, 101°46' 59"W, 110 m, 4 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1951 (MEXU)*; **Petatlán**, Laguna San Valentin, 17°29' 4"N, 101°20' 27"W, 2 m, 4 Jan. 1990, *N. Diego 5717 (ENCB)*; **Tecpan de Galeana**. 18 km al W de Tecpan de Galeana sobre carr. a Zihuatanejo, 17°13' 2"N, 100°45' 45"W, 37 m, 3 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1946 (MEXU)*; **Tierra Colorada**. El Amate, rancho "La Picuda", 9 km al W de Tierra Colorada, 17°10'28"N, 99°35' 11"W, 195 m, 2 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1938 (MEXU)*; A 8 km al W de Tierra Colorada, 600 m, 10 Jun. 1987, *H. Sánchez-Mejorada 3960 (MEXU)*; **Sin Mpio**. Copacabana, 10 Jul. 1970, *L. W. Boege 1408 (MEXU)*; Copacabana, 0 m, 10 Jul. 1970, *W. Boege 1409 (MEXU)*; Tierra Colorada, Papagayo al Norte, 17°9'32"N, 99°34' 60"W, 240 m, 17 Apr. 1973, *H. Kruse 3096 (ENCB)*; Cerca del Aeropuerto de Acapulco, 16°52'12"N, 99°56' 24"W, 1 m, 5 Feb. 1976, *L. Scheinvar 2110 (MEXU)*; Playa Hermosa ó Playa Carriso, Zihuatanejo, 25 m, 3 Nov. 1977, *L. Scheinvar 2212 (MEXU)*; Cerca de la Estación Biológica de la UNAM de Zihuatanejo, 35 m, 24 Sep. 1977, *L. Scheinvar 2257 (MEXU)*; Reserva la Vainilla, 75 m, 27 Apr. 1988, *L. Scheinvar 5361 (MEXU)*; En Las Juntas del Río, a 15 km al N de la Unión, Camino a Coahuayutla, 18°5'24"N, 101°43' 12"W, 150 m, 24 Oct. 1983, *J. C. Soto 6038 (MEXU)*; **JALISCO: Cuautitlán de García Barra**. El Salto, 2-3 km al SE del Poblado de Tequesquitlán, 19°22'12"N, 104°30' 0"W, 480 m, 3 Jan. 1986, *L. Guzmán 35 (IBUG)*; **La Huerta**. Playa El Tecuán, a 12 km de la Carr. Barra de Navidad-Puerto Vallarta, 19°16'12"N, 104°46' 12"W, 1 m, 28 Jun. 1986, *H. Arreola 467 (IBUG)*; 48 km al NW de Cihuatlán por carr. a Autlán, 19°24'32"N, 104°40' 24"W, 344 m, 6 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1969 (MEXU)*; Tenacatita, en los cerros y riscos al lado de la playa, 19°16'50"N, 104°52' 24"W, 17 m, 8 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1976 (MEXU)*; 0.5 km antes de llegar a la Playa Negritos, 2 km al W de Chamela, 19°31'48"N, 105°4' 45"W, 18 m, 8 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1981 (MEXU)*; Estación Biológica Chamela; Eje Central, 19°30' 4"N, 105°2' 27"W, 85 m, 9 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1988 (MEXU)*; Playa Negritos, aprox. 7 km de la Estación Biológica Chamela, en acantilado, 19°31'42"N, 105°4' 59"W, 29 Jun. 2001, *H. M. Hernández 3532 (MEXU)*; Vereda Chachalaca, Estación de Investigación Chamela, 19°34'51"N, 105°6' 22"W, 750 m, 6 Jul. 1984, *J. Magallanes 4239 (MEXU)*; **Puerto Vallarta**. 2 km al W del Poblado de Las Palmas, 20°49'12"N, 105°7' 12"W, 20 m, 2 Apr. 1985, *H. Arreola 161 (MEXU, ENCB, IBUG)*; **San Juan de Abajo**. 105 km al SW de Compostela sobre carr. Pto. Vallarta-Tepic, 20°46'28"N, 105°22' 37"W, 70 m, 10 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1993 (MEXU)*; **Tolimán**. Camino hacia Chachauatlán, Aproximadamente 2 km de Paso Real, 700 m, 26 May. 1990, *H. Arreola 1170 (IBUG)*; Ca. de 2 km al SE de Teutlán al lado del Río Armeria, 19°34'19"N, 103°54' 24"W, 673 m, 7 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1970 (MEXU)*; **Tomatlán**. 57 km al NW de la Estación Biológica de Chamela, sobre la carr. a Pto. Vallarta, 19°51'37"N, 105°19' 23"W, 45 m, 9 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1990 (MEXU)*; 4 km al W de Tomatlán, sobre camino que entronca a la carr costera, 19°57'36"N, 105°16' 48"W, 50 m, 26 Aug. 1976, *J. Rzedowski 1353 (MICH, ENCB)*; **Sin Mpio**. 1 km por la brecha hacia Tenacatita a partir del entronque con la carr. Barra de Navi, 19°20'24"N, 104°54' 0"W, 20 m, 31 Mar. 1985, *H. Arreola 144 (XAL)*; Camino hacia Chacahuatlán, Aprox. 2 km de Paso Real de Tolimán, 700 m, 26

May. 1990, *H. Arreola 1170* (**MEXU**); Isla Pajarero, Off Coast Near Chamela, 19°30' 0"N, 105°2' 60"W, 50 m, 20 Aug. 1991, *A. Gentry 74493* (**MEXU, MO**); Bahía de Chamela, 19°31'36"N, 105°4' 23"W, 15 m, 1 May. 1970, *H. Sánchez-Mejorada 510* (**MEXU**); San Luis Soyatlán, orillas del lago de Chapala, 20°11'48"N, 103°18' 18"W, 20 May. 1988, *R. Soltero s.n.* (**ENCB, IBUG**); Cabo Corrientes, 0 m, 1 Jan. 1958, *L. M. Villareal s.n.* (**MEXU**); **MICHOACÁN: Aquila**. Playa Maruata; risco junto al mar (al lado del risco Dedo de Dios), 18°16' 6"N, 103°21' 2"W, 20 m, 5 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1960* (**MEXU**); **Coahuayana**. 2 km al N de Boca de Apiza, 18°41'33"N, 103°43' 48"W, 17 m, 5 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1963* (**MEXU**); **Lázaro Cárdenas**. 10 km al N de La Mira por carr. a Arteaga, 18°5'45"N, 102°17' 46"W, 150 m, 4 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1952* (**MEXU**); 12 km al N de La Mira, por carr. a Arteaga, 18°6'12"N, 102°17' 6"W, 205 m, 4 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1953* (**MEXU**); Caleta de Campos, por el camino a las enramadas, sobre pared rocosa, 18°4'22"N, 102°45' 11"W, 17 m, 5 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1954* (**MEXU**); **NAYARIT: Acaponeta**. Acaponeta, 22°29'32"N, 105°21' 38"W, 0 m, 9 Apr. 1910, *J. N. Rose 14196* (**US**); **El Nayar**. Terreno de José Luis Hernández, Aprox. 7 km al E de la cortina, presa hidroeléctrica, 21°51' 0"N, 104°43' 60"W, 200 m, 20 Aug. 1993, *J. I. Calzada 18632* (**MEXU, MICH**); **Rosa Morada**. 42 km al SE de Acaponeta, sobre la carr. libre Tepic-Mazatlán, 22°11'32"N, 105°15' 42"W, 75 m, 10 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2000* (**MEXU**); **San Blas**. Brecha que esta entre La Libertad y Mecatán, 21°35'25"N, 105°11' 6"W, 212 m, 1 Sep. 2003, *M. Olson s.n.* (**MEXU**); **Tepic**. Presa hidroeléctrica Aguamilpa, 48 km al NE de Tepic, 21°49'29"N, 104°49' 37"W, 130 m, 10 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1994* (**MEXU**); Mirador del Aguila, 19 km al NW de Tepic por carr. vieja a Mazatlán, 21°39' 8"N, 104°58' 14"W, 590 m, 10 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 1996* (**MEXU**); **Sin Mpio**. Km 1025, Carr. Acaponeta-Tepic, 0 m, 14 May. 1965, *H. Bravo 131* (**MEXU**); Islas Marías, Parte E de la Isla Ma. Magdalena, 21°27' 0"N, 106°27' 0"W, 0 m, 23 Nov. 1986, *F. Chiang 1012* (**MEXU**); Km 15.3 de la Carr. San Blas, 0 m, 19 Mar. 1969, *E. Greenwood s.n.* (**MEXU**); **NUEVO LEÓN: Los Ramones**. Camino a la Hacienda El Carrizo 3 km al sur del entronque Los Ramones, 25°41'24"N, 99°37' 48"W, 112 m, 20 Jul. 1983, *J. Villarreal 2104* (**ANSM**); **OAXACA: Asuncion Ixtaltepec**. Asunción Ixtaltepec. 5 km al NW de La Mata, por terracería a Nizanda, 16°37'33"N, 94°59' 7"W, 85 m, 22 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2064* (**MEXU**); 2 km al NW de La Mata, por terracería a Nizanda, 16°38'31"N, 95°0' 27"W, 95 m, 22 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2067* (**MEXU**); 2 km al N de La Mata, 16°37' 7"N, 94°58' 11"W, 119 m, 16 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2207* (**MEXU**); Dto. de Juchitán, (cerro de Mazahua), 16°38'30"N, 94°56' 50"W, 400 m, 10 Sep. 1995, *J. Meave 1876* (**MEXU**); Camino a Chivela por ladera N del Cerro Verde. ca 2 km al N de Nizanda, 16°39'45"N, 94°59' 11"W, 23 Jul. 2004, *E. A. Pérez-García 2122* (**MEXU**); **Asuncion Nochixtlán**. Asunción Nochixtlán, Distrito de Nochixtlán, Santa Catarina Tlaxila (en el poblado), 17°31'60"N, 97°1' 0"W, 1320 m, 25 Jul. 1993, *A. Salinas 7351* (**MEXU**); Distrito Nochixtlán, 300 M al W de Santa Catarina Tlaxila, 17°31'12"N, 97°1' 12"W, 1330 m, 2 Dec. 1993, *E. Torres 775* (**MEXU**); **Cuicatlán**, Cuicatlán, como cerca viva al lado de la carretera, 17°47'26"N, 96°57' 18"W, 545 m, 20 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2038* (**MEXU**); **Jalapa del Marqués**. 11 km al SE de Jalapa de Marqués, sobre carr. a Tehuantepec, 16°22'57"N, 95°22' 59"W, 185 m, 21 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2051* (**MEXU**); **Juchitán de Zaragoza**. 13 km al NE de Juchitán, hacia el poblado de La Ventosa, 16°30'53"N, 94°58' 7"W, 31 m, 22 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2059* (**MEXU**); 15 km al NE de Juchitán, hacia el poblado La Ventosa, 16°31'32"N, 94°57' 46"W, 28 m, 22 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2060* (**MEXU**); 11 km al NE de Juchitán hacia La Ventosa, 16°31'39"N, 94°57' 43"W, 30 m, 10 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2178* (**MEXU**); Flat grazed areas 4-5 km E of Juchitán, along the Panamerican highway, 16°26'24"N, 94°58' 12"W, 50 m, 12 Aug. 1959, *R. M. King 1611* (**LL, TEX**); Open areas 9-10 km E of the village of La Ventosa along Panamerican highway, 16°34'12"N, 94°50' 60"W, 50 m, 16 Aug. 1959, *R. M.*

King 1711 (LL, TEX); Matías Romero. Matías Romero, que se encuentra a 64 km al N de Juchitán, 16°51'52"N, 95°1' 53"W, 33 m, 22 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2063 (MEXU)*; Matías Romero, 16°51'52"N, 95°1' 51"W, 190 m, 19 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2225 (MEXU)*; **Nejapa de Madero.** 53 km al SE de Totolapan, hacia Tehuantepec, 16°36' 3"N, 96°2' 19"W, 680 m, 21 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2045 (MEXU)*; 53 km al SE de Totolapan, hacia Tehuantepec, 16°36' 3"N, 96°2' 19"W, 680 m, 9 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2173 (MEXU)*; **Salina Cruz.** Playa La Ventosa. Esta Playa se encuentra a 7 km al SE de Salina Cruz, 16°10'12"N, 95°11' 24"W, 5 m, 22 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2055 (MEXU)*; Low-lying hills near Pacific Ocean, 2 km E of Salina Cruz, 16°10'48"N, 95°10' 12"W, 25 Jun. 1958, *R. M. King 166 (MICH)*; **San Bartolo Yautepec.** 37 km al SE de El Camarón sobre carretera a Tehuantepec, 16°26'39"N, 95°50' 60"W, 730 m, 21 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2047 (MEXU)*; **San Juan Bautista Atlatlu.** Distrito de Etla, 17°28'60"N, 96°49' 60"W, 1000 m, 6 Sep. 1992, *M. A. Vázquez 19 (MEXU)*; **San Juan Guichicovi.** Alrededores de San Juan Guichicovi, 16°57'58"N, 95°5' 59"W, 106 m, 18 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2223 (MEXU)*; **San Miguel Chimalapa.** Camino de terracería a Sol y Luna, 16°28'39"N, 94°14' 2"W, 507 m, 29 Aug. 2004, *C. Gómez-Hinostrosa 2338 (MEXU)*; **San Pedro Huamelula.** Dto. Tehuantepec; San Pedro Huamelula, 0.5 km al S., 16°1' 2"N, 95°39' 59"W, 100 m, 26 Jul. 1999, *J. Rivera 1620 (MEXU)*; Dto. Tehuantepec; El Coyul, 1.5 km N Virgen del Rosario., 15°55'56"N, 95°48' 30"W, 60 m, 28 Jul. 1999, *J. Rivera 1714 (MEXU)*; **San Pedro Tapanatepec.** 11 km al NE de Tapanatepec, por camino a Tuxtla Gutiérrez, 16°23'47"N, 94°7' 19"W, 131 m, 10 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2184 (MEXU)*; 6 km al SW de Tapanatepec, ca. de un arroyo, 16°23'21"N, 94°12' 53"W, 96 m, 25 Mar. 2004, *C. Gómez-Hinostrosa 2317 (MEXU)*; **Santiago Astata.** Dto. Tehuantepec; Tapanalá, 1.5 km al E de Guayacán., 15°57'53"N, 95°42' 44"W, 80 m, 8 Sep. 1999, *J. Rivera 1941 (MEXU)*; **Santo Domingo Tehuantepec.** 2 km al N del Puente Las Tejas sobre terracería a Cerro Guiengola, 16°21'51"N, 95°19' 37"W, 70 m, 21 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2054 (MEXU)*; 2 km al N del Puente Las Tejas, sobre terracería a Cerro Guiengola, 16°21'54"N, 95°19' 32"W, 70 m, 17 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2215 (MEXU)*; Tehuantepec, 16°19'28"N, 95°14' 20"W, 0 m, 4 Aug. 1969, *T. Herrera s.n. (MEXU)*; Tehuantepec, 16°19'28"N, 95°14' 20"W, 0 m, 4 Aug. 1969, *T. Herrera s.n. (MEXU)*; Grazed areas 2-4 km E of Tehuantepec on the road to Oaxaca (route 190), 16°19'12"N, 95°15' 36"W, 50 m, 1 Jul. 1959, *R. M. King 1182 (LL, TEX)*; Grazed areas, 10-12 km E of Tehuantepec on the road to Oaxaca (route 190), 16°21'36"N, 95°20' 24"W, 50 m, 2 Jul. 1959, *R. M. King 1255 (LL, TEX)*; **Sta. María Mixtequilla.** Cerro Guiengola, sobre la vereda a la zona arqueológica, 16°22'52"N, 95°18' 48"W, 97 m, 17 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2217 (MEXU)*; **Sto. Domingo Zanatepec.** Zanatepec, 16°28'33"N, 94°20' 52"W, 62 m, 23 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2068 (MEXU)*; 1 km al W de Zanatepec, rumbo a Tapanatepec, 16°29'24"N, 94°22' 20"W, 51 m, 10 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2183 (MEXU)*; **Teotitlán del Camino.** Teotitlán del Camino, 18°8'13"N, 97°4' 46"W, 895 m, 20 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2037 (MEXU)*; Teotitlán, 12 Jun. 1990, *S. Arias 851 (MEXU)*; **Yautepec.** Distrito Yautepec, Ca. de Portillo Nejapa, 16°36' 0"N, 95°58' 0"W, 23 Aug. 1990, *H. M. Hernández 1673 (MEXU)*; **Sin Mpio.** Tehuantepec, 16°19'28"N, 95°14' 20"W, 1 April 1834, *G. Andrieux 360 (K)*; Mitla, 16°55'12"N, 96°21' 36"W, 25 Jan. 1956, *H. Bravo 2530 (MEXU)*; Mitla, 16°55'12"N, 96°21' 36"W, 25 Jan. 1956, *H. Bravo 2531 (MEXU)*; Mitla, 16°55'12"N, 96°21' 36"W, 0 m, 25 Jan. 1956, *H. Bravo 2625 (MEXU)*; Playa Ventosa, Salina Cruz, 16°10'31"N, 95°9' 27"W, 0 m, 1 Jan. 1952, *H. Bravo 3128 (MEXU)*; 3 km al Noroeste de Santa Cruz, 15°44'40"N, 96°8' 30"W, 75 m, 5 Nov. 1992, *G. Castillo 9428 (MEXU, XAL)*; Puerto Angel, 15°39'36"N, 96°29' 24"W, 0 m, 1 Jan. 1957, *D. Cox 3730 (MEXU)*; Vicinity of San Juan Guichicovi, 16°57'42"N, 95°5' 35"W, 137 m, 21 Jun. 1895, *E. W. Nelson 2729 (US)*; Santa Lucía, Cerca de Ocotlán, 0 m, 1 Jan. 1957, *F. Ortega 3714 (MEXU)*; Between Mitla and Oaxaca, *J. N. Rose 25733 (NY)*; Entre Santa María y

Santa Cruz, Huatulco, Cerca del Río Huatulco, 0 m, 15 Sep. 1992, *L. Scheinvar 5955A (MEXU)*; Distrito de Tehuantepec, Subida al Cerro Guiengola, 16°21' 0"N, 95°24' 0"W, 700 m, 29 Jun. 1987, *L. Torres 923 (MEXU)*; Distrito Tehuantepec, Recorrido del Limón-Chicozapote, El Limón Esta a 17 Km al W de, 400 m, 1 Jul. 1987, *R. Torres 9759 (MEXU)*; El Lagartijero, km 42 de la Carr. 185, entre Tehuantepec y la Ventosa, 5 m, 29 Jan. 1989, *A. Zamarripa 202 (IBUG)*; **PUEBLA: Coxcatlán**, Coxcatlán, saliendo del pueblo hacia Teotitlán, 18°12'40"N, 97°9' 36"W, 830 m, 20 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2035 (MEXU)*; San José Tilapa, cultivada en una huerta al lado de la carretera, 18°9'52"N, 97°5' 49"W, 850 m, 20 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2036 (MEXU)*; San José Tilapa; 31 km al SE de Zinacatepec, 18°9'44"N, 97°6' 20"W, 917 m, 10 Aug. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa 2233 (MEXU)*; 25 mi from Tehuacán, on road to Teotitlán, 18°15'36"N, 97°9' 36"W, 3 Jul. 1963, *M. Kimnach 160 (US)*; **QUERÉTARO: Arroyo Seco**. En la Unión de Los Ríos Ayutla y Concá, 21°33'36"N, 99°41' 24"W, 600 m, 22 Dec. 1987, *Sánchez 2 (MEXU, IEB)*; **Jalpan de Serra**. 4 km al E de Jalpan; ca. de la desviación a Malilla, 21°12' 5"N, 99°26' 31"W, 780 m, 17 Dec. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2129 (MEXU)*; Calle Cayetana dirección a Ayutla, 21°10' 0"N, 99°30' 0"W, 850 m, 3 Mar. 1985, *L. Scheinvar 4072 (MEXU)*; El Trapiche, 21°19'49"N, 99°31' 19"W, 700 m, 22 Jun. 1986, *L. Scheinvar 4667 (MEXU)*; Jalpan, 21°12' 0"N, 99°9' 54"W, 940 m, 26 May. 1990, *L. Scheinvar 5636 (MEXU)*; Jalpan, 21°12' 0"N, 99°25' 0"W, 900 m, 19 Mar. 1992, *L. Scheinvar 5826 (MEXU)*; **Pinal de Amoles**. Escanelilla, 21°12'10"N, 99°34' 0"W, 1152 m, 17 Dec. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2138 (MEXU)*; **QUINTANA ROO: Cozumel**. Playa Tan-Kah, 20°16' 5"N, 87°22' 58"W, 3 Aug. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2126 (MEXU)*; **Sin Mpio**. A 5km al S de la Zona Urbana de Isla Mujeres, a 2km al N del Parque Natural, 21°15' 0"N, 86°45' 0"W, 0 m, 18 Sep. 1985, *E. Cabrera 9235 (MEXU)*; 600 M al No del Faro de la Punta Celarain, Isla Cozumel, 20°30'36"N, 86°56' 24"W, 0 m, 18 Jun. 1987, *E. Cabrera 13606 (MEXU)*; Extremo S de Isla Mujeres, 21°15'29"N, 86°45' 6"W, 0 m, 25 Jul. 1977, *H. Quero 2546 (MEXU)*; Punta Nizuc, a 11 km al E del Aeropuerto de Cancún, 21°8'24"N, 86°45' 0"W, 0 m, 31 Aug. 1980, *M. Sousa 11229 (MEXU)*; **SAN LUIS POTOSÍ: Sin Mpio**. Cd. Fernández. Cerca de Tecomates, a 3 km de la carr. San Luis Potosí-Río Verde, 21°55'48"N, 100°4' 12"W, 1189 m, 24 May. 1990, *H. M. Hernández 1626 (MEXU)*; San Diequito, 22°0 0"N, 99°13' 12"W, 0 m, 1 Jan. 1905, *E. Palmer s.n. (US)*; San Diequito, 22°0 0"N, 99°13' 12"W, 0 m, 13 Jun. 1905, *E. Palmer s.n. (US, NY)*; 1 Jun. 1905, *E. Palmer s.n. (US)*; Tamuín, 15 km al N de Tamuín, 22°8'24"N, 98°46' 48"W, 50 m, 25 Jun. 1959, *J. Rzedowski 10858 (ENCB)*; **SINALOA: Ahome**. Pazcola, 0 m, *J. González 5551 (MEXU)*; **El Fuerte**. San Blas, 26°4'35"N, 108°45' 47"W, 0 m, 1 Dec. 1954, *H. Bravo 1060 (MEXU)*; San Blas, 26°4'35"N, 108°45' 47"W, 1910, *J. N. Rose 32474 (NY)*; **Escuinapa De Hidalgo**. 19 km al SE de Rosario, sobre la carr. Tepic-Mazatlán, 22°54'12"N, 105°48' 24"W, 50 m, 11 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2002 (MEXU)*; **Guamuchil**. Tierra Blanca km 79 de la carr. Culiacán-Los Mochis, 24 km al SE de El Guamuchil, 25°17'26"N, 107°55' 17"W, 110 m, 12 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2018 (MEXU)*; **Los Mochis**. 2 km al N de La Despensa. La Despensa se encuentra a 19 km al NW de Ahome, 26°0 5"N, 109°16' 17"W, 30 m, 12 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2021 (MEXU)*; **Mazatlán**. Ca. de 14 km al NW de Mazatlán por carr. libre a Culiacán, 23°20'56"N, 106°26' 6"W, 65 m, 11 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2010 (MEXU)*; 13 km al NW de Mazatlán, por carr. libre Culiacán-Mazatlán, 23°22'25"N, 106°25' 40"W, 65 m, 11 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2011 (MEXU)*; Villa Union, 23°11'23"N, 106°12' 53"W, 0 m, 2 Apr. 1910, *J. N. Rose 13976 (US)*; Mazatlan, 23°14'10"N, 106°24' 55"W, 0 m, 4 Apr. 1910, *J. N. Rose 14050 (US, NY)*; **Rosario**. Ca. de 8 km al SE de Rosario, sobre la carr. Tepic-Mazatlán, 22°56'39"N, 105°50' 7"W, 60 m, 11 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2004 (MEXU)*; **San Ignacio**. 79 km al NW de Mazatlán ca. de Piaxtla, sobre la carr. libre Mazatlán-Culiacán, 23°52'15"N, 106°36' 57"W, 115 m, 11 Jul. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2013 (MEXU)*; **Sin Mpio**. Km 100 Carr. Federal Mazatlán-Culiacán, 23°59'24"N, 106°42' 0"W, 150 m,

29 Jul. 1994, *H. Arreola* 1393 (**MEXU, IBUG**); Km 1025 de la Carr. Tepic-Mazatlán, 0 m, 1 Jan. 1965, *H. Bravo* 5131 (**MEXU**); Cerca de Elota, 0 m, 1 Apr. 1965, *H. Bravo* s.n. (**MEXU**); Along Rte. 40, 1 Mi. NE of Jct. Rte. 15, 2 Mi. of Villa Union, 0 m, 27 Jul. 1972, *L. McGill* 9534 (**ASU**); San Ignacio, Paraje del Agua Caliente, 160 m, 7 May. 1918, *M. Narváez* 334 (**US**); La Ramada, 26°3' 0"N, 107°24' 20"W, 0 m, 1 Jan. 1922, *J. G. Ortega* 4585 (**US**); Along Rte. 40, 1 Mi. NE of Jct. Rte. 15, And 2 Mi. NE of Villa Unión, 23°11'24"N, 106°13' 12"W, 0 m, 27 Jul. 1972, *D. J. Pinkava* 9534 (**ASU**); Rosario, 22°59'25"N, 105°51' 25"W, 0 m, 6 Jul. 1897, *J. N. Rose* 3170 (**US**); Guadalupe de los Reyes, 24°16'42"N, 106°30' 15"W, 0 m, 18 Apr. 1910, *J. N. Rose* 14752 (**US, NY**); **TAMAULIPAS: Aldama.** Sierra de Tamaulipas: region of Rancho Las Yucas, ca. 40 km NNW of Aldama, 23°13'60"N, 98°10' 0"W, 30 Jul. 1957, *R. L. Dressler* 2095 (**GH, MO**); **Casas.** 1.7 km al S del Ej. Nuevo San Francisco., 23°22'60"N, 98°43' 60"W, 274 m, 7 Jun. 1994, *J. G. Martínez* 405 (**UAT**); 1.5 km de la Entrada al Rancho Veracruz., 23°25' 0"N, 98°46' 0"W, 300 m, 8 Jun. 1994, *J. G. Martínez* 412 (**UAT**); 2 km al S del Rancho San Francisco., 23°25' 0"N, 98°49' 0"W, 274 m, 8 Jun. 1994, *J. G. Martínez* 423 (**UAT**); 3 Km. al N de la Cabecera Municipal de Villa de Casas, Camino a la Presa., 23°46' 0"N, 98°43' 60"W, 150 m, 23 Feb. 1995, *J. G. Martínez* 680 (**UAT**); **Gómez Farías.** A 2 km al W de Gómez Farías, Postrimerías de la Sierra Madre Oriental, 22°45' 0"N, 98°58' 12"W, 450 m, 4 Sep. 1982, *A. Valiente-Banuet* 296 (**MEXU**); **González.** 4.5 km al SE del Rancho la Chijolosa Camino al Cerro del Bernal., 22°46' 0"N, 98°34' 60"W, 213 m, 15 Sep. 1994, *J. G. Martínez* 609 (**UAT**); **Hidalgo.** 500 M al W del Rancho Los Angeles., 24°8'60"N, 99°25' 0"W, 341 m, 11 Aug. 1994, *J. G. Martínez* 581 (**UAT**); **Jaumave.** 13.5 km al NE de Jaumave, Camino a Los Nogales, Donde Inicia El Río, 23°25'60"N, 99°16' 0"W, 548 m, 7 Mar. 1995, *J. G. Martínez* 714 (**UAT**); **Ocampo.** A 6 km al N de Flores Magón, 22°43'12"N, 99°24' 36"W, 390 m, 8 May. 1982, *A. Valiente-Banuet* 89 (**MEXU**); **Reynosa.** 12.7 km al W de Reynosa, Carretera la Rivereña hacia Nuevo Laredo., 26°8'60"N, 98°22' 60"W, 91 m, 5 Aug. 1994, *J. G. Martínez* 524 (**UAT**); 2.1 km al W del entronque de la Carretera Díaz Ordaz-China, 24°57' 0"N, 98°5' 60"W, 61 m, 7 Aug. 1994, *J. G. Martínez* 531 (**UAT**); **Victoria.** 1 Feb. 1907, *E. Palmer* s.n. (**US**); 6.5 km de la Entrada al Cañón del Novillo, 23°43' 0"N, 99°16' 0"W, 330 m, 4 Mar. 1994, *J. G. Martínez* 165 (**UAT**); **Sin Mpio.** Jaumave, Los Ebanos, 0 m, 1 Jan. 1958, *H. Bravo* 3224 (**MEXU**); Los Ebanos, Cerca de Jaumave, 23°22'13"N, 99°29' 32"W, 0 m, 21 May. 1958, *H. Bravo* 3565 (**MEXU**); Tamaulipas, 24°0 0"N, 98°45' 0"W, 457 m, 31 Dec. 1970, *D. Dunn* 17614 (**UMO**); Rancho El Alteño, 22 km al S de Matamoros, 25°39'36"N, 97°33' 36"W, 0 m, 1 Jun. 1964, *F. González-Medrano* 570 (**MEXU**); West of Antiguo Morelos, 22°32'24"N, 99°4' 48"W, 0 m, 1 Aug. 1950, *E. Hernández-X* 5699 (**MEXU**); Between Comillas and San Fernando, 16 Aug. 1934, *F. J. Hesmman* s.n. (**MICH**); Estación Calles, 0 m, 7 Jun. 1986, *H. Sánchez-Mejorada* 3689 (**MEXU**); Near Laredo, 6 Aug. 1906, *J. N. Rose* 11027 (**US, NY**); A Aprox. 1.5 km al E de Gómez Farías, 22°45' 0"N, 98°58' 12"W, 450 m, 25 Jun. 1982, *A. Valiente-Banuet* 238 (**MEXU**); Loc. N of Guadalupe, Hacienda Buena Vista, 0 m, 22 Jun. 1919, *E. O. Wooton* s.n. (**US**); **VERACRUZ: Actopan.** 3.8 km al S de La Planta Hidroeléctrica Laguna Verde, 19°41'22"N, 96°25' 11"W, 16 m, 13 Apr. 2003, *C. Gómez-Hinostrosa* 2260 (**MEXU**); 3.8 km al SE de Emilio Carranza, sobre carretera a Pta. Villa Rica, 19°58'12"N, 96°34' 42"W, 27 m, 13 Apr. 2003, *C. Gómez-Hinostrosa* 2261 (**MEXU**); El Descabezadero (3 km antes de Chicoasen), 19°31' 0"N, 96°39' 0"W, 350 m, 28 Dec. 1976, *R. V. Ortega* 606 (**XAL**); **Alvarado.** Ejido La Bocana; carretera Boca del Río - Alvarado, 19°4' 2"N, 96°7' 52"W, 12 m, 27 Jan. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa* 2140 (**MEXU**); Rancho La Esperanza. Ca de 6 km al NW de Alvarado, 18°47'59"N, 95°48' 29"W, 21 m, 27 Jan. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa* 2141 (**MEXU**); 4 km al SE de La Unión, sobre carretera Veracruz-Alvarado, 18°58' 2"N, 96°3' 46"W, 21 m, 9 Feb. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa* 2143 (**MEXU**); Playa Azul; 21 km al NW de Alvarado, 18°53' 1"N, 95°55' 33"W, 10 m, 9 Feb. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa* 2144 (**MEXU**); Alvarado, 18°46'28"N, 95°46' 3"W, 29 m, 9 Feb. 2002, *C.*

Gómez-Hinostrosa 2145 (**MEXU**); 2.7 km al NW de Alvarado, 18°47'21"N, 95°47' 34"W, 24 m, 19 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa* 2228 (**MEXU**); 15 Km al SE de Alvarado, ca. de Buenavista, 18°42'52"N, 95°37' 53"W, 20 m, 4 Aug. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa* 2230 (**MEXU**); 4 km al NW de Alvarado, hacia Veracruz, 18°47'31"N, 95°47' 48"W, 19 m, 4 Aug. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa* 2231 (**MEXU**); Playa Azul; 21 km al NW de Alvarado, 18°53' 1"N, 95°55' 33"W, 10 m, 4 Aug. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa* 2232 (**MEXU**); **Coatepec**. 2 km Antes de Jacumulco En Faldas del Cerro de Las Palmas, 19°21' 0"N, 96°46' 0"W, 500 m, 20 May. 1979, *G. Castillo* 696 (**XAL**); **Cosamaloapan**. Carlos A. Carrillo, ca. de 3 km al E de Cosamaloapan, 18°22'50"N, 95°44' 44"W, 0 m, 19 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa* 2227 (**MEXU**); **Coxquihui**. Camino a Reyes de Magón, 260 m, 12 Jan. 1986, *E. Meza* 200 (**XAL**); **Jaltipan**. 4 km Adelante de Lomas de Tecamichapan, camino a Hidalgotitlán, 17°49'60"N, 94°40' 0"W, 26 m, 25 Nov. 1993, *L. Scheinvar* 6058 (**MEXU, IEB**); **Medellín**. Ejido La Laguna, Rancho Nuevo o El Doce; carr. Paso del Toro - Alvarado, 18°58' 9"N, 96°3' 55"W, 26 m, 4 Aug. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa* 2229 (**MEXU**); **Misantla**. Alrededores de Misantla, 19°59'58"N, 96°52' 53"W, 84 m, 12 Apr. 2003, *C. Gómez-Hinostrosa* 2257 (**MEXU**); **Panuco**. Camino Revendadero a Tempache, 22°7' 0"N, 98°12' 0"W, 50 m, 7 Sep. 1980, *J. I. Calzada* 6244 (**XAL**); **San Andrés Tuxtla**. Playa Balzapote; ca. 4 km al NE de la Estación de Biología de Los Tuxtlas, 18°37'17"N, 95°4' 13"W, 5 m, 10 Feb. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa* 2146 (**MEXU**); Estación Biológica de Los Tuxtlas, 18°38'34"N, 95°5' 44"W, 0 m, 26 May. 1957, *L. Scheinvar* 655 (**MEXU**); La Palma a 12 Km, Playa de Montepío, 18°38'34"N, 95°5' 44"W, 0 m, 26 May. 1967, *L. Scheinvar* 655 (**MEXU**); **Sayula de Alemán**. Poblado Benito Juárez, 29 km al SW de Sayula, 17°40'45"N, 95°4' 40"W, 196 m, 19 Jun. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa* 2226 (**MEXU**); **Tenochtitlán**. San Lorenzo, 80 m, 7 Mar. 1988, *L. Scheinvar* 5252 (**MEXU**); **Vega de Alatorre**. 2 km al NW de El Diamante, ca. 9.8 km al NW de Vega de Alatorre, 20°4' 4"N, 96°42' 2"W, 10 m, 13 Apr. 2003, *C. Gómez-Hinostrosa* 2258 (**MEXU**); 7 km al SE de El Diamante, rumbo a Vega de Alatorre, 20°2'48"N, 96°40' 57"W, 16 m, 13 Apr. 2003, *C. Gómez-Hinostrosa* 2259 (**MEXU**); Ca. de 9 km al SW de Vega de Alatorre, rumbo a Yecuatla, 19°59'39"N, 96°40' 33"W, 33 m, 13 Apr. 2003, *C. Gómez-Hinostrosa* 2263 (**MEXU**); **Veracruz**. km 88 carretera Orizaba-Veracruz, 19°4' 8"N, 96°12' 27"W, 4 m, 26 Jan. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa* 2139 (**MEXU**); Desviación a Paso del Toro sobre la carretera Córdoba-Veracruz, 19°4'56"N, 96°11' 43"W, 22 m, 9 Feb. 2002, *C. Gómez-Hinostrosa* 2142 (**MEXU**); Neveria, Carr. Antigua Nacional Xalapa-veracruz, 19°12' 0"N, 96°17' 60"W, 50 m, 9 Aug. 1981, *C. Gutiérrez* 493 (**XAL**); Ranchería Neveria, Carr. Antigua Nacional Xalapa-veracruz, 19°10'60"N, 96°17' 60"W, 50 m, 10 Sep. 1981, *C. Gutiérrez* 746 (**XAL**); **Sin Mpio**. 20 miles W of Veracruz, 19°23'24"N, 96°18' 36"W, 3 Aug. 1947, *F. A. Barkley* 647 (**MEXU**); Entre Villa Cardel y Tamarindo, 0 m, 11 Apr. 1965, *C. Delgadillo* 11 (**MEXU**); Entre Jalapa y Plan del Río, 640 m, 12 Apr. 1965, *C. Delgadillo* 14 (**MEXU**); Entre Jalapa y Plan del Río, 640 m, 12 Apr. 1965, *C. Delgadillo* 15 (**MEXU**); Entre Jalapa y Plan del Río, 800 m, 12 Apr. 1965, *C. Delgadillo* 16 (**MEXU**); Entre Jalapa y Plan del Río, 640 m, 12 Apr. 1965, *C. Delgadillo* 23 (**MEXU**); Entre Camaroncillo y Conejos, 0 m, 26 Jul. 1965, *C. Delgadillo* 36 (**MEXU**); Alrededores de Puente Nacional, 0 m, 28 Jun. 1970, *J. González* 92 (**MEXU**); San Lorenzo Tenochtitlán, 17°45'20"N, 94°45' 30"W, 0 m, 29 Nov. 1967, *M. Martínez* 344 (**MEXU**); Panuco, 22°3' 0"N, 98°10' 12"W, 0 m, 20 Apr. 1910, *E. Palmer* 342 (**US, F**); Pueblo Viejo, S of Tampico, 22°10'48"N, 97°49' 48"W, 0 m, 10 Feb. 1910, *E. Palmer* 373 (**US**); Tampico, 22°15' 0"N, 97°51' 36"W, 15 m, 3 Jun. 1910, *E. Palmer* 504 (**US**); Palo Gacho, Cerca de Jalapa, 18°45' 5"N, 96°19' 39"W, 320 m, 2 Sep. 1972, *L. Scheinvar* 856 (**MEXU**); Trapiche del Rosario. Cañada de San Diego, 422 m, 2 Sep. 1972, *L. Scheinvar* 868 (**MEXU**); Twenty Miles W of Veracruz, 19°0' 0"N, 96°5' 24"W, 0 m, 2 Jun. 1933, *C. M. Rowell* 17M647 (**MEXU, TEX**); Carr. a Plan de Las Hayas, a 1 km del entronque con la Carr. a Nautla, 90 m, 1 May. 1938, *C. Vázquez* 686 (**MEXU**); **YUCATÁN: Cansahcab**. 22 km al E de Telchac Pueblo, por la carr. a Tizimin,

21°5'28"N, 89°10' 57"W, 14 m, 2 Aug. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2120 (MEXU)*; **Maxcanu.** Ex-hacienda Chunchucmil, 30 km al NW de Maxcanú Rumbo a Cohuila, 20°40'60"N, 90°13' 0"W, 12 m, 24 Sep. 1988, *L. Ortega 646 (UAY)*; **Mérida.** Jardín Botánico Balancanche, zona H., 17 Jun. 1989, *S. Escalante 552 (CICY, MEXU)*; A 1 km de la carr. que va hacia Dzibilchaltun, 89 m, 2 Jul. 1984, *J. S. Flores 10249 (MEXU)*; En las afueras de la Ciudad de Mérida, sobre carr. a Progreso, 20°57'54"N, 89°41' 30"W, 12 m, 1 Aug. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2105 (MEXU)*; Fracc. Camara de la Construcción, 21°2'54"N, 89°40' 41"W, 10 Jun. 1996, *P. Simá 1987 (CICY, NY)*; **Panabá.** 40 km al N de Tizimín rumbo a Río Lagartos, 21°29'56"N, 88°7' 54"W, 21 m, 2 Aug. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2121 (MEXU)*; **Progreso.** 3 km al E de Progreso, sobre carr. a Chicxulub Puerto, 21°17'51"N, 89°34' 13"W, 5 m, 1 Aug. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2107 (MEXU)*; E of port in scrub on low sand dunes, 21°10'12"N, 89°24' 0"W, 1 Oct. 1895, *C. L. Lundell 8062 (MICH)*; carr. Mérida-Progreso, a 20 kms, dentro de un Plantel de Henequén, 20°22' 0"N, 89°43' 60"W, 0 m, 21 Feb. 1981, *M. Narváez 828 (CICY)*; **Río Lagartos.** Las Coloradas, 21°36'25"N, 87°59' 48"W, 12 m, 2 Aug. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2122 (MEXU)*; 6 km al W de Las Coloradas, rumbo a Río Lagartos, 21°36'35"N, 88°2' 46"W, 10 m, 2 Aug. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2123 (MEXU)*; 2 km al S de Río Lagartos, 21°34'17"N, 88°9' 27"W, 5 m, 2 Aug. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2125 (MEXU)*; A 7 km E de Coloradas, rumbo a el Cuyo, 21°36' 0"N, 88°4' 60"W, 0 m, 28 Jul. 1992, *H. M. Hernández 2239 (MEXU)*; A 4 km W de Coloradas, 21°36' 0"N, 88°7' 0"W, 0 m, 28 Jul. 1992, *H. M. Hernández 2240 (MEXU)*; A 100 M del Crucero Rumbo a Tizimín, 21°34'60"N, 88°10' 0"W, 1 m, 25 Jun. 1981, *E. Ucán 1156 (CICY)*; 6 km de Las Coloradas, Entre Coloradas y Río Lagartos, 21°34'60"N, 88°0' 0"W, 1 m, 14 Jun. 1984, *M. Ventura 133 (CICY)*; **San Felipe.** A 3.2 km Nne de San Felipe, por carr. a Río Lagartos, 21°34' 0"N, 88°13' 0"W, 0 m, 28 Jul. 1992, *H. M. Hernández 2227 (MEXU)*; **Telchac Pueblo.** 4 km de Telchac Puerto, Camino a Dzilam, 21°19'60"N, 89°15' 0"W, 0 m, 17 Oct. 1980, *I. Espejel 89 (XAL, MEXU)*; 4 km al W de Telchac Puerto, por carr. a Progreso, 21°20'24"N, 89°17' 37"W, 12 m, 1 Aug. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2109 (MEXU)*; 12 km al N de Telchac pueblo sobre la carr. a Telchac Puerto, 21°18' 7"N, 89°15' 50"W, 13 m, 2 Aug. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2119 (MEXU)*; A 2 km S de Telchac Puerto (carretera Costera), 21°19' 0"N, 89°16' 0"W, 0 m, 26 Jul. 1992, *H. M. Hernández 2219 (MEXU)*; **Tizimín.** 5 km al W del Cuyo Rumbo a Lagartos, 21°31'12"N, 87°43' 48"W, 1 m, 25 Aug. 1976, *H. Quero 2477 (MEXU)*; **Valladolid.** 7 km al E de Valladolid rumbo a Chemax, 20°41'54"N, 88°8' 26"W, 40 m, 3 Aug. 2001, *C. Gómez-Hinostrosa 2128 (MEXU)*; **Yaxcaba.** Ejido de Tixcacaltuyub, 20°27' 0"N, 88°54' 0"W, 24 m, 30 Oct. 1980, *E. Ucán 606 (XAL)*; **Sin Mpio.** Km 1010 de la Carr. Uxmal-Mérida, 0 m, 10 Jan. 1966, *H. Bravo 5114 (MEXU)*; Isla Contoy, Lado Sureste, 21°36' 0"N, 86°49' 0"W, 1 m, 27 Jul. 1982, *C. Chan 1631 (CICY)*; 1 Jul. 1939, *J. S. Daston s.n. (F)*; Izamal, 20°55'53"N, 89°0' 36"W, 1895, *G. F. Gaumer 693 (MO)*; Izamal., 20°55'53"N, 89°0' 36"W, 0 m, *G. F. Gaumer s.n. (F)*; Yaxactun, in the immediate sea shore, Apr. 1916, *G. F. Gaumer 23210 (NY, F)*; Suitun, 20°49'60"N, 89°0' 0"W, 0 m, May. 1916, *G. F. Gaumer 23311 (US, G, GH, NY, MO)*; Izamal, 20°55'53"N, 89°0' 36"W, 1895, *G. F. Gaumer s.n. (F)*; A 20 km al E de Progreso por carr. a Telchac Puerto, 21°18'30"N, 89°28' 2"W, 0 m, 29 Dec. 1995, *H. M. Hernández 2586 (MEXU)*; Pisté, in thicket, 20°41'24"N, 88°34' 48"W, 11 Jul. 1898, *C. L. Lundell 7505 (MICH)*; Km 26, Mérida-Progreso road, 21°13'12"N, 89°39' 0"W, 26 Jul. 1904, *C. L. Lundell 7988 (MICH)*; Celestún, 20°51'33"N, 90°24' 0"W, 5 m, 26 Aug. 2002, *M. Olson 958 (MEXU)*; Entre Río Lagartos y la Desaladora Las Coloradas, 50 m, 1 Apr. 1976, *H. Quero 2407 (MEXU)*; 9 km al W de Las Coloradas a Lagartos, 21°33' 0"N, 87°49' 12"W, 1 m, 25 Aug. 1976, *H. Quero 2478 (MEXU)*; 15 km al W de Las Coloradas, de El Cuyo a Río Lagartos, 21°34'12"N, 87°52' 48"W, 0 m, 3 Jan. 1977, *H. Quero 2507 (MEXU)*; **Sin Estado.** Label Says Mexico, Greenhouse Book Says Panama, 0 m, 1 Jan. 1912, *E. A. Goldman 1876 (US)*; **Sin Localidad.**

A. Nichols (ROSE 1102 (US); Huerto Familiar, Ejido Corregidora Ortiz de Mezcalapa, 0 m, 13 May. 1982, Colector Desconocido (XAL);

NICARAGUA. BOACO: Finca San Antonio, 9 km al SW de Boaco, 12°25'60"N, 85°43' 60"W, 200 m, 16 Jul. 1984, *P. P. Moreno* 24322 (MO); 1 km E of Santa Cruz, W of Tuestepe, 12°25' 0"N, 85°49' 0"W, 150 m, 7 Jun. 1984, *W. D. Stevens* 22915 (MO); **CARAZO:** Ca. 3.3 km SE of Casares on road to Huehueté, SE of La Bocana Grande, 11°37'60"N, 86°20' 60"W, 0-50 m, 10 Jul. 1977, *W. D. Stevens* 2746 (LL, MO, MEXU); **CHINANDEGA:** Chinandega, 12°52' 0"N, 86°50' 60"W, 20 m, 5 Oct. 1991, *H. H. Iltis* 30801 (WIS); Corinto, 12°30' 0"N, 87°10' 0"W, 0 m, 19 Jul. 1947, *P. C. Standley* 11549 (F); **CHONTALES:** Vicinity of Juigalpa, 12°5'60"N, 85°19' 60"W, 160 m, 13 Jun. 1947, *P. C. Standley* 9402 (F); Vicinity of Juigalpa, 12°5'60"N, 85°19' 60"W, 160 m, 13 Jun. 1947, *P. C. Standley* 9444 (F); Hacienda Veracruz, including Cerro La Batea and Cerro Los Charcos, 12°11'12"N, 85°21' 22"W, 120-475 m, 4 Aug. 1983, *W. D. Stevens* 22356 (MO); **ESTELÍ:** Estelí, 13°9' 0"N, 86°22' 60"W, 800 m, 30 May. 1985, *G. Davidse* 30655 (MO); Estelí, 12°58'60"N, 86°22' 0"W, 1350 m, 16 Mar. 2000, *R. Rueda* 13161 (Desconocido); Estelí, 13°24' 0"N, 86°27' 0"W, 600-700 m, 3 Jul. 1977, *W. D. Stevens* 2596 (MO); **GRANADA:** Granada, 11°49'60"N, 85°55' 0"W, 25 Nov. 1984, *U. Estrada* 43 (MO, CR); De la carretera Masaya-Granada, 1.5 km sobre el camino a La Laguna de Apoyo, 11°57' 0"N, 86°1' 60"W, 180-200 m, 20 Sep. 1981, *P. P. Moreno* 11216 (MO); **LEÓN:** León, Slope and ridge immediately W of Quebrada Las Ruedas, N of road, 12°4'60"N, 86°43' 0"W, 15-30 m, 16 Oct. 1977, *W. D. Stevens* 4712 (MO, MEXU); **MANAGUA:** 2 km al E de Santa Cruz, camino a Salamina, 11°58'60"N, 86°35' 60"W, 40 - 50 m, 7 Sep. 1981, *P. P. Moreno* 10826 (MO); Managua, 12°21' 0"N, 86°9' 0"W, 80 m, 18 Oct. 1982, *P. P. Moreno* 17966 (MO); N side of Laguna de Jiloa, 12°13' 0"N, 86°19' 60"W, 40-100 m, 19 Aug. 1977, *W. D. Stevens* 3416 (MO); Departamento de Managua; Along New Road from Hwy 1 (n of San Jacinto), 12°22' 0"N, 86°4' 60"W, 60-100 m, 16 Aug. 1978, *W. D. Stevens* 10004 (MEXU, MO); **MASAYA:** Masaya Lake, 12°0 0"N, 86°10' 0"W, 5 Dec. 1968, *R. Bruce* 77 (MO); Departamento de Masaya; Piedra Quemada, 3 km al "N, de Nindirí, 12°0 0"N, 86°9' 0"W, 270-290 m, 7 Aug. 1981, *P. P. Moreno* 10402 (MEXU, MO); Masaya, 12°0 0"N, 86°7' 60"W, 200-220 m, 20 Sep. 1981, *P. P. Moreno* 11251 (MO); Parque Nacional Volcan Masaya, 12°0 0"N, 86°10' 0"W, 22 Jul. 1978, *D. A. Neill* 4595 (MO); **MATAGALPA:** SW slopes of Cerro El Pilon and adjacent Laguna Tecomapa, 12°37' 0"N, 86°1' 60"W, 420-540 m, 20 Jul. 1978, *W. D. Stevens* 9459 (MO); **RIVAS:** Along road SE from San Juan del Río, 3-4 km NW of Río La Flor. Playa El Coco, 11°9' 0"N, 85°46' 60"W, 0-95 m, 11 Sep. 1977, *W. D. Stevens* 3754 (MEXU, MO); **Sin Departamento:** East End of Cordones Island, Harbor of Corinto, 4 m, 18 Sep. 1935, *J. West* 3566 (UC). **PANAMÁ.** **PANAMÁ:** Nueva Gorgona, 9°10'60"N, 79°15' 0"W, 0 m, 28 Oct. 1946, *P. H. Allen* 3798 (EAP, MO); Old Panama, near the Canal Zone, 1911, *A. S. Hitchcock* 11261 (NY, US); Low woods east of Bella Vista, a suburb of Panamá city, 12 Jun. 1923, *W. R. Maxon* 6967 (US, NY); Isla de Taboga, 9°10'60"N, 79°15' 0"W, 0-186 m, 23 Jul. 1938, *R.E. Woodson Jr.* 1490 (MO); **LOS SANTOS:** Los Santos, 7°52'60"N, 80°27' 0"W, 29 Jul. 1963, *J. D. Dwyer* 4176 (MO); **Sin Provincia:** Culebra canal zone, 1911, *D. B. Gaillard s.n.* (US); Toboga Island; behind rocky beach; near hotel, 9°10'60"N, 79°15' 0"W, 0 m, 15 Aug. 1972, *A. Gentry* 5756 (MO); 1905, *E. A. Goldman s.n.* (US); Islet in bay off Long beach, San Jose Island, Perlas Archipelago, Gulf of Panamá, 8°15' 0"N, 79°7' 0"W, 19 Jan. 1946, *I. M. Johnston* 1181 (A); Bella Vista, 16 Oct. 1922, *E. P. Killip* 12015 (US, NY); Loc. Canal Area, 9°10' 0"N, 79°45' 0"W, 28 Jul. 1983, *R. J. Schmalzel* 2058 (MO); Vicinity of Miraflores Lake. Canal zone, 4 Aug. 1938, *G. White* 145 (GH, MO); Gorgona Beach, 9°10'60"N, 79°15' 0"W, 21 Aug. 1938, *G. White* 154 (GH, MO).

SANTA LUCIA. SANTA LUCIA: Vieux Fort, 61 m, 1 May. 1973, *B. M. Sturrock* 804 (A);

TRINIDAD. British West Indies. Chacachacare Island. Hillside, 10°42' 0"N, 61°45' 0"W, 12 Mar. 1920, *N. Britton 505 (GH, NY)*.

VENEZUELA. ARAGUA: Aragua, Maracay, 10°15' 0"N, 67°30' 0"W, 450 m, 8-May- 1985, *B. Trujillo 19346 (MEXU)*; **BOLÍVAR:** Ciudad Bolívar, 1 Mar. 1921, *L. H. Bailey 1548 (US)*; Carretera de Ciudad Guayana hacia Cd. Pfar: app km 70; Piedra Elefante, 8°0 0"N, 63°4' 60"W, 200-300 m, 2 Sep. 1994, *A. Gröger 1249 (K)*; Bolívar, 8°0 0"N, 66°30' 0"W, 150 m, 16 Oct. 1988, *B. Trujillo 21497 (MO)*; **CARABOBO:** Bahía Patanemo, 27 Jul. 1974, *F. D. Chitty 2511 (K)*; **CARAZO:** Ca. 3.3 km SE of Casares on road to Huehuete, SE of La Bocana Grande, 11°37'60"N, 86°20' 60"W, 0-50 m, 10 Jul. 1977, *W. D. Stevens 2446 (MO)*; **FALCÓN:** **Silva.** 8.7 km al N de Boca de Aroa, al N de Aragüita, 10°46' 0"N, 68°19' 60"W, 2 m, 1 Sep. 1974, *J. A. Steyermark 110567 (VEN, NY, MO)*; **GUÁRICO:** Selvas Secas Entre Alta Gracia de Orituco-Tamanaco, 0 m, 1 May. 1966, *L. Aristeguieta 6088 (UC)*; Guarico: between Barbacoas and El Sombrero, 13 Jun. 1986, *B. Trujillo 19378 (MO)*; **SUCRE.** Peninsula de Paria. Ensenada Patao, E de Puerto de Hierro, E de la boca del río, 10°34'60"N, 62°0 0"W, 10 m, 24 Jul. 1962, *J. A. Steyermark 91282 (US, VEN)*; Loc. Isla de Arapo del este ("Arepito"), Norte de Arapito, NW de Playa Colorado, 10°16' 0"N, 64°28' 0"W, 0-10 m, 1 Sep. 1973, *J. A. Steyermark 107889 (MO)*; **TRUJILLO:** Trujillo, 9°30' 0"N, 70°19' 60"W, 500-580 m, 7 Aug. 1983, *B. Trujillo 18326 (MO)*; **ZULIA:** **Baralt.** Cerca de El Venado, Hato del señor Jesús Salas, 18 Jul. 1977, *L. Aristeguieta 12399 (K)*; **Bolívar.** Alrededores de La Mesa en el hatu Corralito, del Sr. Jesús Gutiérrez, 18 Jun. 1977, *L. Aristeguieta 12409A (K)*; **Zulia.** En bosque del Jardín Botánico de Maracaibo, 21 Oct. 1977, *G. S. Bunting 5762 (K)*; **Sin Estado:** Anzoategui, alrededores de Puerto Piritu, 10 m, 21 Aug. 1965, *G. Agostini 548 (NY)*; Grenada, british West Indies. Alto Orinoco, 15 Jul. 1951, *L. Croizat s.n. (NY)*. Camburi Chiquito, 9 Jun. 1917, *H. M. Curran 917 (US)*; Island of Margarita. South hill, El Valle, 10°55'48"N, 64°2' 60"W, 18 Jul. 1903, *J. Johnston 217 (US, GH, G, NY)*; Near Puerto Cabello, 10°25' 0"N, 68°0 0"W, 2 Jul. 1913, *H. Pittier 6445 (US)*; Cabo Blanco, D.F, 23 Jul. 1923, *H. Pittier 11106 (US)*; Vicinity of Puerto Cabello, 30 Oct. 1916, *J. N. Rose 21885 (US, NY)*;

APÉNDICE 1. Ejemplares examinados no pertenecientes a *Acanthocereus*

tetragonus.

Cereus albicaulis

BRASIL. BAHÍA: R. M. Harley 2790 (K); H. S. Irwin 31216 (NY, K); J. N. Rose 19745 (US); J. N. Rose 19808 (US, NY); N. P. Taylor 1367, 1376, 1392, 1399 (K). **PERNAMBUCO:** N. P. Taylor 1622 (K).

Dendrocereus nudiflorus

CUBA. GUANTÁNAMO: E. L. Ekman 8401 (K); R. N. Jervis 1495 (MICH); C. Wright 3570 (NY, K).

Dendrocereus undulosus

HAITI: W. Buch s.n. (NY); E. U. Clover 11003 (US, MICH); E. L. Ekman 6730 (NY); E. C. Leonard 12085 (NY, US, GH); E. C. Leonard 13680, 13701 (US). **REPÚBLICA DOMINICANA:** E. L. Ekman 12081 (US).

Pachycereus hollianus

MÉXICO. OAXACA: I. Rodríguez 310, 311 (MEXU); I. Trejo 1960 (MEXU). **PUEBLA:** V. Alvarado 63 (MEXU); S. Alvarez s.n. (MEXU); S. Arias 830, 1111 (MEXU); H. Bravo s.n. (MEXU); H. Cota 7803 (MEXU, ENCB); E. Guízar 3926a (MEXU); B. Leuenberger 2560 (MEXU); I. Rodríguez 306, 309, 312 (MEXU); J. N. Rose 10148 (MEXU); H. Sánchez-Mejorada s.n. (MEXU); L. Scheinvar 2250, 2445, 2617, 5971 (MEXU); P. Tenorio 18588 (MEXU).

Peniocereus castellae

MÉXICO. GUERRERO: G. Castillo 6658 (MEXU); E. Martínez 3955 (MEXU); E. W. Nelson 6978 (US, GH); J. C. Soto 9601 (MEXU). **MICHOACÁN:** C. Gómez-Hinostrosa 1957 (MEXU); B. Guerrero 1214 (MEXU); H. Sánchez-Mejorada 506 (MEXU).

Peniocereus cuixmalensis

MÉXICO. GUERRERO: C. Gómez-Hinostrosa 1987 (MEXU); Emily J. Lott 1024, 1125 (MEXU); A. Magallanes 3606 (MEXU); H. Sánchez-Mejorada 509, 508, 1101, 1102 (MEXU); L. Scheinvar 5365 (MEXU).

Peniocereus fosterianus

MÉXICO. GUERRERO: Halbinger s.n. (MEXU); H. Kruse 3012 (MEXU) W. López 823, 871, 1110, 1131, 1321 (MEXU). **OAXACA:** A. Campos 2304 (MEXU); J. F. Castrejón 561 (MEXU); C. Gallardo 1839 (MEXU); A. García 3971 (MEXU); C. Gómez-Hinostrosa 2213 (MEXU); C. Martínez 1001 (MEXU); E. Martínez 32526 (MEXU); E. A. Pérez-García 1217, 1810 (MEXU); J. Rivera 724, 2539 (MEXU); S. H. Salas 1878, 3228 (MEXU).

Peniocereus greggii

ESTADOS UNIDOS. ARIZONA: M. A. Baker 7616 (ASU); H. Bravo 2682 (MEXU); M. Butterwick 7330 (ASU); M. Cazier 142 (ASU); E. W. Chambers s.n. (ASU); M. Clark 11282 (UNM); W. H. Earle s.n. (ASU); P. C. Fischer 6351, 6390 (ASU); M. Ganz 2405 (ASU); J. Hickman s.n. (ASU); A. Jackson s.n. (ARIZ); J. Hutira s.n. (ASU); D. Keil 5785, 11800 (ASU); M. Lane 1596 (ASU); E. Lehto 11456, 20000, 23352 (ASU); MacIntyre 10034 (ASU); G. E. Marrs 1288 (ASU); C. T. Mason 3120 (ASU); L. McGill s.n., 1577 (ASU); B. Parfitt 3837, 4215 (ASU); R. Peebles 15058 (ARIZ,

ASU); D. J. Pinkava 14393 (**MEXU**); D. J. Pinkava 5396, 10034, 11456, 14394 (**ASU**); J. P. Rebman 2890 (**ASU**); Rodríguez 5396 (**ASU**); M. J. Russo 834 (**ASU**); J. Thornber 5363 (**ARIZ, ASU**); R. M. Turner 82-14 (**ASU**); T. R. Van Devender s.n. (**ARIZ**); T. R. Van Devender 1131 (**ASU**); A. D. Zimmerman 2964 (**ASU**). **NUEVO MÉXICO**: E. Castetter 1884 (**UNM**); P. Pierce 515 (**UNM**); R. D. Worthington 17860 (**ASU, ARIZ**); D. Zimmerman 1522 (**UNM**). **MÉXICO**. **CHIHUAHUA**: D. J. Pinkava 9274 (**ASU**); R. D. Worthington 7269 (**ASU**). **COAHUILA**: H. M. Hernández 3588 (**MEXU**). **DURANGO**: D. J. Pinkava 13457, 13860 (**ASU**). **SONORA**: W. D. Clark 1482 (**ASU**); R. S. Felger 10541, 10627, 11208, 20140 (**ARIZ, ASU**); R. S. Felger 18661 (**ARIZ**); H. Higgins 79A (**UNM**); E. Lehto 15503 (**ASU**); L. McGill s.n. (**ASU**); D. J. Pinkava 15503 (**ASU**). **ZACATECAS**: D. Brailovsky 6 (**MEXU**); C. Gómez-Hinostrosa 2148, 2169 (**MEXU**); H. M. Hernández 3527 (**MEXU**).

Peniocereus marianus

MÉXICO. SINALOA: H. Sánchez-Mejorada s.n. (**MEXU**); **SONORA**: A. Búrquez 9349 (**MEXU**); Richard S. Felger 1534, 85285 (**MEXU**); V. Tajia s.n. (**MEXU**).

Peniocereus oaxacensis

MÉXICO. OAXACA: H. Bravo 5784 (**MEXU**); M. Elorsa 3068, 3371 (**MEXU**); C. Gómez-Hinostrosa 2062, 2174, 2179, 2211, 2216, 2318, 2406 (**MEXU**); E. Martínez 32102-A (**MEXU**); J. Rivera 1828, 2350 (**MEXU**); H. Sánchez-Mejorada 4042a (**MEXU**); L. Scheinvar 3165 (**MEXU**).

Pseudoacanthocereus brasiliensis

BRASIL. BAHÍA: J. N. Rose 19735, 19819, 19903 (**US, NY**); J. N. Rose 21409 (**US**); N. P. Taylor 1579 (**K**). **MINAS GERAIS**: R. M. Harley 25185, 25531 (**K**); N. P. Taylor 768 (**K**).

Pseudoacanthocereus sicariguensis

COLOMBIA: ATLÁNTICO: A. Dugand 6706, 6706b (**US**); W. R. Maxon 3847, 3851 (**NY**). **BOLÍVAR**: E. P. Killip 14339 (**US**). **VENEZUELA: AMAZONAS**: L. Williams 13154 (**US**). **LARA**: B. Trujillo 19280 (**MO**).

Selenicereus donkelarii

MÉXICO. CAMPECHE: D. Álvarez M. 651 (**MEXU**); S. Mata s.n. (**MEXU**); D. Ocaña 330 (**MEXU**). **YUCATÁN**: H. Bravo 5421 (**MEXU**); C. Chan 5162 (**MEXU**); I. Espejel 210 (**CICY**); C. Gómez-Hinostrosa 2106, 2118, 2124 (**MEXU**); H. M. Hernández 2226, 2229, 2241, 2588, 2592 (**MEXU**); M. Méndez 251 (**CICY, MEXU**); H. Quero 2476 (**MEXU**).

REFERENCIAS

- Anderson, E.F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press, Portland, Oregon.
- Arias, S., S. Gama-López & L. U. Gúzman C. 1997. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Fascículo 14. Cactaceae. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Arias, S., T. Terrazas, H. J. Arreola-Nava, M. Vázquez-Sánchez & K. M. Cameron. 2005. Phylogenetic relationships in *Peniocereus* (Cactaceae) inferred from plastid DNA sequence data. *J. Plant Res.* 118: 317-328.
- Avendaño, S. & I. Acosta. 2000. Plantas utilizadas como cercas vivas en el estado de Veracruz. *Madera y Bosques* 6 (1): 55-71.
- Backeberg, C. 1958-1962. *Die Cactaceae*. 6 volumes. Gustav Fischer, Jena.
- Backeberg, C. 1977. *Cactus Lexicon*. Blandford Press LTD, Poole, Dorset, England.
- Barthlott, W. & D. Hunt. 1993. Cactaceae. En: Kubitzki, K., Rohwer, J. & V. Bittrich (eds.), *The families and genera of vascular plants. II. Dicotyledons*. Springer-Verlag, Berlin.
- Barthlott, W. & D. Hunt. 2000. *Seed-diversity in the Cactaceae subfamily Cactoideae*. Remous Ltd., England.
- Bauer, R. 2003. A synopsis of the tribe Hylocereeae F. Buxb. *Cact. Syst. Init.* 17: 3-58.
- Benado, M., A. Fontdevila, H. G. Cerda, G. García, A. Ruiz & C. Montero. 1984. On the distribution and the cactiphilic niche of *Drosophila martensis* in Venezuela. *Biotropica* 16 (2): 120-124.
- Benson, L. 1982. *The cacti of the United States and Canada*. Stanford University Press, Stanford.

- Bentley, L. B. 1977. The protective function of ants visiting the extrafloral nectaries of *Bixa orellana* (Bixaceae). *J. Ecol.* 55 (1): 27-38.
- Berger, A. 1905. A systematic revision of the genus *Cereus* Mill. *Annual Rep. Missouri Bot. Gard.* 16: 57-86.
- Berger, A. 1929. *Kakteen*. Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, Olgastr.
- Berlanga, H. A. 1991. Las aves frugívoras de Chamela, Jalisco. Su recurso vegetal y su papel en la dispersión de semillas. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Berlyn, G. P. & J. P. Miksche. 1976. *Botanical microtechnique and cytochemistry*. Iowa State University Press, Ames.
- Borg, J. 1970. *Cacti*. Blandford Press, London.
- Bravo, H. 1972. Nuevas cactáceas mexicanas. *Cact. Suc. Mex.* 17 (4): 117-118.
- Bravo, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. I. UNAM, Mexico D.F.
- Bravo, H. & L. Scheinvar, 1995. *El interesante mundo de las cactáceas*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Britton, N.L. & N. Rose. 1909. The genus *Cereus* and its allies in North America. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 12: 413-438.
- Britton, N.L. & N. Rose. 1920. *The Cactaceae*. Vol. 2. Carnegie Institution of Washington, Washington, DC.
- Britton, N.L. & N. Rose. 1923. *The Cactaceae*. Vol. 4. Carnegie Institution of Washington, Washington, DC.
- Britton, N.L. & N. Rose. 1925. The tree-cactuses of the West Indies. *J. New York Bot. Gard.* 26 (310): 217-221.

- Buxbaum, F. 1950. *Morphology of Cacti*. Section I. *Roots and Stems*. Abbey Garden Press, Pasadena, Calif.
- Buxbaum, F. 1953. *Morphology of Cacti*. Section II. *The flower*. Abbey Garden Press, Pasadena, Calif.
- Buxbaum, F. 1958. The phylogenetic division of the subfamily Cereoideae, Cactaceae. *Madroño* 14 (6): 177-216.
- Canon, W. A. 1911. *The root habits of desert plants*. Publication 131, Carnegie Institution of Washington, Washington, D. C.
- Casas, A., J. Caballero., A. Valiente-Banuet., J. A. Soriano & P. Dávila. 1999. Morphological variation and the process of domestication of the *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. *Amer. J. Bot.* 86 (4): 522-533.
- Casas, A. & G. Barbera. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion. En: Nobel P. S. (ed.), *Cacti: biology and uses*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, Calif.
- Cházaro, M. & J. Márquez. 1986. Cactáceas del centro de Veracruz y zona limítrofe de Puebla. *Cact. Suc. Mex.* 31: 58-67.
- Córdoba, M., M. M. Hernández & E. S. Martínez. 2000. Contribución al conocimiento de *Acanthocereus tetragonus* (Linnaeus) Hummelinck de la Sierra Gorda Queretána. *Cact. Suc. Mex.* 45 (2): 34-39.
- Cornejo, D. O. & B. B. Simpson. 1997. Analysis of form and function in North American columnar cacti (tribe Pachycereeae). *Amer. J. Bot.* 84: 1482-1501.
- Cota, J. H. & R. S. Wallace. 1996. La citología y la sistemática molecular en la familia Cactaceae. *Cact. Suc. Mex.* 41: 27-46.
- Croizat, L. 1943. Notes on *Cereus* and *Acanthocereus*. *Caldasia* 2 (7): 117-122.

- Croizat, L. & F. Tamayo. 1950. Una nueva especie de Cactaceae. Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 11: 75-78.
- Davis, J. I. 1993. Character Removal as a means for assessing stability of clades. Cladistics 9: 201-210.
- Dubrovsky, J. G. & G. B. North. 2002. Root structure and function. En: Nobel P. S. (ed.), *Cacti: biology and uses*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, Calif.
- Dugand, A. 1966. La Flora de Colombia. Phytologia 13 (6): 379-400.
- Eggl, U. 1985. Backeberg's invalid cactus names. Bradleya 3: 97-102.
- Endler, J. and F. Buxbaum. 1974. *Die Pflanzenfamilie der Kakteen*. 3rd ed. Albrecht Philler Verlag, Minden.
- Engelmann, G. 1862. Additions to the cactus-flora of the territory of the United States. Trans. St. Louis Acad. Sci. 2: 197-204.
- Essau, K. 1976. *Anatomía Vegetal*. 4a. Ed. Omega, Barcelona.
- Everitt, J. H., D. L. Drawe & R. I. Lonard. 2002. *Trees, Shrubs and Cacti of South Texas*. Texas Tech University Press, Lubbock, Texas.
- Fleming, C. D. 1984. Notes on some cactus species of the Dominican Republic. Cact. Succ. J. (U.S.) 56: 125-130.
- Font Quer, P. 1979. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, Barcelona.
- Fournier, E. 1886. *Mexicanas <plantas 2 [Graminae]: I-XIX, 1-60, 10 pl.* Paris.
- Garza-Padrón, R. A., M. E. Morales-Rubio, A. Oranday & J. F. Treviño-Neávez. 2004. Preliminares fitoquímicos del "bajinco" o "nopal estrella" *Acanthocereus occidentalis* Britton & Rose. Rev. Salud Publica y Nutrición, Ed. Especial 1.

- Gibson, A. C. & K. E. Horak. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 65: 999-1057.
- Gibson, A.C. & P.S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Gibson, A. C. 2001. The plants that love hawkmoths. *Newsletter Spring* 4 (2).
- Goloboff, P. 1999. Nona (NO NAME), version 2. Publicado por el autor, Tucumán, Argentina.
- Gómez-Hinostrosa, C. & H. M. Hernández. 2005. A new combination in *Peniocereus* (Cactaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76 (2): 129-135.
- Grant, V. & K. A. Grant. 1979. The pollination spectrum in the southwestern american cactus flora. *Pl. Syst. Evol.* 133: 29-37.
- Grant, V. & W. A. Connell. 1979. The association between *Carpophilus* beetles and cactus flowers. *Pl. Syst. Evol.* 133: 99-102.
- Gutiérrez, J. 1984. Los cactus nativos de Cuba. Ed. Científico-Técnica, Cuba.
- Gutiérrez-Amaro, J. 1985. Un hallazgo interesante para la Flora de Cuba. *Revista del Jardín Botánico Nacional* 6 (1): 27-30.
- Haworth, A. H. 1812. *Sinopsis Plantarum Succulentarum*. Richard Taylor, Londres.
- Heath, P.V. 1989. The type of *Acanthocereus* (Engelmann) Britton and Rose (Cactaceae). *Taxon* 38: 480.
- Hernández, H. M., V. Alvarado & R. Ibarra. 1993. Base de datos de colecciones de cactáceas de Norte y Centroamérica. *Anales Inst. Biól. Univ. Nac. Autón. México. Ser. Bot.* 64 (2): 87-94.
- Hernández, H. M., C. Gómez-Hinostrosa & B. Goettsch Cabello. 2004. Cactáceas. En: A.J. García-Mendoza, M.J. Ordoñez y M. Briones-Salas (eds.), *Biodiversidad de*

Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM – Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza – World Wildlife Fund, México.

Hernández, H. M. & C. Gómez-Hinostrosa. 2005. Cactus diversity and endemism in the Chihuahuan Desert Region. En: Carton, E. J., Cevallos, G. & R. S. Felger (eds.), *Biodiversity, Ecosystems and Conservation in Northern México*. Oxford University Press.

Herrera-Cárdenas, R., T. Terrazas & S. Loza-Cornejo. 2000. Anatomía comparada del tallo y de la raíz de las especies del género *Neoevansia* Marshall (Cactaceae). Bol. Soc. Bot. México: 67: 5-16.

Holmgren, P. K., W. Keuken & E. K. Schofield. 2004. *Index Herbariorum*. International Association for Plant Taxonomy. The New York Botanical Garden. New York.

Hummelinck, P. W. 1938. In *Suculenta* 20: (11): 165-171.

Hunt, D. R. 1967. Cactaceae. En: Hutchinson, J. (ed.), *The genera of flowering plants*. Vol. 2. Oxford University Press.

Hunt, D. R. 1991. Notes on miscellaneous genera of Cactaceae. *Bradleya* 9: 81-92.

Hunt, D. R. 1992. *CITES. Cactaceae Checklist*. Royal Botanic Gardens Kew, Whitstable, Kent.

Hunt, D. R. 1998. Further notes on *Acanthocereus* (Engelmann ex Berger) B. & R. *Cact. Cons. Init.* 5: 15-17.

Hunt, D. R. 1999. *CITES Cactaceae checklist*. Royal Botanic Gardens Kew/ International Organization for Succulent Plant Study, England.

Hunt, D. R. 2000. Notes on miscellaneous genera of Cactaceae subfam. Cactoideae. *Acanthocereus*. *Cact. Syst.. Init.* 9: 13-15.

- Hunt, D. R. 2006. *The New Cactus Lexicon*. Published by dh books, England.
- Hunt, D. R. & N. P. Taylor. 1986. The genera of the Cactaceae: towards a new consensus. *Bradleya* 4: 65-78.
- Hunt, D. R. & N. P. Taylor. 1990. The genera of Cactaceae: progress towards consensus. *Bradleya* 8: 85-107.
- Hunt, D. R. & N. P. Taylor. 1992. Notes on miscellaneous genera of Cactaceae. *Bradleya* 10: 17-32.
- Linneo, C. (1753). *Species Plantarum*.
- Loza-Cornejo, S. & T. Terrazas. 1996. Anatomía del tallo y de la raíz de dos especies de *Wilcoxia* Britton y Rose (Cactaceae) del noreste de México. *Bol. Soc. Bot. México* 59: 13-23.
- Loza-Cornejo, S. & T. Terrazas. 2003. Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). *J. Pl. Res.* 116: 27-35.
- Luna, I. & H. Ochoterena. 2004. Phylogenetic relationships of the genera of Theaceae based on morphology. *Cladistics* 20: 223-270.
- Marshall, W. T. 1943. *Acanthocereus colombianus*. *Cact. Succ. J. (U.S.)* 15 (6): 86-87.
- Mauseth, J. D. 1988. *Plant Anatomy*. Menlo Park, California, USA.
- Mauseth, J. D. 1996. Comparative anatomy of tribes of Cereeae and Browningieae (Cactaceae). *Bradleya* 6: 49-64.
- Mauseth, J. D., T. Terrazas & S. Loza-Cornejo. 1998. Anatomy of relictual members of subfamily Cactoideae, IOS 1^a (Cactaceae). *Bradleya* 16: 41-43.
- Miller, P. 1768. *Gardener's Dictionary*. Londres.
- Nixon, K. C. 2002. *WinClada, versión 1.00.08*. Publicado por el autor, Ithaca, NY.

- Nobel, P. 1996. Ecophysiology of roots the desert plants, with special emphases on agaves and cacti. En: Waisel, Y., A. Eshel & U. Kafrazi (eds.), *Plant Roots. The Hidden Half*. Marcel Dekker, New York.
- Nyffeler, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from *TRNK/MATK* and *TRNL-TRNF* sequences. *Amer. J. Bot.* 89(2): 312-326.
- Pfeiffer, L. 1837. *Enumeratio diagnostica Cactearum hucusque cognitarum*. Oehmigke, Berolini.
- Portillo, L., M. Ruíz, M. Ayón, R. Rodríguez & E. Sánchez. 2004. Potencial uso del bajinco (*Acanthocereus occidentalis* Britton y Rose). *Boletín Nakari* 15 (3).
- Rodríguez, L. & R. Apezteguía. 1985. *Cactos y otras suculentas en Cuba*. Ed. Científico-Técnica, La Habana.
- Rodríguez-Fuentes, A., J. Gutiérrez-Amaro & L. Scheinvar. 1999. *Dendrocereus* versus *Acanthocereus*. *Boletín IBUG* 7 (1-3): 85-92.
- Ritter, F. 1979. *Kakteen in Sudamerika*. Vol 1: 47.
- Sánchez-Mejorada, H. 1974a. Revisión del género *Peniocereus*. Gobierno del Estado de México, Dirección de Agricultura y Ganadería. Toluca.
- Sánchez-Mejorada, H. 1974b. El género *Peniocereus*, enmienda y división. *Cact. Suc. Mex.* 19: 36-41.
- Schumann, K. M. 1898. *Gesamtbeschreibung der kakteen*. J. Neumann, Neudamm.
- Stone-Palmquist, M. E. & J. D. Mauseth. 2002. The structure of enlarged storage roots in cacti. *Int. J. Plant Sci.* 163 (1): 89-98.
- Sousa, M. & S. Zárate. 1988. *Flora Mesoamericana, Glosario para Spermatophyta. Español-Inglés*. Instituto de Biología, UNAM, México.

- Taylor, N. P. 1991. The genus *Melocactus* (Cactaceae) in Central and South America. *Bradleya* 9: 1-80.
- Taylor, N. P. & D. Zappi. 2004. *Cacti of Eastern Brazil*. Royal Botanic Gardens Kew, Richmond, UK.
- Terrazas, T. & S. Loza-Cornejo. 2002. Phylogenetic relationships of Pachycereae: A cladistic analysis based on anatomical-morphological data. En: T. H. Fleming & A. Valiente-Banuet (eds.), *Columnar cacti and their mutualists*. Univ. of Arizona Press, Tucson.
- Terrazas, T. & J. D. Mauseth. 2002. Shoot anatomy and morphology. En: Nobel P. S. (ed.), *Cacti: biology and uses*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, Calif.
- Terrazas, T. S. Arias. 2002. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *Bot. Rev.* 68. 444-473.
- Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.), *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades*. CONABIO – SEA – Grupo Diversitas México - CONACYT, México.
- Valiente-Banuet, A. & H. Godínez-Alvarez. 2002. Population and community ecology. En: Nobel P. S. (ed.), *Cacti: biology and uses*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, Calif.
- Vidal-Zepeda, R. 1990. Precipitación media anual en "Precipitación", IV.4.6. *Atlas Nacional de México*. Vol II. Escala 1 :4 00 000. Instituto de Geografía, UNAM. México.

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

Wallace, R. S. & A. C. Gibson. 2002. Evolution and systematics. En: Nobel P. S. (ed.), *Cacti: biology and uses*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, Calif.

Yetman, D. & T. R. Van Devender. 2002. *Mayo Ethnobotany. Land, History and Traditional Knowledge in Northwest Mexico*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, Calif.

Zuccarini, J. G. 1837. Pl. nov. Monac. [fasc. 3]. In *Abh. Bayer. Akad. Wiss. München* 2: 597-742.