



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**FES ZARAGOZA**

**Revisión Sistemática del complejo  
*Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem.  
(Cactaceae)**

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

**BALBINA VÁZQUEZ BENÍTEZ**

DIRECTOR DE TESIS: DR. ELOY SOLANO CAMACHO

MÉXICO, D.F.

AGOSTO, 2007



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

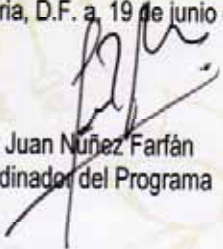
Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

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 16 de enero del 2006, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de grado de Maestría en Ciencias Biológicas (Sistemática) de la alumna **Balbina Vázquez Benítez** con número de cuenta **75427942** con la tesis titulada: "**Revisión Sistemática del complejo *Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem. Cactaceae**" bajo la dirección del Dr. Eloy Solano Camacho.

Presidente:	Dra. Teresa Terrazas Salgado
Vocal:	Dr. Salvador Arias Montes
Secretario:	Dr. Eloy Solano Camacho
Suplente:	Dr. José Luis Villaseñor Ríos
Suplente:	Dr. Oswaldo Téllez Valdés

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F. a 19 de junio del 2007

  
Dr. Juan Nuñez Farfán  
Coordinador del Programa

## **RECONOCIMIENTOS**

Agradezco a la Coordinación de Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios y tesis. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento otorgado. A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA) por la comisión y apoyos extendidos para la realización de este posgrado.

Al comité tutorial conformado por el Dr. Eloy Solano Camacho (director), Dra. Teresa Terrazas Salgado y Dr. Oswaldo Téllez Valdés por aceptarme como estudiante y ofrecerme invaluable conocimientos, consejos y recomendaciones. Su guía constante permitió ver cristalizados mis objetivos.

## **AGRADECIMIENTOS**

A la Dra. Teresa Terrazas Salgado, mujer y académica excepcional, agradezco la atención, paciencia, hospitalidad y el tiempo invertido en la revisión del trabajo escrito línea por línea. Las correcciones, propuestas e información vertida en los aspectos morfológicos y en el manejo e interpretación de los análisis multivariados enriquecieron formidablemente éste estudio.

Al Dr. Ángel Salvador Arias Montes mi gratitud por las observaciones hechas como especialista de la familia Cactaceae, por su disposición para escuchar mis congojas y brindarme su amistad.

Al Dr. Eloy Solano Camacho por el apoyo y dirección en el desarrollo de la investigación. Las revisiones metódicas y tenaces, siempre fueron pertinentes y fundamentales para mejorar la tesis.

Mi reconocimiento a la labor de revisión exhaustiva hecha por el Dr. José Luis Villaseñor Ríos. Su valiosa crítica contribuyó a esclarecer conceptos insuficientemente entendidos. Gracias por la inversión de su tiempo en las asesorías proporcionadas.

Agradezco al Dr. Oswaldo Téllez Valdés la excelente voluntad y claridad para guiarme en el desarrollo de la investigación. Estaré en deuda por todas las orientaciones en el área de taxonomía.

Al M. en C. Ramiro Ríos Gómez, amigo, colega y maestro; gracias por el apoyo en el análisis edafológico. Al igual que el pueblo Konkaak, yo también creo que el suelo es nuestra piel. Agradezco a Jorge Manuel Reynoso y Armando Cervantes las asesorías en el manejo del paquete estadístico y la interpretación de los datos.

Doy gracias a mis alumnos por permitirme aprender con ellos y porque representan la principal causa que anima mi superación personal.

Agradezco el apoyo y comprensión de mis padres, hermanos y familia extendida. A Ulises Guzmán porque a pesar de todo, hemos caminado juntos. En especial agradezco la benevolencia de Daniel que es historiador y de Itzel que es encantadora y que en conjunto han iluminado mi vida con bellos colores.

“Suelo decir con frecuencia que cuando se puede medir aquello de que se habla y expresarlo en números, se sabe algo acerca de ello; pero nuestro saber es deficiente e insatisfactorio mientras no somos capaces de expresarlo en números; lo demás puede significar el comienzo del conocimiento, pero nuestros conceptos apenas habrán avanzado en el camino de la ciencia, y esto cualquiera que sea la materia de que se trate”

lord Kelvin (1824-1907)

## CONTENIDO

	Pág
RESUMEN	viii
Abstract	ix
INTRODUCCIÓN	1
OBJETIVOS	5
ANTECEDENTES TAXONÓMICOS	6
Historia taxonómica del género	6
El complejo <i>Coryphantha elephantidens</i>	10
MATERIAL Y MÉTODOS	14
TRABAJO DE CAMPO	16
1. Análisis edafológico	17
2. Fenología reproductiva	18
ESTUDIO MORFOLÓGICO	19
Palinología	20
ANÁLISIS MULTIVARIADO	21
1. Análisis de conglomerados	21
2. Análisis de ordenamiento	22
DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA	23
TRATAMIENTO TAXONÓMICO	26
RESULTADOS	36
ANÁLISIS MULTIVARIADO	36
1. Agrupamiento	36
2. Ordenación	37
MORFOLOGIA COMPARADA	42
DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA	67
ANÁLISIS EDAFOLÓGICO	80
FENOLOGÍA REPRODUCTIVA	84
DISCUSION	88
MORFOLOGÍA COMPARADA	93
DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA	108

ESTUDIO EDAFOLÓGICO	116
FENOLOGÍA REPRODUCTIVA	119
CONCLUSIONES	124
TRATAMIENTO TAXONÓMICO	126
BIBLIOGRAFÍA	147



## Índice de Figuras

	Pág.
Figura 1. Forma del tallo	27
Figura 2. Forma de la base del tubérculo	27
Figura 3. Forma del ápice del tubérculo	28
Figura 4. Forma del tubérculo en corte transversal	28
Figura 5. Posición de los tubérculos en relación con el eje de la planta	29
Figura 6. Forma de la aréola	29
Figura 7. Posición de la aréola en relación con el eje del tubérculo	30
Figura 8. Presencia de espinas subcentrales	30
Figura 9. Orientación de la espina basal	31
Figura 10. Forma de las espinas radiales laterales	31
Figura 11. Arreglo de espinas laterales	32
Figura 12. Forma de la espina inferior	32
Figura 13. Caracteres morfológicos de la flor	33
Figura 14. Margen del ápice petaloide	34
Figura 15. Morfología de los estambres	34
Figura 16. Caracteres seminales	35
Figura 17. Fenograma del complejo <i>Coryphantha elephantidens</i>	36
Figura 18. Representación bidimensional de los componentes principales I y II.	38
Figura 19. Representación bidimensional de los componentes principales I y III.	39
Figura 20. Distribución de las OTU's en plano tridimensional	41
Figura 21. Variación en cuatro caracteres del tallo	44
Figura 22. Variación de cinco caracteres del tubérculo	46
Figura 23. Variación en longitud, ancho y relación longitud/ancho de la aréola	48
Figura 24. Variación en el número de espinas totales, laterales y apicales	49
Figura 25. Variación de las longitudes de diversas espinas	51

Figura 26. Variación de grosor de diferentes espinas	52
Figura 27. Variación del ancho y longitud de la flor	54
Figura 28. Variación de longitud, ancho y grosor del pericarpelo.	57
Figura 29. Variaciones de longitud y ancho del ovario y tubo receptacular	58
Figura 30. Variación en las longitudes de: columna, porción distal estéril del pericarpelo, porción del estilo que sobrepasa a los filamentos y escamas	59
Figura 31. Variación en longitud de los filamentos, anteras, estilo, lóbulos del estigma y distancia del extremo basal a la cámara ovárica	60
Figura 32. Variaciones en longitud y ancho del fruto	62
Figura 33. Variaciones en el largo, ancho, grosor; relación ancho/largo de la semilla y longitud de la región hilo-micropilar	63
Figura 34. Variaciones en el diámetro del polen número de aberturas y grosor de las columelas	64
Figura 35. Polen de <i>Coryphantha bumamma</i> (C.Ehrenb.) Britton & Rose	71
Figura 36. Polen de <i>Coryphantha retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i> (Lem.) Vazq.-Ben. comb. nov.	72
Figura 37. Polen de <i>Coryphantha retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. <i>retusa</i>	73
Figura 38. Variaciones en el color de las flores en <i>Coryphantha</i> <i>bumamma</i> (C.Ehrenb.) Britton & Rose	74
Figura 39. Variaciones en el color de las flores en <i>Coryphantha</i> <i>retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i> (Lem.) Vazq.-Ben. en la población de Morelos	75
Figura 40. Variaciones en el color de las flores en <i>Coryphantha</i> <i>retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i> (Lem.) Vazq.-Ben. en la población de Puebla	76
Figura 41. Variaciones en el color de las flores en <i>Coryphantha</i>	

<i>retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i> (Lem.) Vazq.-Ben. en la población de Veracruz	77
Figura 42. Variaciones en el color de las flores en <i>Coryphantha</i> <i>retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. <i>retusa</i>	78
Figura 43. Distribución general de los taxones	79
Figura 44. Relación profundidad del suelo-altura del tallo entre los diferentes taxones	82
Figura 45. Relación profundidad del suelo-diámetro del tallo entre los diferentes taxones	83
Figura 46. Diferentes tipos de tallo en el grupo estudiado	107
Figura 47. Distribución de <i>Coryphantha bumamma</i> (C.Ehrenb.) Britton & Rose	131
Figura 48. Distribución de <i>Coryphantha retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i> (Lem.) Vazq.-Ben.	140
Figura 49. Distribución de <i>Coryphantha retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. <i>retusa</i>	146

## Índice de Cuadros

	Pág.
Cuadro 1. Relación histórica de las especies incluidas o relacionadas con el complejo <i>Coryphantha elephantidens</i> según varios autores	13
Cuadro 2. Relación de ejemplares de <i>Coryphantha</i> empleados en el análisis	15
Cuadro 3. Síntesis de las colecciones observadas relacionadas con el complejo <i>Coryphantha elephantidens</i> (Lem.) Lem.	17
Cuadro 4. Métodos empleados para la determinación de propiedades físicas y químicas de los suelos	18
Cuadro 5. Lista de caracteres morfológicos evaluados.	24
Cuadro 6. Porcentajes de la variación que aportan los tres componentes principales	38
Cuadro 7. Caracteres de mayor peso en los tres primeros componentes	40
Cuadro 8. Relación comparativa de caracteres vegetativos cualitativos entre localidades	43
Cuadro 9. Relación comparativa de caracteres reproductivos entre poblaciones de diferentes localidades	55
Cuadro 10. Resumen de las características palinológicas cuantitativas de los taxones analizados	66
Cuadro 11. Distribución general de los taxones	68
Cuadro 12. Datos geográficos y ecológicos de las localidades de los diferentes taxones	69
Cuadro 13. Regiones y provincias florísticas <i>sensu</i> Rzedowski (1978) donde se distribuyen los taxones	70
Cuadro 14. Características edáficas de algunas localidades donde se distribuyen los taxones analizados	81
Cuadro 15. Tipos de suelo de las diferentes localidades donde fueron recolectados especímenes relacionados	

con el complejo <i>Coryphantha elephantidens</i> (Lem.) Lem.	83
Cuadro 16. Fenología reproductiva de los taxones relacionados	86

## RESUMEN

El género *Coryphantha* comprende 43 especies y 10 subespecies, de las cuales 37 especies y ocho subespecies son endémicas de México y la distribución de las restantes especies abarca las zonas áridas y semiáridas de México y sur de Estados Unidos.

Varios caracteres morfológicos de los taxones del género *Coryphantha* dependen de la edad de las plantas y de las características del ambiente donde se desarrollan, motivo por el cual se presenta una gran variación, tanto intra como interespecífica que dificulta la delimitación de especies y subespecies como sucede con el conjunto formado por *Coryphantha bumamma* (C. Ehrenb.) Britton & Rose, *C. elephantidens* (Lem.) Lem., *C. garesii* L. Bremer, *C. greenwoodii* Bravo, *C. recurvispina* (de Vriese) L. Bremer, *C. retusa* (Pfeiff.) Britton & Rose y *C. sulcolanata* (Lem.) Lem., que constituyen el complejo *Coryphantha elephantidens*.

El objetivo de la investigación fue evaluar si las variaciones morfológicas del complejo *Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem., forman grupos definidos fenéticamente. Un conjunto de 80 caracteres morfológicos fueron evaluados en 38 ejemplares provenientes de distintas poblaciones que integran el complejo *Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem. Para su estudio se emplearon análisis multivariados que correspondieron a las técnicas de agrupamiento y ordenación.

Los grupos formados en función de la similitud morfológica generaron las bases para definir y reconocer dos especies *Coryphantha bumamma* y *C. retusa*. Esta última con las subespecies *C. retusa* subsp. *elephantidens* y *C. retusa* subsp. *retusa*. *Coryphantha bumamma* es la especie que mayores diferencias morfológicas tiene en relación con los siete taxones analizados. Este taxón anteriormente se consideraba una subespecie, o un sinónimo de otras especies, o no se ha considerado como una especie aceptada.

Se presenta la distribución geográfica de cada uno de los taxones estudiados, analizando las barreras espaciales y los patrones fenológicos reproductivos. Se destaca como condición ecológica, la característica no calcárea de los suelos en la distribución de las especies y subespecies de este complejo. Asimismo se establece una relación entre las características edáficas y su influencia en el desarrollo de los ejemplares analizados.

En el trabajo taxonómico se incluye una discusión para cada uno de los taxones, con la intención de contribuir en el esclarecimiento de su problemática taxonómica y nomenclatural.

## ABSTRACT

The *Coryphantha* genus includes 43 species and 10 subspecies, of which 37 species and eight subspecies are endemic of Mexico and the distribution of the remaining species includes the barren and semi-arid zones of Mexico and the south of the United States.

Several morphologic characters of taxones of the *Coryphantha* genus depend on the age of the plants and the characteristics of the environment where they are developed, reason by which a great variation appears, intra as much interspecific that it makes difficult to the boundary of species and subspecies as happens to the set formed by *Coryphantha bumamma* (C. Ehrenb.) Britton & Rose, *C. elephantidens* (Lem.) Lem., *C. garesii* L. Bremer, *C. greenwoodii* Bravo, *C. recurvispina* (de Vriese) L. Bremer, *C. retusa* (Pfeiff.) Britton & Rose y *C. sulcolanata* (Lem.) Lem., that constitutes the *Coryphantha elephantidens* complex.

The objective of the investigation was to evaluate if the morphologic variations of the *Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem. Complex, form defined groups based on the multivariate similarities among entities. A set of 80 morphologic characters was evaluated in 38 originating units of different populations that integrate the *Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem. Complex. For their study multivariate analyses were used that corresponded to the techniques cluster analysis and ordination.

The groups formed based on the morphologic similarity generated the bases to define and recognize two species *Coryphantha bumamma* and *C. retusa*. The last with subspecies *C. retusa* subsp. *elephantidens* and *C. retusa* subsp. *retusa*. *Coryphantha bumamma* is the species that greater morphologic differences it has in relation to the seven taxones analyzed. This taxon previously considered a subspecies, or a synonymous one of other species, or it has not been considered like an accepted species.

The geographic distribution of each one of taxones appears studied, analyzing the space barriers and reproductive phonologic patterns. One stands out like ecological condition non calcareous characteristic of grounds in the distribution of the species and subspecies of this complex. Also a relation between the soil characteristics and their influence in the development of analyzed units settles down.

In the taxonomic work a discussion for each one of taxones is included, with the intention to contribute in the taxonomic and nomenclatural problematic elucidation.

## INTRODUCCIÓN

De acuerdo con Mittermeier (1988), México se encuentra entre los siete países más diversos del mundo; ocupa el tercer lugar en el nivel mundial y está colocado después de Brasil y Colombia, pero antes del Congo, Madagascar, Indonesia y Australia. Nuestro país alberga según Toledo (1988), el 12% de la biodiversidad del planeta. Esta megadiversidad se debe a la sobreposición de los reinos biogeográficos Neártico y Neotropical, a su intrincada historia geológica y a la gran diversidad climática, factores que han producido diferentes hábitats en donde se ha diversificado un número considerable de especies. Entre esta riqueza biológica destacan las plantas vasculares, cuyo número de especies ha venido variando conforme se completan o realizan inventarios florísticos en diversas áreas de la República Mexicana. Rzedowski (1978) estimó en 20 000 especies la flora vascular mexicana; posteriormente el mismo autor en (1991a) calculó que existen alrededor de 22 800; Toledo y Ordoñez (1998) indicaron que esta cantidad oscila entre 29 000 y 34 000 especies diferentes y, recientemente, Villaseñor (2003) registró 22 351 especies y 2 964 variedades o subespecies.

Dentro de esta diversidad florística las familias con mayor número de géneros y especies, en orden decreciente son Asteraceae, Fabaceae, Poaceae, Orchidaceae, Cactaceae y Euphorbiaceae. Entre estas familias destacan las cactáceas, cuyo origen se ubica en Sudamérica, y de acuerdo a Barthlott y Hunt (1993) se aceptan alrededor de 100 géneros y 1 500 especies; sin embargo, es en México donde se encuentra su mayor diversidad y abundancia. Guzmán *et al.* (2003) estimaron una riqueza de 63 géneros, 669 especies y 244 subespecies, de las cuales, 25 géneros, 518 especies y 206 subespecies son endémicas. Dentro de los géneros con mayor número de especies se encuentra *Coryphantha* (54), únicamente superado por *Mammillaria* (173), *Opuntia* (83) y *Echinocereus* (56).

El género *Coryphantha* (Engelm.) Lem. se distribuye principalmente en las zonas áridas y semiáridas del sur de Estados Unidos y México (Rzedowski, 1991b). En este último país se distribuye desde el desierto Chihuahuense, el Valle de



Tehuacán-Cuicatlán hasta los Valles Centrales de Oaxaca y la cuenca del río Balsas, concentrándose el mayor número de especies en el desierto Chihuahuense.

Existen 53 taxones del género *Coryphantha*, 43 especies y 10 subespecies, de las cuales 37 especies y ocho subespecies son endémicas de México y 16 taxones se encuentran en la lista de la NOM-059-ECOL (Guzmán *et al.*, 2003). Las plantas del género *Coryphantha* son globosas a cortamente cilíndricas, de tamaño pequeño a mediano. Es un género cercanamente relacionado a *Mammillaria* y *Escobaria*, ya que estos géneros también poseen tubérculos arreglados en espiral (Zimmerman, 1985).

El nombre "*Coryphantha*" deriva del griego *koryphe*, cabeza y *anthos* flor, es decir, que las flores surgen en el ápice de la planta. Esta es una de las características principales que separan al género de *Mammillaria*, cuyas flores surgen de forma subapical a lateral, formando un anillo o corona. Las flores de *Coryphantha* son grandes (comparadas con *Mammillaria*) y alcanzan diámetros mayores a los 10 cm; frecuentemente son de color amarillo, aunque en ocasiones son blancas o rosadas. Los frutos maduros conservan normalmente un color verde y permanecen por varios meses unidos a la planta. Las semillas son pardas, planas y con testa reticulada. Además, el tallo en las especies de *Coryphantha* tiene un surco en la cara adaxial de los tubérculos, generalmente presente en las plantas maduras; los segmentos externos del perianto son ligeramente fimbriados, las semillas son reniformes con el micrópilo e hilo en conjunto. Estas últimas particularidades distinguen al género de *Escobaria*, el cual posee semillas pardo-oscuros, foveoladas y con el micrópilo disjunto del hilo, así como petaloides más fimbriados y frutos rojos cuando maduran.

El periodo de juvenilidad de varias especies de *Coryphantha* tiene una duración de ocho a 10 años (Dicht y Lüthy, 2003). Al término de este tiempo, los tubérculos desarrollan un surco y paralelamente inicia la floración. Este carácter, junto con otros morfológicos, como el surgimiento de espinas centrales en algunas especies, el cambio de coloración en la espinación y en la lana de las aréolas dependen de la edad de las plantas y de las características del ambiente donde se desarrollan, motivo por el cual se presenta una gran variación, tanto intra como interespecífica.

En general, las cactáceas han llamado la atención de numerosos aficionados; por esta situación es frecuente que varias especies nuevas se hayan dado a conocer por coleccionistas y comerciantes (Sánchez-Mejorada, 1982), desafortunadamente descritas con escasos conocimientos de la variabilidad de las poblaciones y con un criterio taxonómico nulo. Esto ha generado que varias de las especies consideradas como distintas sean sólo variantes morfológicas de una misma población. Frecuentemente ha sido empleado, como único carácter diagnóstico entre especies, el número de espinas o variaciones más o menos ligeras en el arreglo de las mismas, sin considerar si la evidencia que norma el criterio para la separación es consecuencia de la edad o de las condiciones del microhabitat del cual proceden. Hasta la fecha se han descrito aproximadamente 360 diferentes especies del género (Dicht y Lüthy, 2003).

Los estudios más recientes que han abordado taxonómicamente al género *Coryphantha* son los de Zimmerman (1985) y Dicht y Lüthy (2001, 2005). Zimmerman (1985) siguiendo los criterios de Benson (1982) reconoce cuatro subgéneros de *Coryphantha*. Entre éstos se encuentran *Escobaria*, que actualmente tiene una aceptación a nivel de género por la mayoría de los taxónomos especialistas en cactáceas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Hunt, 1999; Dicht y Lüthy, 2001; Guzmán *et al.*, 2003), *Protomammillaria* cuyas especies son asimismo, reconocidas como especies de *Escobaria*, un subgénero nuevo y *Coryphantha*, éste último corresponde al género *Coryphantha sensu stricto* de acuerdo con Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991); Hunt (1999); Dicht y Lüthy (2001) y Guzmán *et al.* (2003).

Por otro lado, Dicht y Lüthy (2001) dividen al género en dos subgéneros *Neocoryphantha* y *Coryphantha*. Dentro de este último subgénero, ubican un grupo de taxones cuyo carácter diagnóstico es la presencia de espinas radiales subuladas. Este grupo constituido por *Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem. subsp. *elephantidens*, *C. elephantidens* subsp. *bumamma* (C. Ehrenb.) Britton & Rose, *C. elephantidens* subsp. *greenwoodii* (Bravo) Dicht & A. Lüthy y *C. retusa* Britton & Rose esta circunscrito en la serie *Retusae* de acuerdo al tratamiento de Dicht y Lüthy (2001); sin embargo, estos autores no proporcionan criterios ni elementos que apoyen la jerarquización de los taxones, toda vez que Scheinvar

(1982); Zimmerman (1985); Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991); Hunt (1991) y Guzmán *et al.* (2003), han interpretado de acuerdo a su criterio la variación geográfica o morfológica del grupo como evidencia para reconocer diferentes especies o rangos taxonómicos. Frecuentemente se contraponen conceptos diferentes acerca de la extensión y delimitación de los taxones anteriores. Así, Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) reconocen dentro de este complejo a *Coryphantha elephantidens*, *C. bumamma*, *C. retusa*, *C. sulcolanata*, *C. andreae* y *C. connivens*, que son agrupadas por sus tubérculos grandes, escasos y por presentar sólo espinas radiales (*sic*), aunque en las dos últimas especies son notables las espinas subcentrales y centrales de acuerdo al concepto de Zimmerman (1985); por esta razón, estos dos últimos taxones son excluidos del grupo, conjuntamente con *C. greenwoodii* Bravo (Zimmerman, 1985; Hunt, 1999; Dicht y Lüthy, 2001). Esta última especie, a pesar de haber sido descrita por Bravo-Hollis (1970), con espinas centrales ausentes, fue excluida del complejo por Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), sin dar una razón.

Asimismo, la confusión por la incertidumbre del origen o falta de especímenes tipo ha contribuido a que actualmente se manejen diferentes propuestas de clasificación o tratamientos taxonómicos relacionados con los taxones del complejo, situación que conduce a inconsistencias ante la necesidad de identificar especímenes sin ambigüedades.

Para apoyar en la dilucidación de las especies del grupo es necesario realizar muestreos que incluyan la variación morfológica de las poblaciones; de esta manera, se genera información sobre patrones fenotípicos intra e interpoblacionales. Si estas variaciones se correlacionan con un gradiente ambiental, entonces se deben a interacciones con el ambiente, más que a caracteres fijados genéticamente. Por otra parte, es importante incorporar aspectos de preferencia del hábitat, como el tipo de suelo donde se desarrollan las especies, a fin de determinar si estos taxones muestran aislamiento de hábitat (Coyne y Orr, 2004) que aunque involucra aislamiento espacial no implica una barrera geográfica, pero sí diferenciación morfológica y especiación alopátrica (Howard *et al.* 1997). Otro aspecto de la ecología de poblaciones, como es la fenología reproductiva puede ser de utilidad para reforzar o definir especies, ya que los

intervalos en el tiempo en el que se manifiestan los diversos estadios fenológicos son cruciales para determinar aislamiento reproductivo. En virtud de que estos taxones presentan patrones ecológicos y de variación morfológica que comparten o se traslapan entre sí, constituyen un complejo taxonómico, que aquí se denominará complejo *Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem.

Ante la controversia taxonómica de estos taxones, en esta investigación se han planteado las siguientes preguntas: ¿Las variaciones morfológicas exhibidas por los taxones del complejo dependen del ambiente edáfico en el cual se desarrollan? ¿Es posible medir y definir los límites de la variabilidad morfológica para demarcar unidades reconocibles? ¿Existen claras discontinuidades morfológicas que permitan definir especies o subespecies?

## OBJETIVOS

### Objetivo general:

Realizar una revisión sistemática del complejo *Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem. con base en evidencias morfológicas.

### Objetivos específicos:

Recopilar la historia taxonómica de las especies *Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem., *C. bumamma* (C. Ehrenb.) Britton & Rose, *C. greenwoodii* Bravo, *C. retusa* (Pfeiff.) Britton & Rose, *C. sulcolanata* Lem., *C. garesii* L. Bremer y *C. recurvispina* (de Vriese) L. Bremer que conforman el complejo.

Explorar y evaluar con base a las evidencias generadas, la circunscripción de los taxones que integran el complejo a través de un análisis de agrupamiento y de ordenación.

Determinar los patrones de distribución geográfica y ecológica de las especies pertenecientes al complejo bajo estudio.

## ANTECEDENTES TAXONÓMICOS

### Historia taxonómica del género

Se ha considerado que las primeras colecciones de *Coryphantha* que llegaron a Europa, pertenecieron a *C. vivipara* (*Escobaria vivipara*), descubierta por Thomas Nuttall en la rivera alta del río Missouri en 1811. Esto es una suposición, ya que no ha quedado evidencia de los materiales recolectados por Nuttall. Las primeras colecciones formales fueron hechas en 1820 por Thomas Coulter de plantas provenientes del norte del Valle de México (Hunt, 1978). Estos especímenes fueron enviados a A. P. de Candolle, quien los incluyó en su obra *Prodromus* bajo el género *Mammillaria*, basándose en características de plantas inmaduras (juveniles), que no obstante ser estériles, las describió como especies nuevas para la ciencia. Desafortunadamente no se conservó el material que avaló las descripciones de este autor, ya sea porque se perdió, extravió o no fue herborizado, toda vez que en esa época se acostumbraba cultivar las plantas más que preservarlas (Zimmerman, 1985). Aproximadamente hasta 1848, los estudios pertenecientes a las especies de *Coryphantha* fueron publicados solamente en Europa. Durante este periodo se nombraron varias especies, principalmente por Scheer, Lemaire, Pfeiffer, Otto, Dietrich, Muehlenpfordt y Martius (Zimmerman, 1985).

En 1856, George Engelmann propuso el nombre *Coryphantha* (como subgénero de *Mammillaria*) para un grupo de alrededor de 16 especies, tres de las cuales ahora están excluidas (*C. papyracantha*, *C. pottsii* y *C. conoidea*).

Charles Lemaire (1868), eleva a rango de género a *Coryphantha*. Por su parte John Merle Coulter en 1894 (citado por Zimmerman, 1985) ubicó a *Coryphantha* como una sección del género *Cactus*. Este último género fue reconocido por Coulter como válido para referirse a lo que actualmente se conoce como *Mammillaria*.

Karl Schumann en 1898 listó 22 especies de *Coryphantha*, las que trató como un subgénero de *Mammillaria*. En su obra, que ha sido llamada la “primer monografía de cactáceas” (*Gesamtbeschreibung der Kakteen*), presenta descripciones detalladas, diagnosis en latín, claves y sinonimias.

Britton y Rose (1922) igual que Lemaire usaron el nombre de *Coryphantha* en el nivel genérico. Estos autores separaron del subgénero original de Engelmán a *Neolloydia*. En 1923, Britton y Rose mantuvieron el género *Coryphantha* con 37 especies y otras más fueron transferidas a los géneros *Toumeyia*, *Escobaria* y *Neobesseya*. Berger (1929), redujó tres géneros de Britton y Rose (*Escobaria*, *Neobesseya* y *Neolloydia*) a rango infragenerico dentro de *Coryphantha*. Boedeker (1933) en su obra *Ein Mammillarien-Vergleichs-Schlüssel* enlisto 81 especies de *Coryphantha*. Separó *Neobesseya* y *Escobaria* del género *Coryphantha* y describió varias especies de este último como nuevas para la ciencia.

Buxbaum (1958) realizó interpretaciones evolutivas con base en caracteres derivados contra primitivos. Es el primer autor que transfiere las especies del grupo *Coryphantha vivipara* a *Escobaria*. Backeberg (1961) erigió varios taxones nuevos dentro del género *Coryphantha*, pero lamentablemente no preservó ni designó sus respectivos tipos nomenclaturales.

Bremer (1971, 1972, 1973, 1976, 1977a, 1977b, 1977c, 1978a, 1978b, 1979a, 1979b, 1979c, 1980a y 1980b) reconoció alrededor de 20 especies de *Coryphantha*, algunas de ellas registradas como especies nuevas. Benson (1982), delimitó 33 taxones (15 especies y 18 variedades) de *Coryphantha* en Estados Unidos de América.

Para las últimas décadas del siglo XX el número de especies del género *Coryphantha* varía en función de los criterios utilizados por diferentes autores. Por ejemplo, Zimmerman (1985) consideró 67 (incluyendo *Escobaria*); Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) así como Hunt (1999), enumeraron 59 especies respectivamnete; mientras que, Dicht y Lüthy (2001) 42 y Guzmán *et al.* (2003) delimitaron 46 taxones (excluyendo a *Escobaria*).

De acuerdo con Buxbaum (1958), los caracteres primitivos del género *Coryphantha* son: pericarpelo con brácteas y axilas de los tubérculos lanosas, tubérculos con surco corto y semillas con abundante arilo (*Coryphantha macromeris*). Estas características permiten relacionar a este género con *Echinocactus*, en especial con *Echinocactus xeranthemoides*, que también desarrolla un surco corto arriba de las aréolas. Este mismo autor indicó que a partir de las características primitivas de *Coryphantha macromeris* (serie *Macromeres*),

se han derivado los atributos de los miembros de las otras dos series: *Aulacothele* y *Glanduliferae*. Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), de acuerdo a Buxbaum (1958) dividieron al género *Coryphantha* en tres series: *Macromeres*, *Aulacothele* y *Glanduliferae*. La primera se caracteriza por presentar pericarpelo con brácteas y axilas lanosas, tubérculos con surco corto y semillas con arilo; la segunda tiene un surco en el tubérculo que se prolonga hasta la axila y carece de glándulas; la tercera se diferencia de la segunda por la presencia de una glándula en la axila. El carácter empleado para separar las series anteriores es la presencia o ausencia de glándulas en las axilas, carácter que no es constante en muchas especies y al parecer no tiene un significado filogenético. Dicht y Lüthy (2001) propusieron dos subgéneros: *Neocoryphantha* con cuatro secciones (*Lepidocoryphantha*, *Robustispina*, *Neocoryphantha* y *Ottonis*) y *Coryphantha* con dos secciones (*Coryphantha* y *Gracilicoryphantha*).

La nomenclatura del género *Coryphantha* ha sido muy controvertida. Inicialmente Lemaire (1839) propuso *Aulacothelae* como un taxón infragénico de *Mammillaria*. En 1846 el Barón de Monville (citado en Mottram, 1992) elevó *Aulacothele* a género. No obstante, Engelmann (1856) introdujo el nombre *Coryphantha* como un subgénero de *Mammillaria*. En 1868, Lemaire, ignorando el epíteto *Aulacothelae* reconoció a *Coryphantha* como un género y al igual que Engelmann (1856) no indicaron ninguna especie tipo que sustentara al taxón (Zimmerman, 1985). Con base en lo anterior, el nombre válido para este taxón sería *Aulacothele*; sin embargo, Mottram (1992) recomienda conservar el nombre genérico como *Coryphantha nom. cons.*

Britton y Brown (1913) designaron como especie tipo para el género a *Coryphantha sulcolanata*, una de las especies listadas por Lemaire (1868) cuando elevó a rango genérico el nombre de *Coryphantha* (propuesto por Engelmann). Lamentablemente, la especie *C. sulcolanata* no estaba correctamente tipificada y no se encontraba en la lista de Engelmann, en donde se circunscribió a *Coryphantha* (Zimmerman, 1985), por lo que esta lectotipificación es inválida.

Backeberg (1938) propuso la separación de *Coryphantha macromeris* por no presentar un surco completo que recorre todo el largo del tubérculo. De este modo, usó el nombre genérico de *Lepidocoryphantha*. Este nombre genérico es



más antiguo, está adecuadamente tipificado y debería ser tomado como el nombre válido para todas las corifantas. No obstante, Hunt y Benson (1976) para validar el nombre de *Coryphantha*, la volvieron a lectotipificar con *C. calcarata* (= *C. sulcata*), ya que esta especie fue tratada tanto por Engelmann como por Lemaire. El tipo del género es entonces *Coryphantha sulcata* (Engelmann) Britton & Rose, Lectotipo designado por Hunt y Benson (1976). Posteriormente, Doweld (2000) separó *Coryphantha gracilis* por la forma de su semilla (ovoide) y establece un género nuevo para esta especie, al que llamó *Escobrittonia*.

### ***Coryphantha* y géneros relacionados**

*Coryphantha* fue separada de *Mammillaria* con base en la morfología de sus aréolas y la posición de sus flores. Britton y Rose (1923) delimitaron a *Escobaria* de *Coryphantha* por el color rojizo del fruto y pardo-oscuro a negro de la semilla. A su vez, el género *Ortegocactus*, muy similar a *Coryphantha* puede o no presentar surcos en los tubérculos, condición constante en este último género. Hunt (1978) y Taylor (1978, 1979) establecieron diferencias entre *Coryphantha* y *Escobaria* en función de las características de la testa, reticulada en el primer caso y foveolada en el segundo.

Otro género estrechamente relacionado con *Coryphantha* es *Neolloydia*, quien se distingue de ciertos taxones de *Coryphantha* sólo a través de la estructura de las semillas que son de color negro, piriformes y tuberculadas (Anderson, 1986), mientras que en *Coryphantha* son pardas, reniformes y reticuladas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

Buxbaum (1958) hizo la revisión de la subtribu *Coryphantinae* de Britton y Rose, reestructuró y segregó de ella los géneros que presentaban semillas con testa verrucosa o foveolada, ubicándolos en la subtribu *Thelocactinae*. Mantiene al género *Coryphantha* como único género de esta subtribu, debido a que sus miembros presentan testa lisa y reticulada.

*Acharagma*, al igual que *Escobaria* y la mayoría de los subgéneros de *Mammillaria*, se distinguen de *Coryphantha* por presentar una testa foveolada. El término *Acharagma* hace referencia a la falta de surco areolar.

Algunas especies de *Coryphantha* poseen características que no comparten con la mayoría de las especies del género, tal es el caso de *Coryphantha odorata* que presenta autogamia, en un grupo donde la autogamia es muy rara. Las semillas de esta especie son únicas porque presentan testa negra y ligeramente tuberculada, sus frutos son de color rojizo y presenta flores más pequeñas, comparadas con las demás especies del género. Knuth (citado en Backeberg y Knuth, 1935) colocó esta especie en el subgénero *Cumarinia*; posteriormente Buxbaum (1958), elevó este subgénero al rango de género. Zimmerman (1985) ubicó este taxón como *species incertae sedis* dentro de la tribu *Cacteeae*.

Otra especie con historia taxonómica compleja es *Coryphantha macromeris*, que fue incluida por Backeberg en 1938 (citado por Zimmerman, 1985) en el género *Lepidocoryphantha* por presentar un surco incompleto en los tubérculos. Sin embargo, Dicht y Lüthy (2001) proponen a *Lepidocoryphantha* como subgénero, mientras que Hunt (1999) ubica a este taxón dentro del género *Coryphantha*.

El género monotípico *Ortegocactus* suele presentar aunque no siempre, un surco en los tubérculos. La inconstancia de este carácter impide que sea considerado dentro del grupo *Coryphantinae* (Hunt, 1977), por lo que ha sido llamado el “eslabón perdido” entre *Echinocactus* y *Mammillaria-Coryphantha* por características intermedias.

### **El complejo *Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem.**

Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) en su serie *Aulacothelae* (caracterizada por poseer surco sin glándulas) consideran 38 especies. Entre ellas, destaca un grupo pobremente definido desde un punto de vista taxonómico, llamado aquí “complejo *Coryphantha elephantidens*”, constituido por *C. andreae* Purpus & Boedeker, *C. bumamma* (C. Ehrenb.) Britton & Rose, *C. connivens* Britton & Rose, *C. elephantidens* (Lem.) Lem., *C. retusa* (Pfeiff.) Britton & Rose, y *C. sulcolanata* Lem. Este complejo, según Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), se encuentra distribuido en Guerrero, Guanajuato, Hidalgo, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla y Veracruz. Estos taxones destacan por su variabilidad morfológica tanto

intra como interespecífica, situación que ha dificultado su delimitación taxonómica y geográfica.

Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) consideraron que las especies del complejo *Coryphantha elephantidens* se caracterizan por “presentar tallos globosos, tubérculos grandes y escasos, espinas escasas, sólo radiales, algunas de ellas muy gruesas en torno a la aréola, y otras más pequeñas y delgadas, que forman un fascículo en el ápice de la aréola”.

Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) consideraron dos variedades para *Coryphantha retusa*: *C. retusa* var. *retusa* y *C. retusa* var. *melleospina* (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991), indicando que ésta última difiere de la primera principalmente por sus dimensiones menores y el color de las espinas y mayor número de las mismas. Asimismo, para estos autores, *C. sulcolanata* es una especie muy cercana a *C. bumama*, de la que difiere por sus tubérculos subcónicos.

Bremer (1977b) describió una variedad de *Coryphantha elephantidens*, que llamó *C. elephantidens* var. *barciae*, que difiere de la forma típica por presentar tallos verde oscuros, flores más pálidas y un número distinto de espirales en que están dispuestos los tubérculos. Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) reconocieron a esta variedad como un sinónimo de *Coryphantha elephantidens*.

Diversos autores (cuadro 1) que han estudiado al género han incluido o excluido taxones en el grupo de especies que *sensu* Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) conforman el complejo aquí estudiado. Así, Zimmerman (1985) reconoció como especies válidas a *Coryphantha retusa*, *C. sulcolanata*, *C. garesii* y *C. elephantidens*, ésta última con las variedades *elephantidens* y *barciae* Bremer; pero no reconoció a *C. bumama*. El taxón *C. garesii* Bremer, fue considerado por Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) como una especie afín a *C. recurvispina* (de Vriese) L. Bremer. Bremer (1976) menciona que *C. recurvispina* fue descrita en 1835 y publicada hasta 1839, a pesar de tener una descripción original adecuada y estar acompañada de una excelente ilustración, se perdió el interés en ella, de tal suerte que pocos taxónomos aluden a esta especie; así, Labouret (citado por Bremer, 1976) se refirió a ella como *Mammillaria sulcolanata* Lem. Schumann (1898) desconoció este taxón, y Britton y Rose (1923) la mencionan como especie probablemente perteneciente al género *Coryphantha*.

Las especies *Coryphantha andreae* y *C. connivens* incluidas *sensu* Bravo-Hollis y Sánchez- Mejorada (1991) en el complejo, son agrupadas conjuntamente con *C. greenwoodii* como sinonimias de *C. pycnacantha* por Zimmerman (1985), Hunt (1999) y Dicht y Lüthy (2001) (cuadro 1), en virtud de poseer espinas que han sido definidas como subcentrales (Zimmermann, 1985) o centrales (Hunt, 1999; Dicht y Lüthy, 2001) y que constituyen una condición diferente al carácter diagnóstico del complejo.

Hunt (1999) enlistó en la sinonimia de *Coryphantha elephantidens* a las siguientes especies: *C. bumamma*, *C. garessii*, *C. greenwoodii* y *C. recurvispina*. Dicht y Lüthy (2001) propusieron la serie *Retusae*, que a su vez pertenece a la sección y al subgénero *Coryphantha*, como serie que contiene a las especies *C. elephantidens*, *C. elephantidens* subsp. *bumamma*, *C. elephantidens* subsp. *greenwoodii* y *C. retusa*.

La información anterior ubica a las especies que conforman el complejo *Coryphantha elephantidens*, no solamente en una problemática taxonómica sino también nomenclatural. La taxonomía de este grupo se ha visto afectada por una serie de condiciones que no han permitido aclarar su situación, como son la escasez de material de herbario, descripciones incompletas y sin localidad de colecta, múltiples descripciones de diversas formas o variantes de una misma especie que han sido propuestas como especies distintas, falta de ilustraciones o asignación de tipos, poca información sobre su distribución geográfica, desconocimiento de su variabilidad morfológica y escasez de evidencias aportadas por otras disciplinas auxiliares de la taxonomía.

**Cuadro 1.** Relación histórica de las especies incluidas o relacionadas con el complejo *Coryphantha elephantidens* según varios autores.

Britton & Rose (1923)	Backeberg (1961)	Zimmerman (1985)	Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada (1991)	Hunt (1999)	Dicht & Luthy (2001)
<i>Coryphantha bumamma</i> (C. Ehrenb.) Britton & Rose	<i>C. bumamma</i> (C. Ehrenb.) Britton & Rose	<i>Coryphantha sulcolanata</i> (Lem.) Lem.	<i>Coryphantha bumamma</i> C. Ehrenb.	<i>Coryphantha elephantidens</i> (Lem.) Lem.	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem. subsp. <i>bumamma</i> (C. Ehrenb.) Dicht & Lüthy
<i>C. connivens</i>	<i>C. connivens</i> Britton & Rose	<i>C. pycnacantha</i> (Mart.) Lem.	<i>C. connivens</i> Britton & Rose	<i>C. pycnacantha</i> (Mart.) Lem.	<i>C. pycnacantha</i> (Mart.) Lem.
<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem.	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem.	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem. var. <i>elephantidens</i> <i>C. elephantidens</i> var. <i>barciae</i> L. Bremer	<i>C. elephantiden</i> (Lem.) Lem.	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem.	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem. subsp. <i>elephantidens</i>
		<i>C. garessi</i> L. Bremer (incluye a <i>C. recurvispina</i> (de Vriese) L. Bremer)	<i>C. recurvispina</i> (de Vriese) L. Bremer	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem.	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem. subsp. <i>elephantidens</i>
<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose var. <i>retusa</i>	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose
<i>C. sulcolanata</i> (Lem.) Lem.	<i>C. sulcolanata</i> (Lem.) Lem.	<i>C. sulcolanata non sensu</i> Britton & Rose y Scheinvar que son sinónimos de <i>C. radians</i> .	<i>C. sulcolanata</i> (Lem.) Lem.	<i>C. sulcolanata</i> (Lem.) Lem.	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem. subsp. <i>elephantidens</i>
	<i>C. melleospina</i> Bravo	<i>C. melleospina</i> Bravo	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose var. <i>melleospina</i> (Bravo) Bravo	<i>C. melleospina</i> Bravo	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose

## MATERIAL Y MÉTODOS

Para este estudio sistemático fueron analizados morfológicamente 38 ejemplares (cuadro 2); de los cuales 29 correspondieron a especímenes vivos. Los datos de los ejemplares BAR165, JSM 1501, SA894, SG55, RT6961 y B01 fueron obtenidos de especímenes herborizados, mientras que la información de los organismos BR266, BR1079, B01 y B02 fue extraída de las descripciones originales. Para el caso del ejemplar B01, esta información fue complementada con datos del holotipo.

La selección de las localidades donde fueron recolectados los individuos vivos se realizó de acuerdo con la información contenida tanto en las *exsiccata* recolectadas por Bravo-Hollis como de sus obras (Bravo-Hollis, 1937, 1954, 1970, 1978 y 1982). Asimismo, fueron considerados los datos de distribución de taxones relacionados con el complejo, cuyas determinaciones en los registros de los herbarios correspondieran a los nombres *Coryphantha elephantidens*, *C. bumamma*, *C. retusa* subsp. *retusa*, *C. retusa* subsp. *melleospina*, *C. sulcolanata*, *C. garesii*, *C. recurvispina* y *C. greenwoodii*. Los herbarios consultados fueron: Nacional de México (MEXU), Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB), Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México (FCME), Instituto de Ecología, A. C. (XAL), Instituto de Ecología, Centro Regional del Bajío (IEB) y Universidad Autónoma de Morelos (HUMO). La información morfológica, ecológica y fenológica de herbario y campo fue capturada y vertida en una base de datos para su análisis. Se revisaron 81 ejemplares herborizados, de ellos únicamente seis (cuadros 2 y 3) se consideraron en los análisis numéricos, debido a que los restantes carecían de estructuras reproductoras y por consiguiente no se ajustaban a la condición de madurez de los ejemplares que exigía este examen.

**Cuadro 2.** Relación de ejemplares de *Coryphantha* empleados en el análisis.

Recolector	Localidad	Acrónimo	Taxón relacionado <i>sensu</i> Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991)
B. Vázquez 568	Tepecoacuilco de Trujano, Gro.	BV568	<i>Coryphantha bumamma</i> (C. Ehrenb.) Britton & Rose
B. Vázquez 570	Xochipala, Gro.	BV570	<i>C. bumamma</i> (C. Ehrenb.) Britton & Rose
B. Vázquez 603	Izúcar de Matamoros, Pue.	BV603	
B. Vázquez 608	Izúcar de Matamoros, Pue.	BV608	
B. Vázquez 930	Acultzingo, Ver.	BV930	<i>C. greenwoodii</i> Bravo
B. Vázquez 931	Amogotillos, Mor.	BV931	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem. <i>C. bumamma</i> (C. Ehrenb.) Britton & Rose
B. Vázquez 932	Izúcar de Matamoros, Pue	BV932	
B. Vázquez 934	Campo Tenanguillo, Mor.	BV934	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem. <i>C. bumamma</i> (C. Ehrenb.) Britton & Rose
B. Vázquez 936	Amogotillos, Mor.	BV936	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem <i>C. bumamma</i> (C. Ehrenb.) Britton & Rose
B. Vázquez 937	Izúcar de Matamoros, Pue.	BV937	
B. Vázquez 938	30 km de Iguala, Gro	BV938	<i>C. bumamma</i> (C. Ehrenb.) Britton & Rose
B. Vázquez 939	32 km al sur de Huajuapán de León, Oax.	BV939	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. <i>melleospina</i> Bravo (Bravo)
B. Vázquez 940	32 km al sur de Huajuapán de León, Oax.	BV940	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. <i>melleospina</i> Bravo (Bravo)
B. Vázquez 941	Acultzingo, Ver.	BV941	<i>C. greenwoodii</i> Bravo
B. Vázquez 945	Díaz Ordaz, Oax.	BV945	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. <i>retusa</i>
B. Vázquez 950	Xochipala, Gro.	BV950	<i>C. bumamma</i> (C. Ehrenb.) Britton & Rose
B. Vázquez 951	32 km al sur de Huajuapán de León, Oax.	BV951	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. <i>melleospina</i> Bravo (Bravo)
B. Vázquez 953	Xochipala, Gro.	BV953	<i>C. bumamma</i> (C. Ehrenb.) Britton & Rose
B. Vázquez 954	Izúcar de Matamoros, Pue.	BV954	
B. Vázquez 955	Campo Tenanguillo, Mor.	BV955	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem. <i>C. bumamma</i> (C. Ehrenb.) Britton & Rose
B. Vázquez 963	Díaz Ordaz, Oax.	BV963	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. <i>retusa</i>
B. Vázquez 970	Amogotillos, Mor.	BV970	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem. <i>C. bumamma</i> (C. Ehrenb.) Britton & Rose
B. Vázquez 975	Díaz Ordaz, Oax.	BV975	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. <i>retusa</i>
B. Vázquez 983	Acultzingo, Ver.	BV983	<i>C. greenwoodii</i> Bravo
B. Vázquez 987	Acultzingo, Ver.	BV987	<i>C. greenwoodii</i> Bravo
B. Vázquez 988	Acultzingo, Ver.	BV988	<i>C. greenwoodii</i> Bravo
B. Vázquez 993	Campo Tenanguillo, Mor.	BV993	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem. <i>C. bumamma</i> (C. Ehrenb.) Britton & Rose
B. Vázquez 997	32 km al sur de Huajuapán de León, Oax.	BV997	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. <i>melleospina</i> Bravo (Bravo)
U. Guzmán 2000	San Pedro Totolapan, Oax.	UG2000	<i>C. bumamma</i> (C. Ehrenb.) Britton & Rose

L. Bremer 266	Temixco, Mor.	BR266	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem.
L. Bremer 1079	Tepetongo, Zac.	BR1079	<i>C. garesii</i> L. Bremen, tratada como especie afin a <i>C. recurvispina</i> (de Vriese) L. Bremer
H. Bravo s/n	Huajuapán de León, Oax.	B01	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. <i>melleospina</i> Bravo (Bravo)
H. Bravo s/n	Acultzingo, Ver.	B02	<i>C. greenwoodii</i> Bravo
R. Bárcenas	Allende, Gto.	BAR165	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem.
J. Santos M	Acambaro, Gto.	JSM1501	<i>C. elephantidens</i> (Lem.) Lem.
S. Arias 894	Huajuapán de León, Oax.	SA894	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. <i>melleospina</i> Bravo (Bravo)
S. Gama 55	Nochixtlán, Oax.	SG55	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. <i>melleospina</i> Bravo (Bravo)
R. Torres 6961	Mitla, Oax.	RT6961	<i>C. retusa</i> (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. <i>retusa</i> .

---

## TRABAJO DE CAMPO

Debido a que las especies que pertenecen al complejo *Coryphantha elephantidens* están escasamente representadas en los herbarios, se realizaron diversas visitas a localidades situadas en los estados de Guerrero, Morelos, Puebla, Oaxaca y Veracruz, de acuerdo con la información recabada en las etiquetas de herbario y en literatura especializada sobre distribución de los taxones que integran el complejo aquí estudiado. Del material recolectado, una parte se herborizó y la otra se fijó a fin de cuantificar aquellos caracteres que suelen perderse al herborizarse, sobre todo en plantas de naturaleza suculenta. Muestras de flores y polen fueron recolectadas y fijadas en GAA (glicerina, agua y alcohol (1:1:1)). La selección de los ejemplares en campo para realizar este estudio tuvo como criterio que fueran maduros y que representaran la mayor expresión de la variabilidad morfológica observada en las poblaciones. Para la segunda condición, la elección se basó en la incorporación de ejemplares que por su aspecto morfológico general tuviera la frecuencia más alta (moda); no obstante, si existían fenotipos que manifestaran valores bimodales o trimodales también fueron incluidos en el muestreo. Las características morfológicas cualitativas fueron documentadas a través de observación directa y de un registro fotográfico.



**Cuadro 3.** Síntesis de las colecciones observadas relacionadas con el complejo *Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem.

ESPECIE	ESTADO	REGISTROS	HERBARIO
<i>Coryphantha bummama</i> ( <i>C. Ehrenb.</i> ) <i>Britton &amp; Rose</i>	Guanajuato	4	MEXU
"	Guanajuato	1	IEB
"	Guerrero	7	MEXU
"	Guerrero	6	FCME
"	Morelos	7	HUMO
"	Morelos	2	MEXU
"	Oaxaca	1	MEXU
<i>Coryphantha elephantidens</i> ( <i>Lem.</i> ) <i>Lem.</i>	Guanajuato	7	MEXU
"	Guanajuato	1	IEB
"	Jalisco	1	MEXU
"	Morelos	2	MEXU
"	Morelos	9	HUMO
"	Morelos	1	FCME
<i>Coryphantha greenwoodii</i> <i>Bravo</i>	Veracruz	2	MEXU
"	Veracruz	2	XAL
<i>Coryphantha retusa</i> ( <i>Pfeiff.</i> ) <i>Britton</i> & <i>Rose subsp. retusa</i>	Puebla	3	MEXU
"	Oaxaca	7	MEXU
<i>Coryphantha retusa subsp.</i> <i>melleospina</i> ( <i>Bravo</i> ) <i>Bravo</i>	Oaxaca	2	MEXU
<i>Coryphantha sulcolanata</i> <i>Lem.</i>	Guanajuato	1	MEXU
"	Hidalgo	6	MEXU
"	Hidalgo	6	ENCB
"	Morelos	1	MEXU
"	Puebla	1	MEXU
"	San Luis Potosí	1	MEXU

## 1. Análisis Edafológico

En cada una de las localidades donde se recolectaron ejemplares, se realizaron perfiles de suelo, mismos que fueron descritos morfogénicamente en campo y muestreados para su análisis en el laboratorio y consiguiente clasificación, de acuerdo con las bases de la FAO-UNESCO (1999). Los criterios empleados *in situ* para la elección de los perfiles fueron la pendiente del terreno, el microrelieve, la densidad y composición de la vegetación y la profundidad del suelo. Las muestras fueron extraídas de cada uno de los horizontes cuando la delimitación de los mismos fue clara y para los casos donde la distinción fue confusa se tomaron muestras en intervalos de 0-10, 11-20 y 21 a 30 cm de profundidad. Las determinaciones físicas y químicas, así como el método empleado en cada una de ellas se muestran en el cuadro 4.

**Cuadro 4.** Métodos empleados para la determinación de las propiedades físicas y químicas de los suelos.

Variable	Método
Color	Comparación con tablas de color (Munsell, 1975)
Textura	Hidrómetro de Bouyoucos (Jackson, 1970)
Contenido de humedad	Gravimétrico (White, 1997)
Densidad aparente	Probeta (White, 1997)
Densidad real	Picnómetro (White, 1997)
% Espacio poroso	Según Jackson (1970)
Materia orgánica	Walkley-Black sin aporte de calor (Jackson, 1970)
Conductividad eléctrica	Según Jackson (1970) con conductímetro digital CL8
Capacidad de intercambio catiónico	Versenato según Jackson (1970)
Ca <sup>+2</sup> , Mg <sup>+2</sup>	Volumétrica según Jackson (1970)
pH	Potenciometro marca Corning modelo 12

## 2. Fenología reproductiva

Se hicieron visitas a las localidades de Guerrero, Morelos, Oaxaca, Puebla y Veracruz (cuadro 2) a intervalos periódicos mensuales durante dos años (septiembre de 2001 a diciembre de 2003) con el objeto de registrar eventos reproductivos de floración, fructificación y producción de semillas. En cada una de las visitas se registró el número de ejemplares con botones florales (preantesis), flores en anthesis, frutos inmaduros, frutos maduros y finalmente residuos de los

mismos, este último evento con la finalidad de delimitar el proceso de dispersión. El número de ejemplares observados (alrededor de 40) en cada uno de los eventos anteriores sirvió para conocer los periodos de floración, fructificación y dispersión. Asimismo, se incluyeron datos relacionados con el desarrollo de las anteras y del estilo, coloración de las flores y visitantes florales.

## **ESTUDIO MORFOLÓGICO**

Se realizó un estudio macromorfológico comparativo, lo más detallado posible, tanto de estructuras vegetativas como reproductivas de los ejemplares de herbario, los recolectados vivos y de las estructuras fijadas en GAA. Se analizaron de uno a cinco individuos de las localidades que aparecen en el cuadro 2. Asimismo, se analizaron características palinológicas con microscopio óptico.

Se reconocieron 80 caracteres para evaluar la morfología tanto vegetativa como reproductiva (cuadro 5). Para la codificación de los caracteres cualitativos, así como la medición de los cuantitativos, se emplearon ejemplares maduros, que presentaban evidencias que habían florecido en años anteriores o estaban floreciendo.

Para los caracteres cuantitativos que implicaban una sola medida, como la altura y el diámetro de la planta, así como las características relacionadas con la morfología de las flores y del fruto, se registraron individualmente (sin promediar). En los caracteres relacionados con tubérculos, espinas, aréolas y surco; de la parte media del tallo (fig. 1), se realizaron de 10 a 30 mediciones, en función del tamaño del ejemplar y se registró la media aritmética. Los datos correspondientes a la morfología seminal son promedios de diez semillas. Se evaluaron 39 caracteres vegetativos y 41 reproductivos, de éstos últimos, 27 correspondieron a morfología floral, dos a fruto, cinco a semilla y siete a polen. La terminología botánica empleada para codificar los diferentes estados de carácter se hizo de acuerdo con los conceptos de Marshall y Bock (1941), Radford *et al.* (1974), Moreno (1984), Zimmerman (1985), Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) y Barthlott y Hunt (2000).

Los caracteres cuantitativos fueron graficados empleando el concepto de percentiles, mediante diagramas de caja que expresaran con claridad la

distribución de los datos, su valor central, simetría, dispersión y que además permitieran observaciones de comparación entre localidades. Los análisis exploratorios y de correlación se realizaron con el paquete STATGRAPHICS Plus versión 5.1. (2003).

### **Palinología**

Las flores fueron recolectadas en diferentes localidades que correspondieron a cinco estados: Guerrero, Morelos, Oaxaca, Puebla y Veracruz. Las muestras fueron colocadas en una solución fijadora de glicerina-etanol-agua (1:1:1). Posteriormente se remojaron y lavaron con agua para después ser trituradas. A fin de observar con claridad los detalles de patrón de la exina, la mezcla de flores se colocó en ácido acético concentrado para su deshidratación. Se centrifugó durante cuatro minutos y posteriormente se decantó. Con la finalidad de disolver el protoplasma, se agregó una mezcla acetolítica 9:1 v/v de anhídrido acético y ácido sulfúrico.

El polen contenido en la mezcla se colocó durante ocho minutos en Baño María con agitador a una temperatura de 75°C. Las muestras se centrifugaron y decantaron. Se enjuagaron tres veces o hasta neutralizar la mezcla. Con estos enjuagues se rehidrató el polen y la solución se filtró en malla de 200 µm. Para concentrar el material, se realizó otra centrifugación y decantación. Con ayuda de una pipeta Pasteur se obtuvieron muestras de la solución que contenían los granos de polen. Una o dos gotas de solución fueron vertidas en un portaobjetos en el que previamente se colocó un trozo de gelatina glicerinada derretida. La muestra conjuntamente con la gelatina se esparció con la ayuda de un palillo. Las laminillas se sellaron con barniz, se etiquetaron y se observaron al microscopio de luz.

Se realizaron por cada laminilla 25 mediciones con objetivo de 100x. Se registraron medidas del tamaño del polen y de la exina (lúmina, muros y columelas), la relación sexina-nexina, el número y tipo de abertura. La forma de los granos se definió a través de la medición del diámetro. La simetría y polaridad se reportaron en función del diámetro en vista polar y forma de los granos de polen. Asimismo, se registró el tipo de asociación polínica y se observó la ornamentación de la exina.

## **ANÁLISIS MULTIVARIADO**

Se emplearon dos técnicas de análisis multivariados que, aunque independientes, ambas pueden resultar de utilidad en términos de la información que proporcionan. La técnica de agrupamiento resulta conveniente porque es posible interpretar a las unidades empleadas en la investigación como clases o grupos, aunque éstas no siempre obedecen a sistemas naturales. Si la variación es discontinua, una técnica de agrupamiento ofrece una estructura adecuada; en cambio, si la variación es continua, la ordenación es más apropiada. Ambas técnicas son complementarias y frecuentemente ayudan a evaluar si los patrones de variación entre entidades muestreadas son continuos o discretos. Las dos técnicas enfatizan la variación entre entidades individuales muestreadas.

### **1. Análisis de Conglomerados**

Se realizó un análisis fenético con la finalidad de obtener un agrupamiento basado en la similitud (o disimilitud) morfológica de acuerdo con la definición de Sneath y Sokal (1973), de conjuntar unidades sobre la base de sus estados de carácter, sin otorgarles peso antes de establecer la clasificación (Crisci y López-Armengol, 1983). Esta técnica tiene como objeto organizar las entidades muestreadas en clases discretas o grupos (McGarigal *et al.*, 2000), a partir de una matriz de similitud o disimilitud que permite expresar el parecido o distancia entre las unidades empleadas.

Con los 80 caracteres evaluados, se procedió a realizar un análisis de taxonomía numérica, a fin de conocer la similitud entre las 38 entidades biológicas o Unidades Taxonómicas Operacionales (OTU's por sus siglas en inglés). Cada entidad biológica correspondió a un ejemplar (29 organismos vivos, seis herborizados y tres de datos obtenidos de descripciones originales). Este análisis involucra los siguientes pasos:

© Se construyó una matriz básica de datos con caracteres morfológicos tanto vegetativos como reproductivos, de los cuales 58 fueron cuantitativos y 22 cualitativos. Los caracteres utilizados en este estudio, de acuerdo con Crisci y López-Armengol (1983) fueron del tipo “doble-estado-excluyentes”, “multiestado-

cuantitativos-continuos” y “multiestado-cualitativos-sin secuencia lógica”. Esta matriz se elaboró (Anexo 1) con promedios, valores unitarios o la codificación correspondiente para los caracteres cualitativos (cuadro 5). La matriz resultante fue de 38 OTU's (columnas) y 80 caracteres (hileras), misma que fue analizada con el programa de cómputo NTSYS-PC, versión 2.0 (Rohlf, 1998).

- ⊙ A fin de reducir los efectos de las diferentes escalas de medidas empleadas para el registro de los estados de carácter, así como para hacer que los caracteres contribuyeran de igual forma a la similitud (o disimilitud) entre las OTU's, la matriz fue estandarizada por hileras (caracteres) usando el algoritmo de transformación lineal incluido en el programa NTSYS.
- ⊙ Para calcular la similitud entre las OTU's se aplicó el coeficiente de correlación (momento-producto de Pearson) cuyo intervalo esta comprendido entre 1 (máxima similitud) y -1 (mínima similitud). El coeficiente de correlación suele emplearse de acuerdo a Crisci y López-Armengol (1983) para datos mixtos con predominio de datos multiestados cuantitativos, como sucede en este estudio. Con este coeficiente se construyó una matriz de correlación (matriz triangular).
- ⊙ Una vez construida la matriz de correlación entre OTU's, y con el fin de permitir el reconocimiento de las relaciones entre la totalidad de las OTUs, se procedió al agrupamiento con la técnica SAHN (Sequential, Agglomerative, Hierarchic, Nonverlapping Clustering Methods), empleando el método de ligamiento promedio, a través del uso de la media aritmética no ponderada (UPGMA por sus siglas en inglés).

## **2. Análisis de Ordenamiento**

Se empleó la técnica de ordenamiento denominada Análisis de Componentes Principales (PCA, por sus siglas en inglés), cuyo propósito es organizar las entidades muestreadas, es decir, los ejemplares provenientes de las distintas localidades a lo largo de un gradiente, que en este caso son las variaciones morfológicas de diferentes estructuras (caracteres). Esta técnica permitió condensar y cuantificar la información contenida en las variables originales en términos de un conjunto pequeño de dimensiones fundamentales, llamados componentes principales, con la menor pérdida de información.

Los componentes principales funcionan creando combinaciones lineales de las variables originales, las cuales se orientan en direcciones que describen la máxima variación; es decir, reducen la dimensionalidad de un conjunto de datos multivariados al condensar un número grande de variables en un pequeño grupo. De esta manera se simplifica la interpretación de un conjunto de datos, organizando las entidades muestreadas a lo largo de gradientes definidos por la combinación de variables interrelacionadas. Esta técnica, a diferencia del Análisis de Conglomerados, enfatiza la variación entre las entidades más que la similitud (McGarigal *et al.*, 2000).

- ⊙ El procedimiento inició con la obtención de una matriz de correlación entre caracteres empleando el coeficiente de correlación de Pearson.
- ⊙ La matriz de correlación fue transformada en sus productos escalares, por el procedimiento de doble centrado (Rohlf, 1998).
- ⊙ A partir de la matriz de doble centrado se calcularon los eigen-valores y los eigen-vectores, los cuales permitieron conocer los caracteres de mayor peso para la diferenciación de las agrupaciones resultantes y el total acumulado de la variación que es explicada por los tres primeros componentes principales. La representación de las OTU's en el espacio multidimensional de caracteres se hizo mediante la proyección de las OTU's a partir de la matriz de factores (eigen vectores) (Crisci y López-Armengol, 1983)
- ⊙ Para graficar los resultados del análisis de componentes principales, se empleó la matriz de proyección y la opción 3DPLOT de NTSYS.

## **DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA**

Con base en la información obtenida de la revisión de colecciones y de literatura especializada, se analizaron las localidades relacionadas con los taxones *Coryphantha bumamma*, *C. elephantidens*, *C. garesii*, *C. greenwoodii*, *C. recurvispina*, *C. retusa* subsp. *retusa*, *C. retusa* subsp. *melleospina* y *C. sulcolanata*. Se realizaron tres transectos, el primero de la ciudad de México a Xochipila, Guerrero, el segundo de la ciudad de México a Huajuapán de León, Oaxaca, y el tercero de la ciudad de México a Acultzingo, Veracruz. En cada transecto se seleccionaron diversos puntos regidos por un criterio de cambio de

vegetación y tipo de suelo. Los sitios seleccionados fueron explorados a fin de verificar y delimitar la distribución de los taxones del complejo. En cada uno de ellos se registró el tipo de vegetación, suelo, altitud, latitud y longitud. Con la información obtenida se construyó un mapa de distribución geográfica para los taxones que integran el complejo.

**Cuadro 5.** Lista de caracteres morfológicos evaluados.

---

**Tallo**

1. Forma en plantas maduras: 0= globosa, 1= cortamente cilíndrica (fig. 1).
2. Diámetro (cm).
3. Altura del tallo principal (cm).
4. Número de tubérculos, contados en plantas maduras.
5. Relación altura/diámetro.
6. Color aparente de la epidermis: 0 = verde oscuro, 1 = verde amarillento.

**Tubérculo**

7. Altura (cm) medida en la cara abaxial.
8. Ancho de la base.
9. Relación altura/ancho de la base.
10. Ancho del ápice (cm).
11. Longitud del surco (cm).
12. Forma de la base: 0 = angostamente decurrente, 1 = anchamente decurrente (fig. 2).
13. Forma del ápice: 0 = agudo, cuando el ápice forma un ángulo de aproximadamente 45°; 1 = obtuso, cuando el ápice forma un ángulo superior a los 45° (fig. 3).
14. Forma en corte transversal: 0= anchamente acorazonada, 1= angostamente acorazonada (fig. 4).
15. Posición en relación con el eje de la planta: 0 = difuso, 1 = ascendente (fig. 5).

**Aréola**

16. Largo (mm).
17. Ancho (mm).
18. Relación largo/ancho.
19. Forma (mm): 0 = elíptica (2:1); 1 = anchamente elíptica (6:1, 3:1) (fig. 6).
20. Posición en relación con el eje del tubérculo: 0 = subapical, 1 = apical (fig. 7).

**Espinas**

21. Número de espinas por aréola
22. Presencia de espinas subcentrales: 0 = ausentes, 1 = presentes (fig. 8).
23. Orientación de la espina basal: 0 = separada del tubérculo, 1 = adpresa al tubérculo (fig. 9).
24. Número de espinas laterales (fig. 2).
25. Forma de espinas laterales: 0 = con ligera curvatura, 1 = curvadas (fig. 10).
26. Arreglo de espinas laterales: 0 = semiaracnoide, 1 = pectinada, 2 = diamante (fig. 11).
27. Número de espinas apicales (fig. 2).
28. Forma de la espina basal: 0= prismática, 1= cónica (fig. 12).



29. Largo de la espina lateral en corte transversal (mm) (fig. 2).
30. Ancho de la espina lateral en corte transversal (mm).
31. Espina más corta: 0 = apical, 1 = basal, 2 = ambas iguales (fig. 2).
32. Largo de la espina apical (cm).
33. Largo de la espina lateral (cm) (fig. 2).
34. Largo de la espina basal (cm) (fig. 2).
35. Grosor de la espina apical (mm) (fig. 2).
36. Grosor de la espina lateral (mm) (fig. 2).
37. Grosor de la espina basal (mm) (fig. 2).
38. Consistencia de las espinas laterales: 0 = rígidas, 1 = flexibles.
39. Color de las espinas: 0 = blancas, 1 = blanco-amarillentas a pardas.

#### **Flor**

40. Color: 0 = rosado, 1 = amarillento, 2 = rosado-blanquecino a blanco.
41. Ancho (cm) (fig. 13).
42. Largo (cm) (fig. 13).
43. Margen del ápice petaloide: 0 = fimbriado, 1 = apiculado, pseudoapiculado, bidentado (fig. 14).
44. Largo del pericarpelo (mm).
45. Ancho del pericarpelo (mm).
46. Grosor de la pared del pericarpelo (mm) (fig. 13).
47. Largo del ovario (mm) (fig. 13).
48. Ancho del ovario (mm) (fig. 13).
49. Ancho de la base del tubo receptacular (mm).
50. Ancho de la parte superior del tubo receptacular (mm).
51. Largo del tubo receptacular (mm).
52. Grosor de la pared del tubo receptacular (mm).
53. Largo de la columna (mm) (fig. 13).
54. Largo de la porción distal estéril del tubo receptacular (mm).
55. Largo del estilo que sobrepasa a los estambres (mm).
56. Largo de escamas del pericarpelo (mm).
57. Color de la garganta: 0 = rojiza, 1 = amarillenta, 2 = verde-parduzca a marrón.
58. Color de los filamentos: 0 = rojizos, 1 = amarillentos, 2 = castaño-rojizo a rosados.
59. Largo de los filamentos (mm) (fig. 15).
60. Largo de las anteras (mm) (fig. 15).
61. Color del estilo en la parte superior: 0 = rojizo a rosado, 1 = amarillento.
62. Largo del estilo (mm).
63. Número de lóbulos del estigma.
64. Largo de los lóbulos del estigma (mm) (fig. 13).
65. Color de los lóbulos del estigma: 0 = castaño-rosados, 1 = amarillentos.
66. Largo desde la base del pericarpelo a la base del ovario (mm).

#### **Fruto**

67. Largo del fruto (mm).
68. Ancho del fruto (mm).

**Semilla**

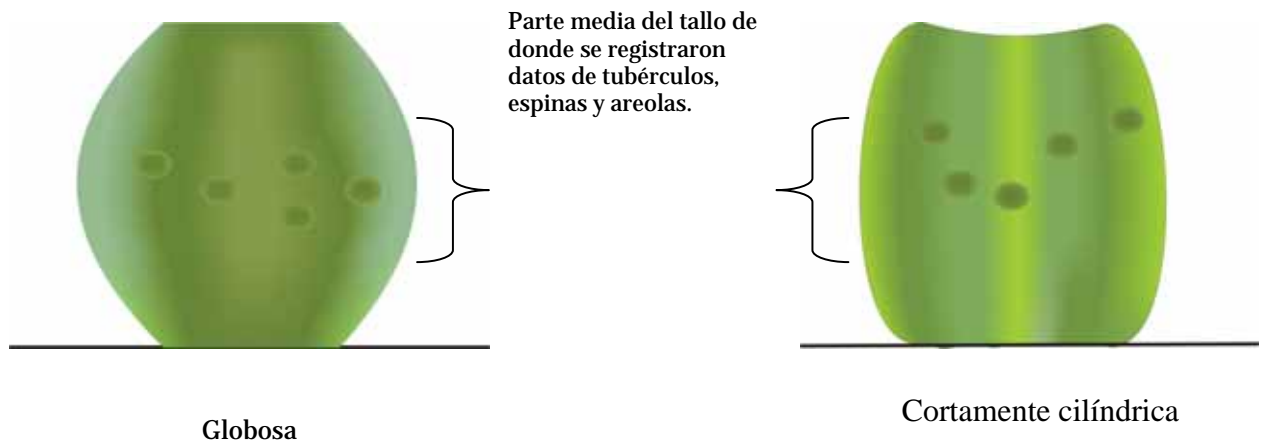
69. Largo de la semilla (mm) (fig. 16).
70. Ancho de la semilla (mm) (fig. 16).
71. Grosor de la semilla (mm) (fig. 16).
72. Largo de la región hilo-micropilar (RHM) (mm) (fig. 16).
73. Relación ancho/largo de la semilla.

**Polen**

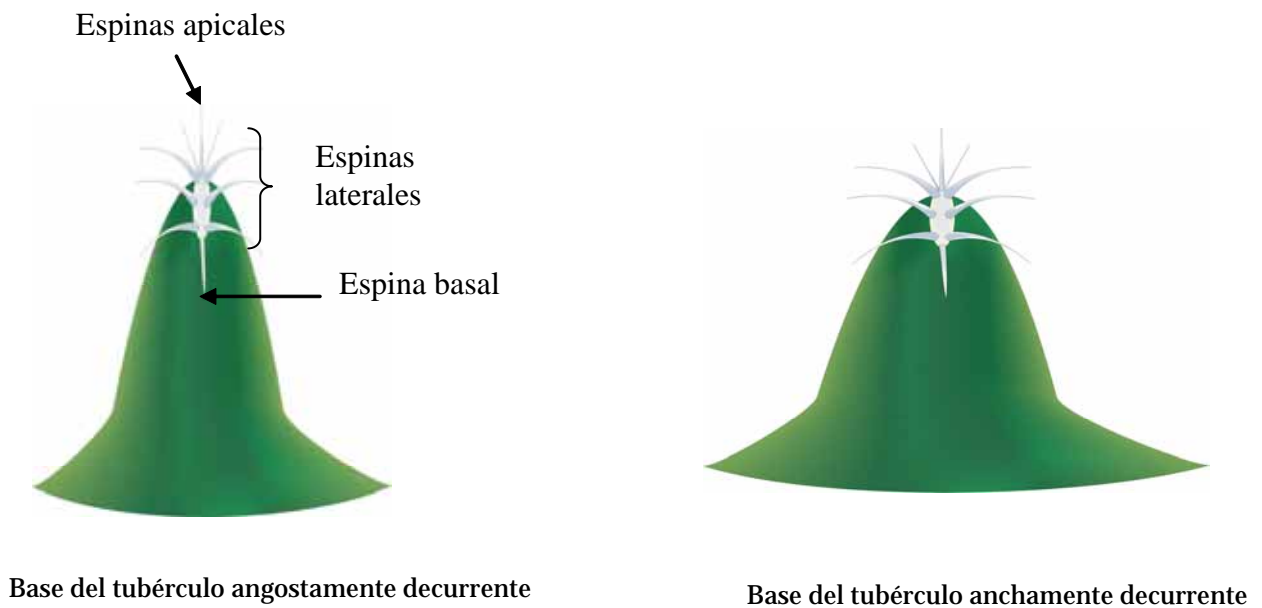
74. Diámetro ( $\mu\text{m}$ ).
  75. Número de aberturas.
  76. Grosor de la exina ( $\mu\text{m}$ ).
  77. Diámetro de la lúmina ( $\mu\text{m}$ ).
  78. Ancho del muro ( $\mu\text{m}$ ).
  79. Grosor de columelas ( $\mu\text{m}$ ).
  80. Relación ancho sexina/nexina.
- 

**TRATAMIENTO TAXONÓMICO**

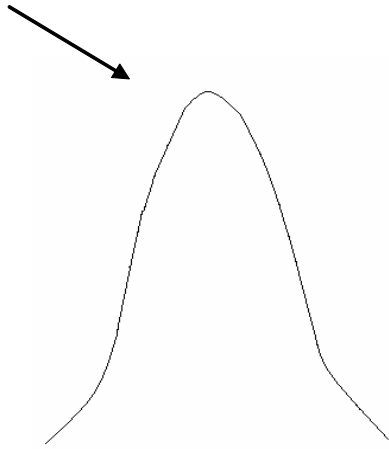
Con las evidencias obtenidas de los estudios macro, micromorfológicos y los resultados del análisis fenético, se construyó una clave dicotómica para la determinación taxonómica de los taxones. Por otro lado, con base en las descripciones originales de las especies, la observación y análisis de los tipos nomenclaturales y la revisión de fuentes bibliográficas relacionadas con el complejo *Coryphantha elephantidens*, se elaboró su tratamiento taxonómico, que incluye sinonimia, listas de ejemplares examinados, mapas de distribución e ilustraciones. Por último se preparó la descripción de cada especie.



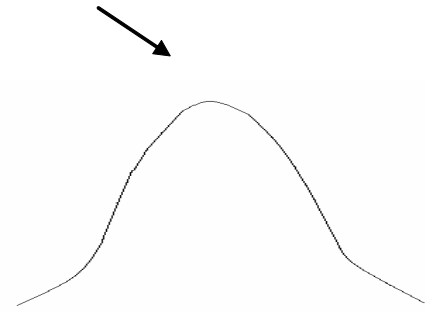
**Fig. 1. Forma del tallo**



**Fig. 2. Forma de la base del tubérculo**



Agudo



Obtuso

**Fig. 3. Forma del ápice de tubérculo**

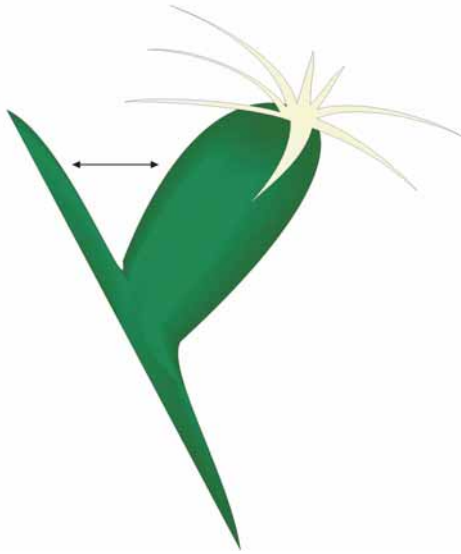


Anchamente acorazonada

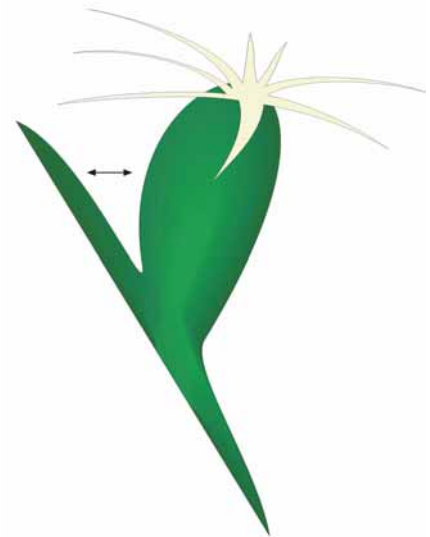


Angostamente acorazonada

**Fig. 4. Forma del tubérculo en corte transversal**

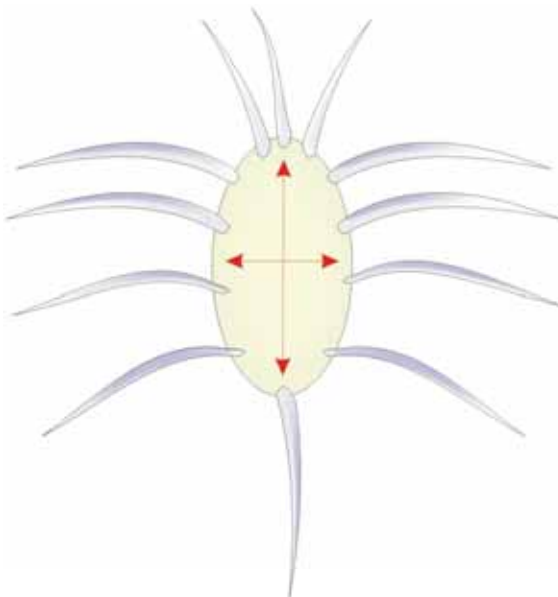


Difuso

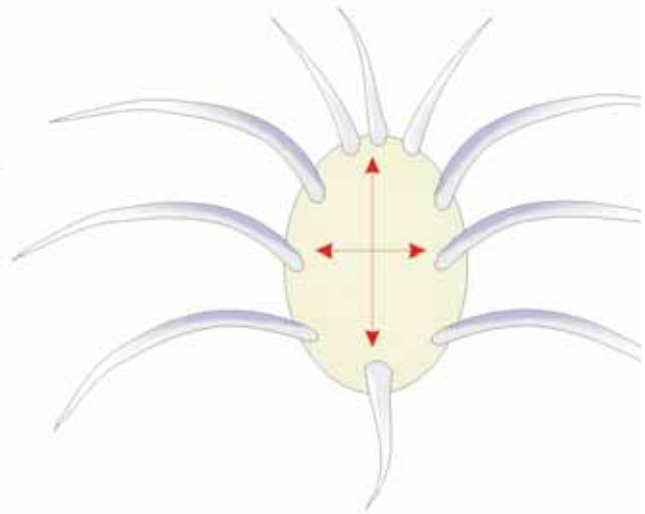


Ascendente

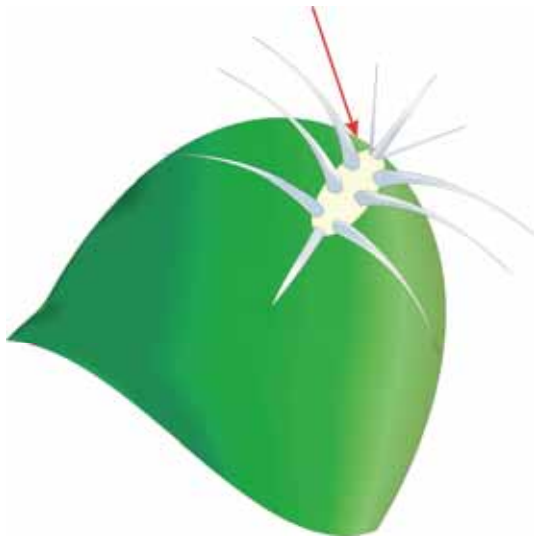
**Figura 5. Posición de los tubérculos en relación con el eje de la planta**



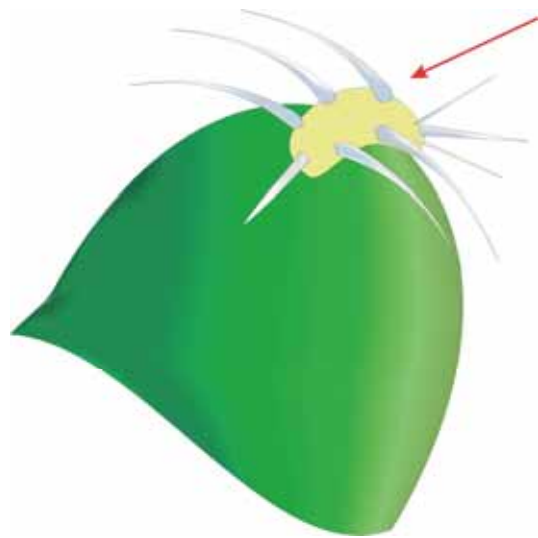
Elíptica



Anchamente elíptica

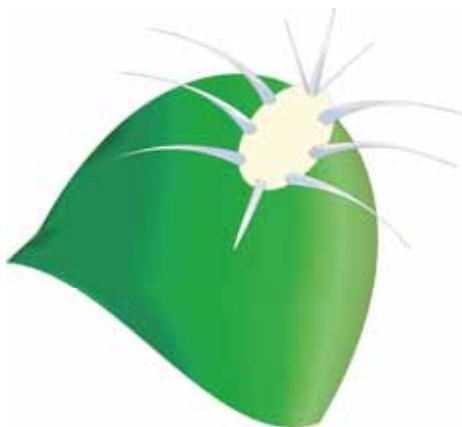


Subapical

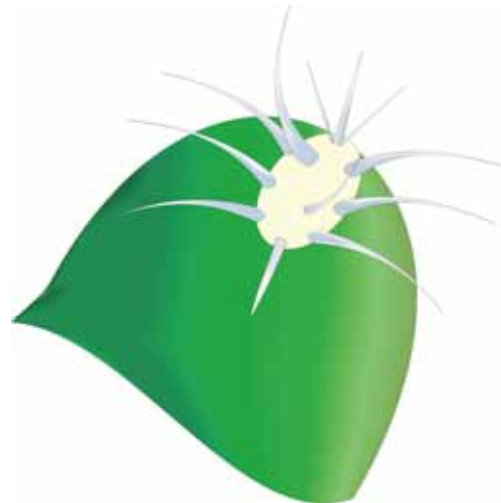


Apical

**Fig. 7. Posición de la aréola en relación con el eje del tubérculo**

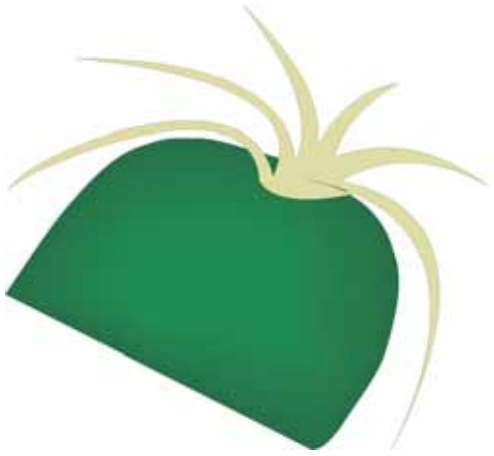


Ausentes

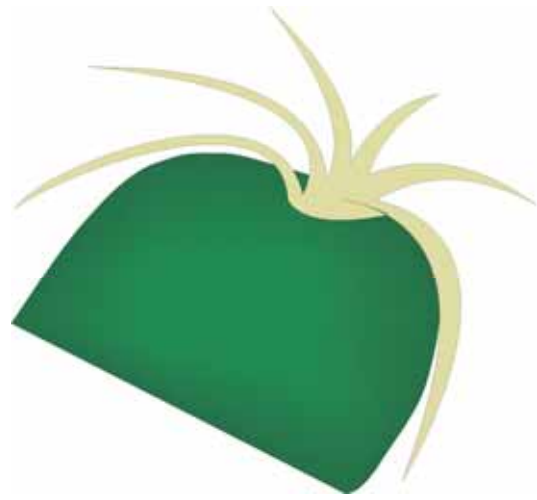


Presentes

**Fig. 8. Presencia de espinas subcentrales**

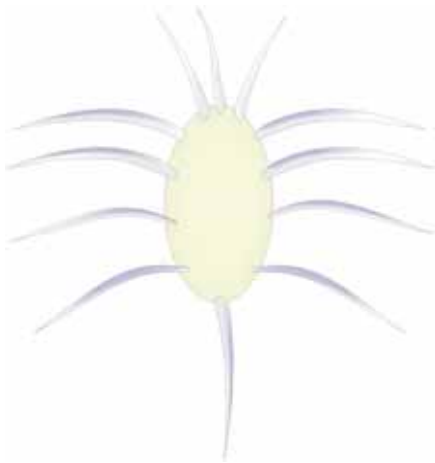


Separada del tubérculo

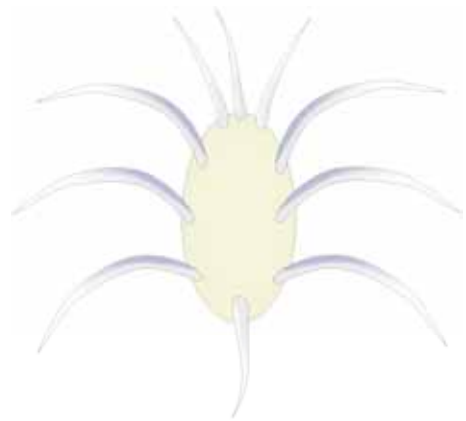


Unida al tubérculo

**Figura 9. Orientación de la espina basal**

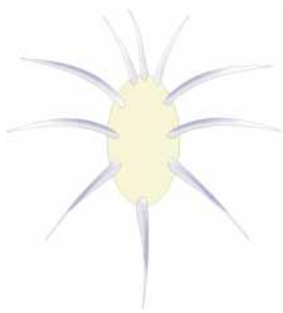


Con ligera curvatura

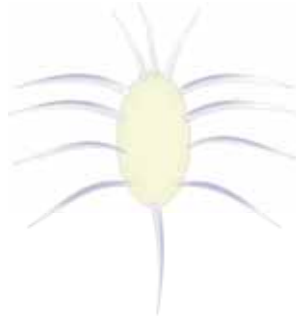


Curvadas

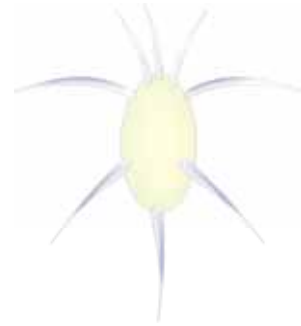
**Figura 10. Forma de las espinas radiales laterales**



Semiaracnoide



Pectinada

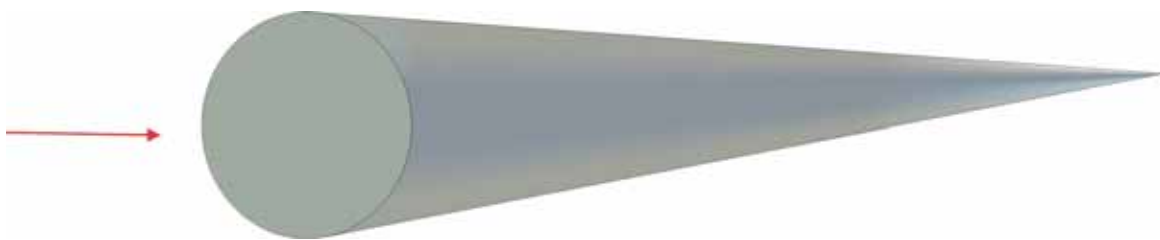


Diamante

**Fig. 11. Arreglo de espinas laterales**



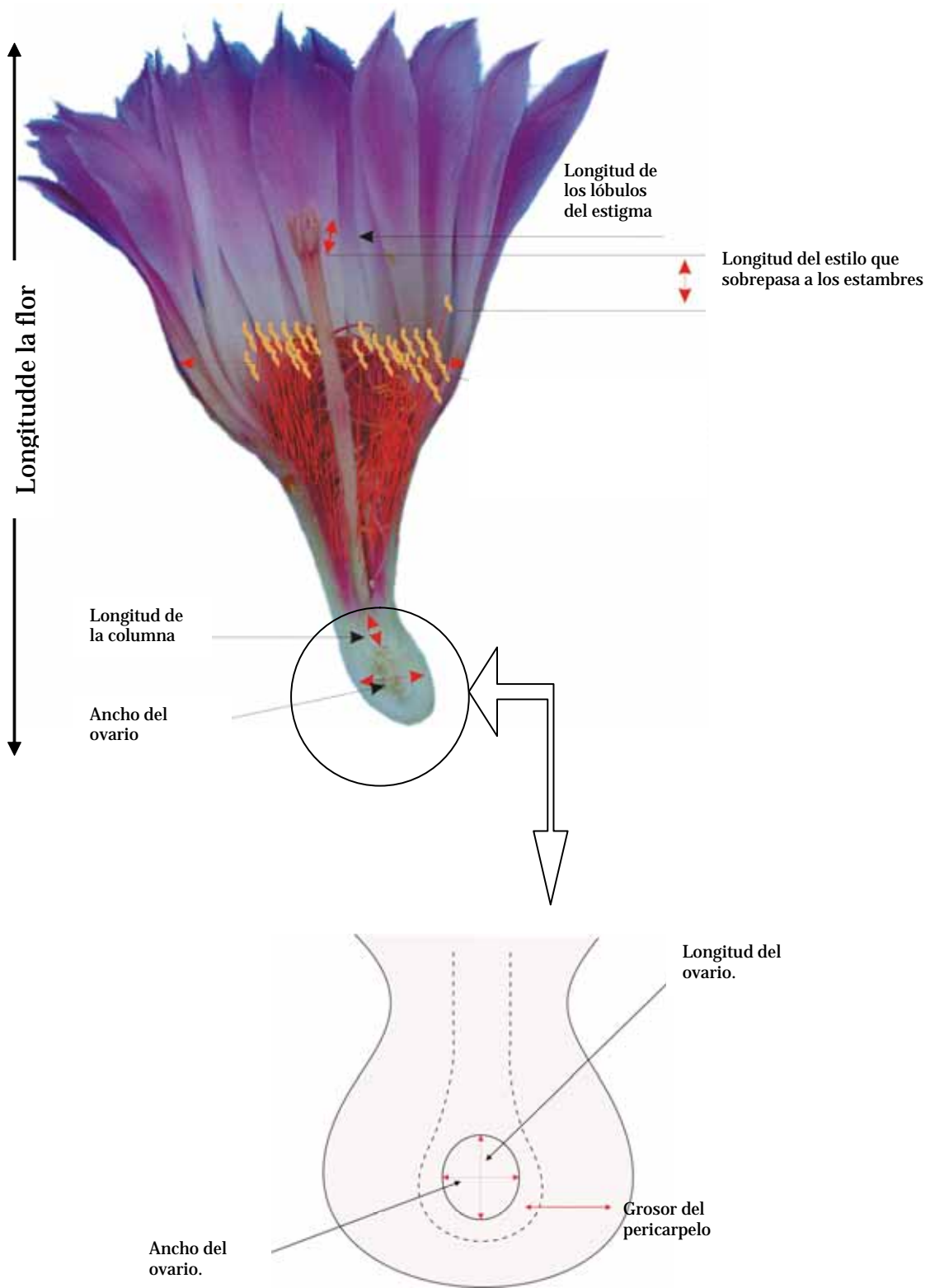
Prismática



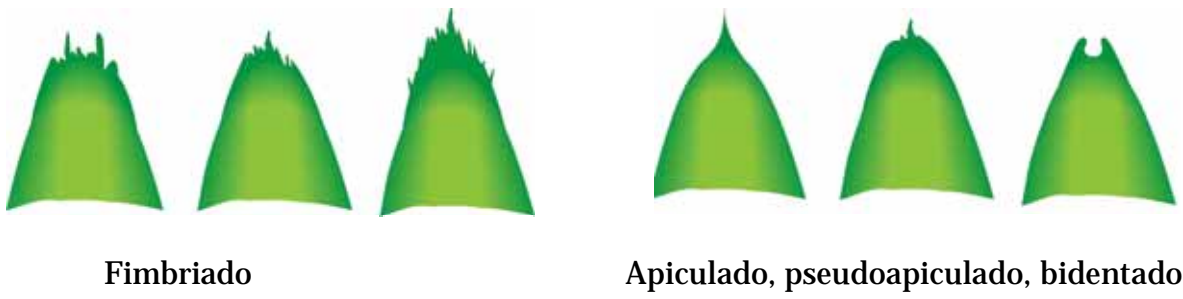
Cónica

**Fig. 12. Forma de la espina inferior**

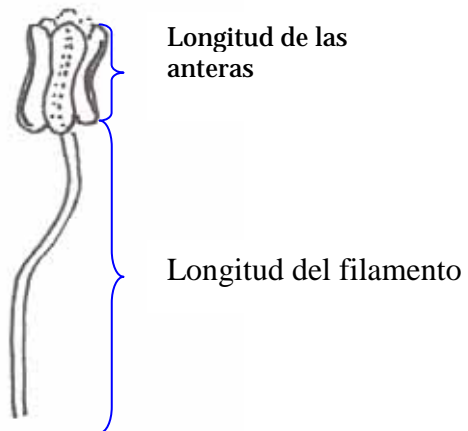




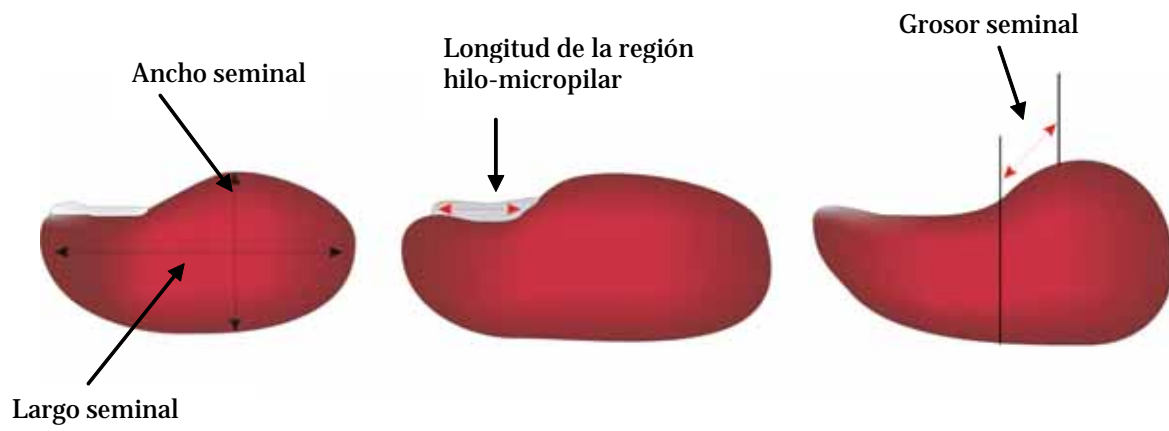
**Fig. 13. Caracteres morfológicos de la flor**



**Figura 14. Margen del ápice petaloide**



**Figura 15. Morfología de los estambres**



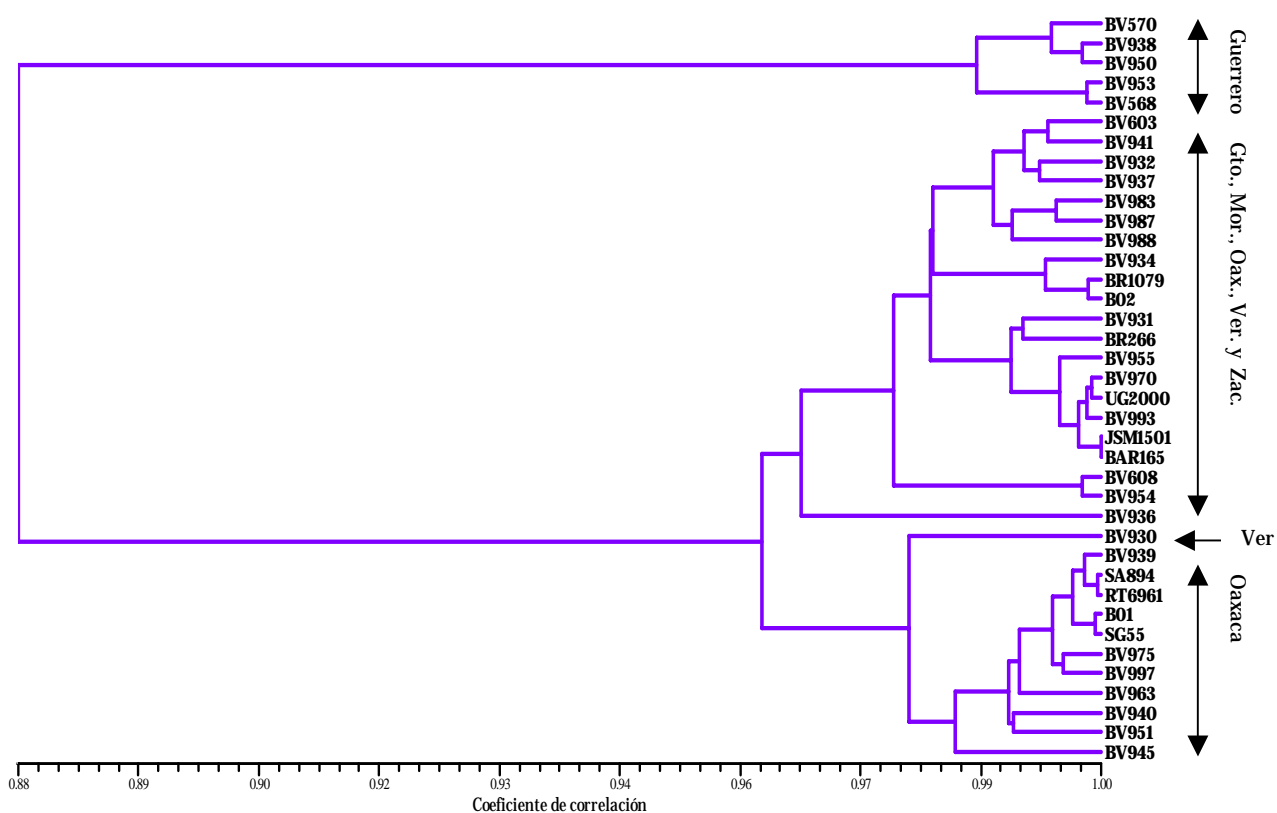
**Figura 16. Caracteres seminales**

## RESULTADOS

### ANÁLISIS MULTIVARIADO

#### Agrupamiento

El fenograma obtenido revela que se forman dos grupos. El primero está conformado por los ejemplares BV570, BV938, BV950, BV953 y BV568 procedentes de tres localidades de Guerrero. Este conjunto se separa a un 0.88 de similitud del otro grupo y los especímenes corresponden a la especie *Coryphantha bumamma* (C. Ehrenb.) Britton & Rose (fig. 17, cuadro 2).



**Fig. 17.** Fenograma del complejo *Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem.

El segundo grupo incluye 33 individuos, que se separan en dos subgrupos a 0.962 de similitud y corresponden a *Coryphantha retusa* Pfeiff. El primer subgrupo conjunta los organismos BV603, BV941, BV932, BV937, BV983, BV987, BV988, BV934, BR1079, B02, BR931, BR266, BV955, BV970, UG2000, BV993, JSM1501, BAR165, BV608, BV954 y BV936 procedentes de nueve localidades

ubicadas en los estados de Guanajuato, Morelos, Oaxaca, Veracruz y Zacatecas. El otro subgrupo esta constituido por los ejemplares BV930, BV939, SA894, RT6961, B01, SG55, BV975, BV997, BV963, BV940, BV951 y BV945 distribuidos en cinco localidades de Oaxaca con excepción de BV930 proveniente de Veracruz. En virtud de que estos dos últimos agrupamientos se forman a mayor similitud (0.962), en relación con los ejemplares de Guerrero, se decidió en este estudio otorgarles la categoría de subespecies y en función de las normas nomenclaturales corresponden a *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens*, que abarca el conjunto más amplio del fenograma y *C. retusa* subsp. *retusa* que contiene la mayoría de los especímenes provenientes de las localidades de Oaxaca (fig. 17, cuadro 2).

### **Ordenación**

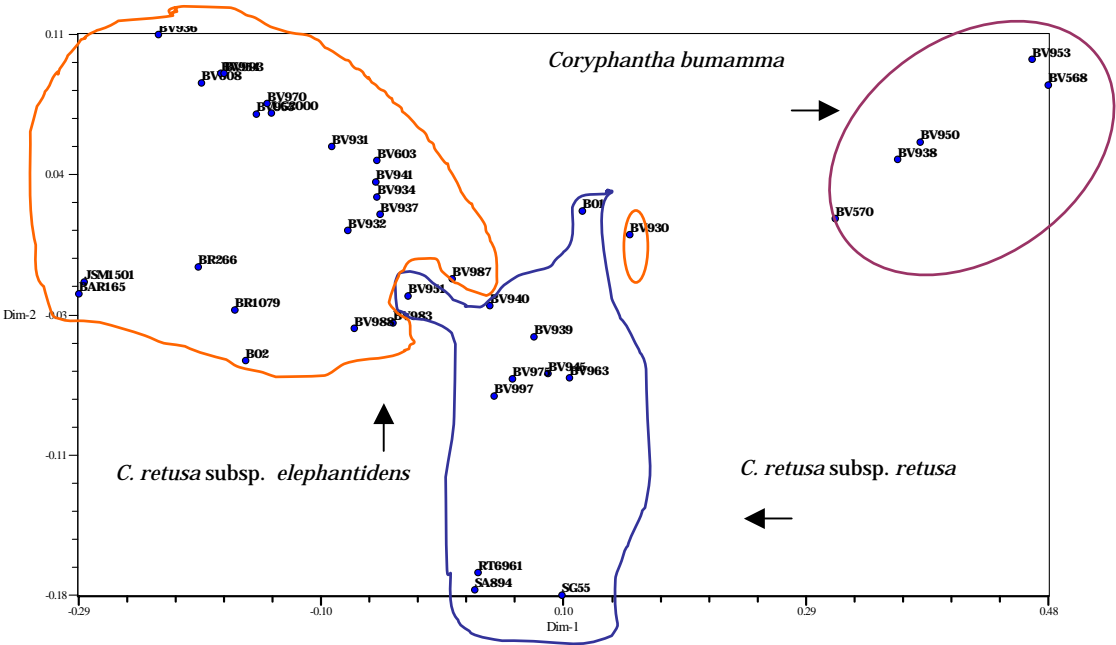
El análisis de ordenación muestra que el 56.81% de la variación se acumula en los tres primeros componentes. El primer componente contiene el 29.7%, el segundo 15.5% y el tercero 11.51% de la variabilidad total de los caracteres (cuadro 6). Cada componente contiene información de todos los caracteres pero en diferentes proporciones. Los caracteres que poseen mayor información en el componente uno son: 1) posición del tubérculo en relación al eje de la planta (1.095), 2) consistencia de las espinas (1.088), 3) forma de la espina inferior (1.087), 4) forma del tubérculo en corte transversal (1.061) y 5) arreglo de las espinas laterales (0.970), entre otros caracteres. El carácter “posición del tubérculo en relación al eje de la planta” al presentar el valor más alto, es el que más contribuye al primer componente principal y sin duda, representa un importante elemento discriminatorio en la agrupación de taxones dada su influencia en la distribución espacial de las OTUs.

La figura 18 combina los componentes uno y dos, cuyos porcentajes de traza en la variación son de 29.74% (componente uno) y 15.55% (componente dos) (cuadro 12), por lo que el gráfico expresa el 45.29% de la variación. Esta representación bidimensional agrupa a los ejemplares de las localidades de Guerrero (*Coryphantha bumamma*), agrupados en el extremo superior derecho de la gráfica. El conjunto de especímenes mayoritariamente de las localidades de Oaxaca (*C. retusa* subsp. *retusa*) presenta una definición pobre ya que no muestra discontinuidades suficientes con los ejemplares vecinos BV930, BV983 y BV987

provenientes de Veracruz, situación que no apoya la delimitación exacta de *C. retusa* subsp. *retusa*. Asimismo, no es fácil detectar agrupamientos de mayor contundencia con los organismos de Guanajuato, Morelos, Puebla, Oaxaca (localidad San Pedro Totolapan), Veracruz y Zacatecas, ya que se encuentran entremezclados (figura 18), por lo que este conjunto es considerado como *C. retusa* subsp. *elephantidens*. El segundo componente segrega a este grupo.

**Cuadro 6.** Porcentajes de variación que aportan los tres componentes principales.

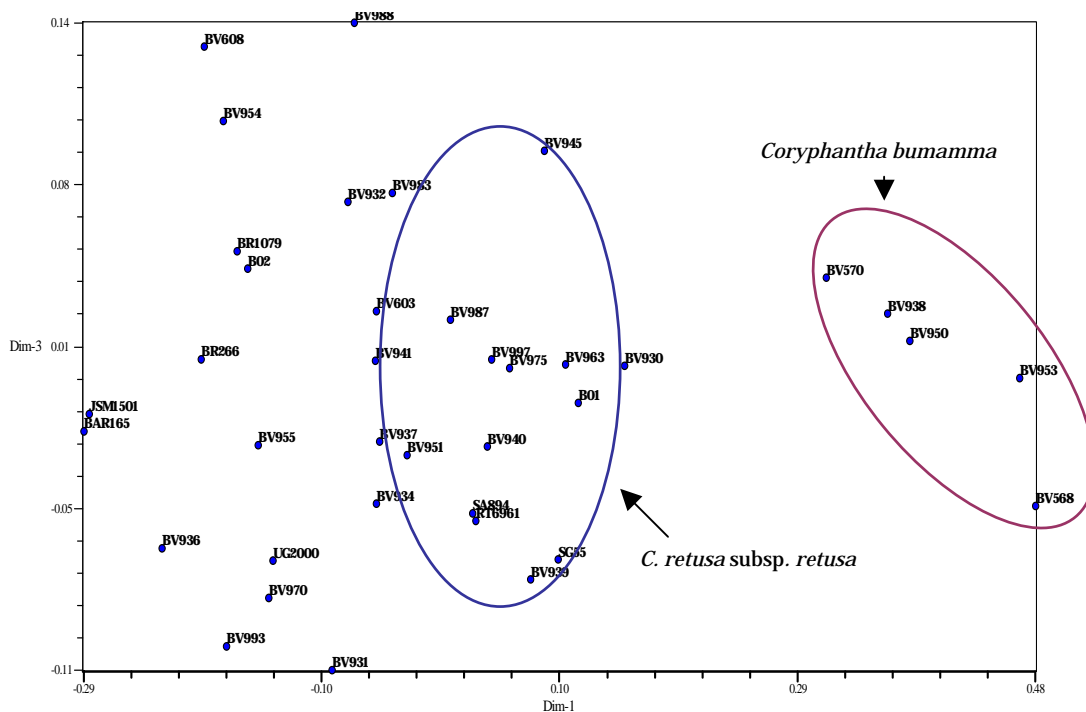
COMPONENTE	EIGEN-VALOR	PORCENTAJE DE VARIACIÓN	ACUMULACIÓN DE PORCENTAJE
1	22.66	29.74	29.74
2	11.85	15.55	45.29
3	8.77	11.51	56.81



**Fig. 18.** Representación bidimensional de los componente principales I y II.

La gráfica del componente uno con el componente tres (fig. 19), contiene el 41.25% de la variación; aquí, nuevamente se agrupan los individuos de Guerrero (*Coryphantha bumamma*), así como los organismos de Oaxaca excepto San Pedro

Totolapan (UG2000), aunque este último conjunto es menos explícito por la cercanía de los ejemplares BV930 (Veracruz), BV934 (Morelos), BV937 (Puebla), BV941 (Veracruz) y BV603 (Puebla). Estos organismos dificultan la delimitación de *C. retusa* subsp. *retusa*, debido a que la gráfica forma un plano cuya variación morfológica es continua entre las OTUs contenidas en el ovalo trazado y las localizadas en la periferia del mismo (fig. 19). Los especímenes restantes nuevamente se encuentran dispersos sin mostrar un patrón de agrupamiento.



**Fig. 19.** Representación bidimensional de los componentes principales I y III.

Los caracteres con valor mayor que contribuyen en la discriminación entre las OTUs se muestran en el cuadro 7. La representación tridimensional de las OTUs muestra que el primer componente, nuevamente discrimina a los ejemplares provenientes de Guerrero, correspondientes a la especie *Coryphantha bumamma* (fig. 20). Este taxón se encuentra notablemente separado de los demás ejemplares analizados y coincide con el fenograma y las gráficas de los componentes principales I, II y I, III.

**Cuadro 7.** Caracteres de mayor peso en los tres primeros componentes.

Componentes principales  Caracteres de mayor peso	1	2	3
	<ul style="list-style-type: none"> <li>◊ Posición del tubérculo en relación al eje de la planta (1.095)</li> <li>◊ Consistencia de las espinas (1.088)</li> <li>◊ Forma de la espina basal (1.087)</li> <li>◊ Forma del tubérculo en corte transversal (1.061)</li> <li>◊ Arreglo de espinas laterales (0.970)</li> <li>◊ Número de espinas (0.938)</li> <li>◊ Color aparente de la epidermis (0.887)</li> <li>◊ Color de la garganta (0.830)</li> <li>◊ Color de los lóbulos del estigma (0.799)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>◊ Color de las espinas (-0.938)</li> <li>◊ Largo de los filamentos (-0.825)</li> <li>◊ Ancho de la flor (-0.762)</li> <li>◊ Grosor de la exina (0.759)</li> <li>◊ Relación ancho sexina/nexina (0.759)</li> <li>◊ Número de tubérculos (0.738)</li> <li>◊ Color del estilo (0.727)</li> <li>◊ Largo de la flor (-0.587)</li> <li>◊ Largo de las anteras (-0.580)</li> <li>◊ Relación altura/diámetro del tallo (-0.574)</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>◊ Número de lóbulos del estigma (0.784)</li> <li>◊ Margen del ápice petaloide (0.781)</li> <li>◊ Forma de la aréola (-0.721)</li> <li>◊ Relación largo/ancho de la aréola (0.714)</li> <li>◊ Largo del ovario (0.709)</li> <li>◊ Ancho del fruto (-0.668)</li> <li>◊ Diámetro del polen (-0.559)</li> <li>◊ Relación altura/base del tubérculo (-0.516)</li> <li>◊ Grosor de la pared del pericarpelo (-0.475)</li> </ul>

El segundo componente (cuadro 7, figura 20) separa de manera sutil a *Coryphantha retusa* subsp. *retusa* (BV939, BV940, BV945, BV951, BV963, BV975, BV997, B01, RT6961, SA894 y SG55) de especímenes procedentes de Guanajuato (BAR165 y JSM1501), Morelos (BR266, BV931, BV934, BV936, BV955, BV970 y BV993), Puebla (BV603, BV608, BV932, BV937 y BV954), Oaxaca (UG2000), Veracruz (B02, BV941, BV983, BV987 y BV988) y Zacatecas (BR1079). En virtud de que este último conjunto de ejemplares no presenta discontinuidades en el plano tridimensional de variables morfológicas, se ha relacionado con un sólo





## MORFOLOGÍA COMPARADA

**Tallo.** Los tallos de los organismos adultos de *Coryphantha bumamma* (Guerrero) tienen una forma cortamente cilíndrica. Los individuos procedentes de Morelos, Puebla y Veracruz, que corresponden a *C. retusa* subsp. *elephantidens* presentan en su mayoría formas globosas (cuadro 8). Los resultados obtenidos muestran que la longitud del tallo difiere significativamente entre *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y *C. bumamma* (Guerrero). Asimismo, hay diferencias estadísticas entre *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) con respecto a dos (Morelos y Veracruz) de las tres localidades de *C. retusa* subsp. *elephantidens* (fig. 21a).

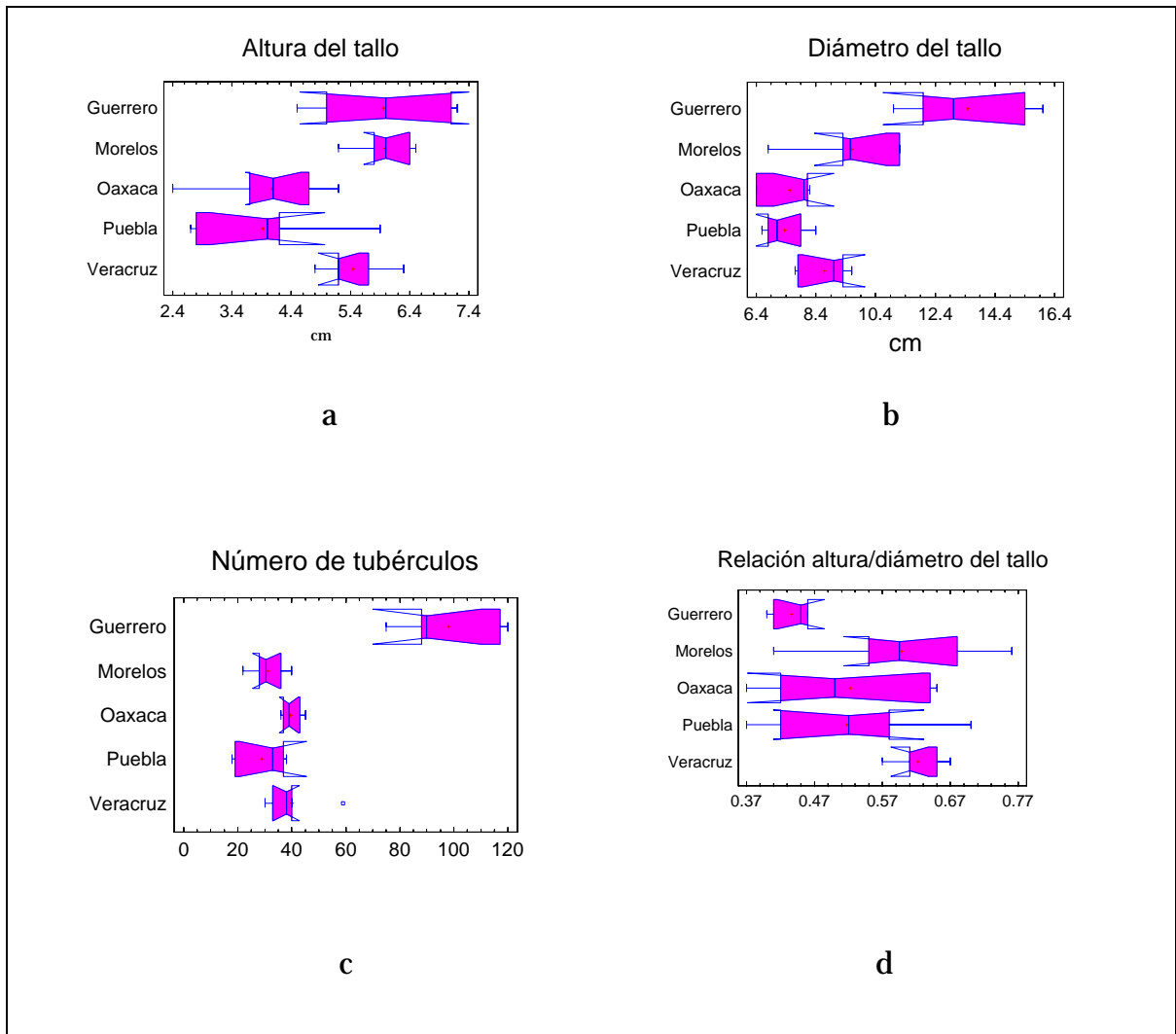
Los ejemplares de Oaxaca (*C. retusa* subsp. *retusa*) se caracterizan por poseer los tallos más pequeños, cuya altura está comprendida entre 2.5 a 5.2 cm (fig. 21a). *C. bumamma* (Guerrero) tiene la mayor amplitud en diámetro del tallo (11 a 16 cm) en relación con *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y a *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Morelos, Puebla y Veracruz) (fig. 21b).

El mayor número de tubérculos (75-120) se encontró en *Coryphantha bumamma* (Guerrero) y difiere significativamente de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y de *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Morelos, Puebla y Veracruz) (fig. 21c).

La relación longitud/diámetro del tallo distingue a *Coryphantha bumamma* (Guerrero) de *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Morelos, Puebla y Veracruz); sin embargo, no existen diferencias significativas entre *C. bumamma* y *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) (fig. 21d). Asimismo, *C. retusa* subsp. *retusa* se caracteriza por presentar un color verde-amarillento en la epidermis, característica que es posible observarla también en algunos ejemplares de la localidad de Veracruz (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) (cuadro 8).

**Cuadro 8.** Comparación de caracteres vegetativos cualitativos entre localidades.

Localidad: taxón	Guerrero <i>Coryphantha bumamma</i>	Morelos <i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	Oaxaca <i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>	Puebla <i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	Veracruz <i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>
Hábito	solitario, a raramente agrupado	solitario, a raramente agrupado	solitario, a veces dicótomo	solitario a raramente agrupado	solitario a raramente agrupado
Tallo	cortamente cilíndrico, verde oscuro	globoso, verde oscuro	globoso verde amarillento	globoso, verde oscuro	globoso, verde oscuro a amarillento
Tubérculos	anchamente acorazonados, ascendentes, obtusos, base anchamente decurrente	anchamente acorazonados, ascendentes, obtusos, base anchamente decurrente	angostamente acorazonados, difusos, agudos, base angostamente decurrente	angosta y anchamente acorazonados, difusos, base agudos, base angostamente decurrente	anchamente acorazonados, ascendentes, obtusos, base anchamente decurrente
Areolas	elípticas, subapicales	elípticas, subapicales	elípticas, subapicales	anchamente elípticas, apicales	anchamente elípticas, apicales
Espinas laterales	7-8, blancas	8-9, blanquecinas a pardas	12-14, blancas	7-10, blanquecinas a pardas	10-12, blanquecinas a pardas
Arreglo y consistencia de espinas laterales	semiaracnoide, rígidas, curvadas	semiaracnoide, rígidas, curvadas	pectinado, flexibles, con ligera curvatura	diamante, flexibles, curvadas	semiaracnoide, rígidas y flexibles, curvadas
Espinas subcentrales	ausentes	presentes o ausentes	ausentes	presentes	presentes
Forma de la espina inferior	prismática	prismática	cónica	cónica	prismática



**Fig. 21.** Variación en cuatro caracteres del tallo. Las cajas contienen el 50% de los valores. Las líneas que atraviesan las cajas indican la situación de la mediana. El símbolo + la media aritmética. Las líneas o bigotes que salen de las cajas representan los valores mínimos y máximos de los datos. Los picos conectados en los extremos de la caja señalan la proyección de los valores que generarían una caja simétrica. Los símbolos  $\boxtimes$  y  $\square$  marcan valores atípicos y atípicos extremos respectivamente.

**Tubérculos.** Existen diferencias significativas en la longitud del tubérculo entre los ejemplares de Oaxaca (*C. retusa* subsp. *retusa*) (0.82 a 1.4 cm) y los organismos de Morelos y Veracruz (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) (fig. 22a). La amplitud de este carácter observada en *C. bumamma* (Guerrero) (1.3 a 2.9 cm) contiene la variación total de las demás localidades (fig. 22a).

El ancho de la base de los tubérculos separa a *Coryphantha bumamma* de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y de *C. retusa* subsp. *elephantidens* (fig. 22b). También existen diferencias significativas entre los dos últimos taxones. *C. retusa*

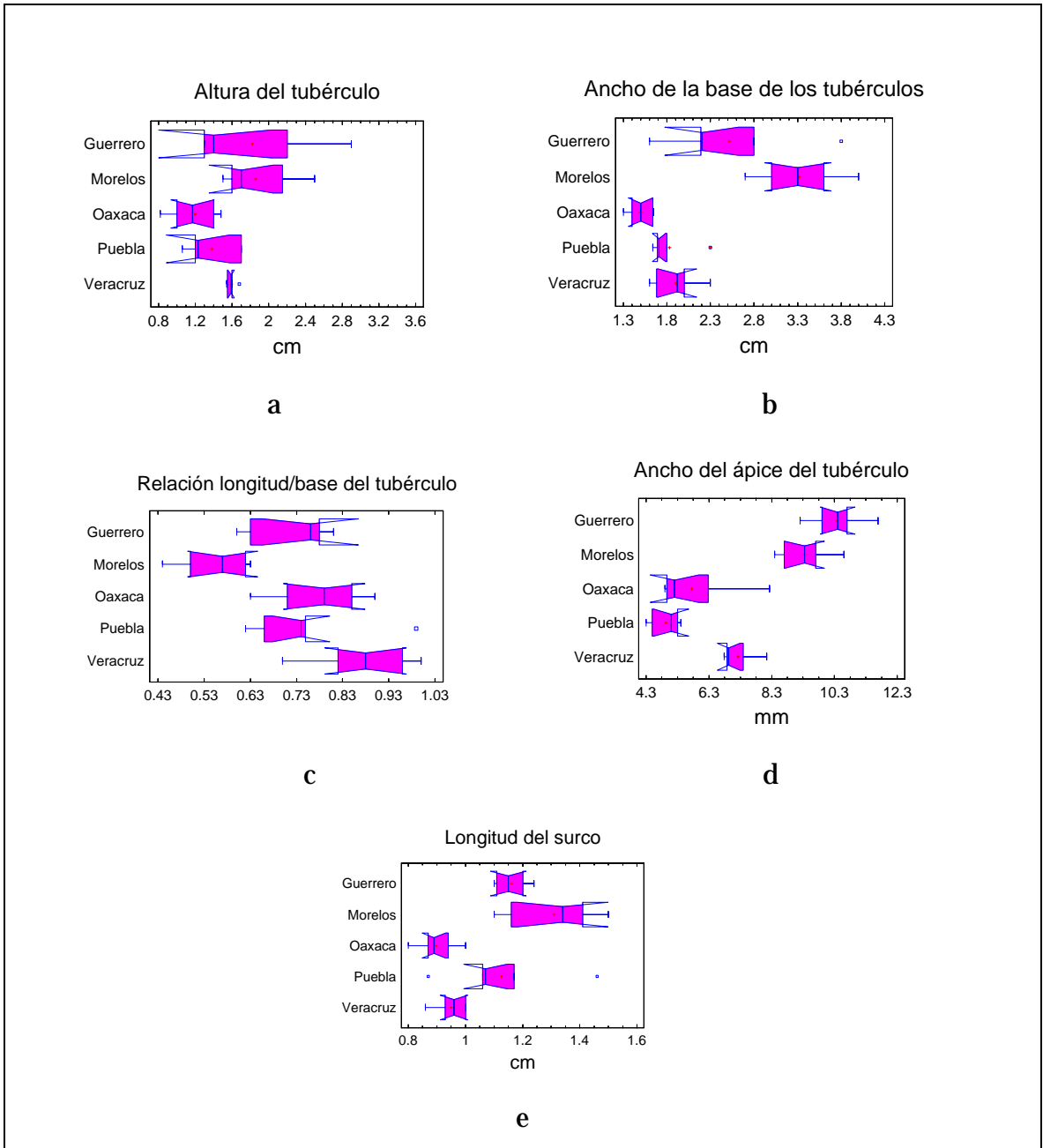
subsp. *elephantidens* presenta diferencias en este carácter entre la población de Morelos y las poblaciones de Puebla y Veracruz.

Sí consideramos en un sentido amplio la distribución geográfica de las localidades aquí analizadas de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* (Morelos, Puebla y Veracruz), entonces la relación altura/base del tubérculo es una variable que no permite separar a los taxones (fig. 22c). El ancho del ápice del tubérculo diferencia a *Coryphantha bumamma* (Guerrero) de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca). En *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* (Morelos, Puebla y Veracruz) existen diferencias significativas en las tres poblaciones analizadas, en este último carácter (fig. 22d).

En la longitud del surco, *Coryphantha retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) es significativamente diferente a *Coryphantha bumamma* (Guerrero) y *C. retusa* subsp. *elephantidens*; además este último taxón muestra diferencias en las tres poblaciones estudiadas (Morelos, Puebla y Veracruz) (fig. 22e). Los intervalos de variación de este carácter agrupan a *C. bumamma* y *C. retusa* subsp. *elephantidens* en las poblaciones de Morelos y Puebla (figura 22e).

La forma de la base de los tubérculos generalmente es anchamente decurrente, a excepción de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* en la localidad de Puebla y *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca), que tienen una base angostamente decurrente (cuadro 8). La forma del ápice de los tubérculos muestra una relación con la forma de la base de los mismos, de manera que, una base angostamente decurrente está asociada con un ápice agudo y una anchamente decurrente con un ápice obtuso (cuadro 8). La forma anchamente acorazonada de los tubérculos en corte transversal está presente en *C. bumamma* (Guerrero) y *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Morelos y Veracruz), pero en la localidad de Puebla, esta última subespecie muestra un aspecto angostamente acorazonado al igual que *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) (cuadro 8 y fig. 4).

La posición de los tubérculos en relación con el eje de la planta es difuso (fig. 5a) en *Coryphantha bumamma* (Guerrero) y en las poblaciones de Morelos y Veracruz de *C. retusa* subsp. *elephantidens*. En *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) este carácter es ascendente (fig. 5b), al igual que en la población de Puebla de *C. retusa* subsp. *elephantidens* (cuadro 8).



**Fig. 22.** Variación de cinco caracteres del tubérculo. Las cajas contienen el 50% de los valores. Las líneas que atraviesan las cajas indican la situación de la mediana. El símbolo + la media aritmética. Las líneas o bigotes que salen de las cajas representan los valores mínimos y máximos de los datos. Los picos conectados en los extremos de la caja señalan la proyección de los valores que generarían una caja simétrica. Los símbolos  $\boxtimes$  y  $\square$  marcan valores atípicos y atípicos extremos respectivamente.

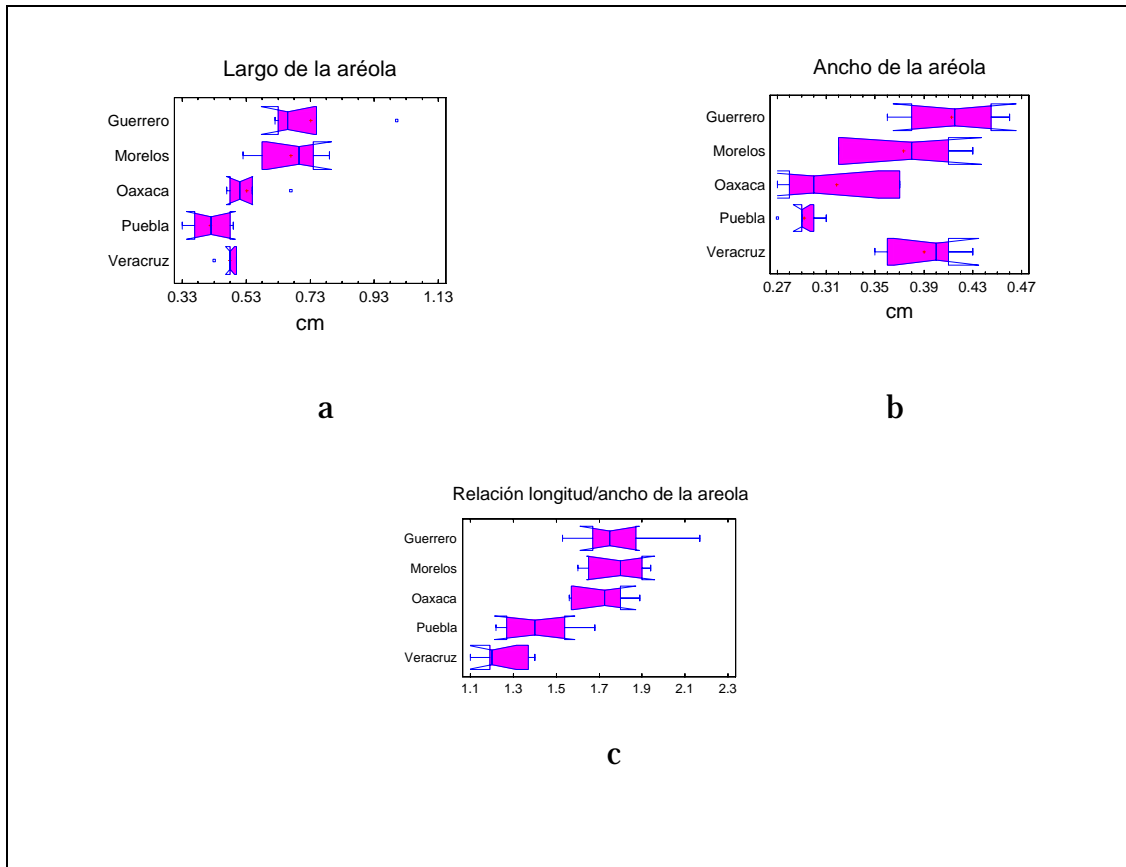
**Aréolas.** La longitud de la aréola separa a *Coryphantha bumamma* (Guerrero), que posee las aréolas más largas (0.62 a 1.0 cm) de las cinco poblaciones analizadas. No obstante, en la localidad de Morelos de *C. retusa* subsp. *elephantidens* (0.52 a 0.79 cm) se presentan aréolas cuya longitud no permite diferenciar ambos taxones (fig. 23a). Las poblaciones de *C. retusa* subsp. *elephantidens* con aréolas más cortas corresponden a Puebla (0.33 a 0.49 cm) y Veracruz (0.43 a 0.51 cm) y exhiben en este carácter una amplia variación. *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) posee aréolas cuya longitud (0.47 a 0.67 cm) le permite separarse de *C. bumamma* y de *C. retusa* subsp. *elephantidens* en sus poblaciones de Morelos y Puebla, pero no de Veracruz (fig. 23a).

Hay diferencias significativas en el ancho de la aréola entre *Coryphantha bumamma* (Guerrero) y *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca). Las variaciones de este carácter en las poblaciones de Morelos y Veracruz de *C. retusa* subsp. *elephantidens* forman un conjunto con *C. bumamma*. Asimismo, las poblaciones de Morelos y Puebla de *C. retusa* subsp. *elephantidens* se agrupan con *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) (fig. 23b).

La relación longitud/ancho de la aréola no permite separar ningún taxón (fig. 23c). Asimismo, es notable la diferencia significativa que existe entre la población de Morelos con las poblaciones de Puebla y Veracruz de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* (fig. 23c). En las poblaciones de Puebla y Veracruz de *C. retusa* subsp. *elephantidens*, la forma de la aréola es anchamente elíptica, mientras que en Morelos es elíptica. *C. bumamma* y *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) poseen aréolas elípticas (cuadro 8). La posición de la aréola con respecto al tubérculo es subapical en *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y apical en *C. bumamma* (Guerrero). En *C. retusa* subsp. *elephantidens* se encuentran ambas condiciones de este carácter, así en Puebla prevalece la forma subapical y en Morelos y Veracruz la apical (cuadro 8).

**Espinas.** El número de espinas totales muestra que hay diferencias entre *Coryphantha bumamma* (Guerrero), con un intervalo de variación de siete a ocho, y *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) cuyo rango está comprendido entre 12 y 14 espinas. No hay diferencias entre las poblaciones de Morelos y Puebla de *C. retusa*

subsp. *elephantidens*, pero si entre sus localidades de Morelos y Veracruz. (fig. 24a).



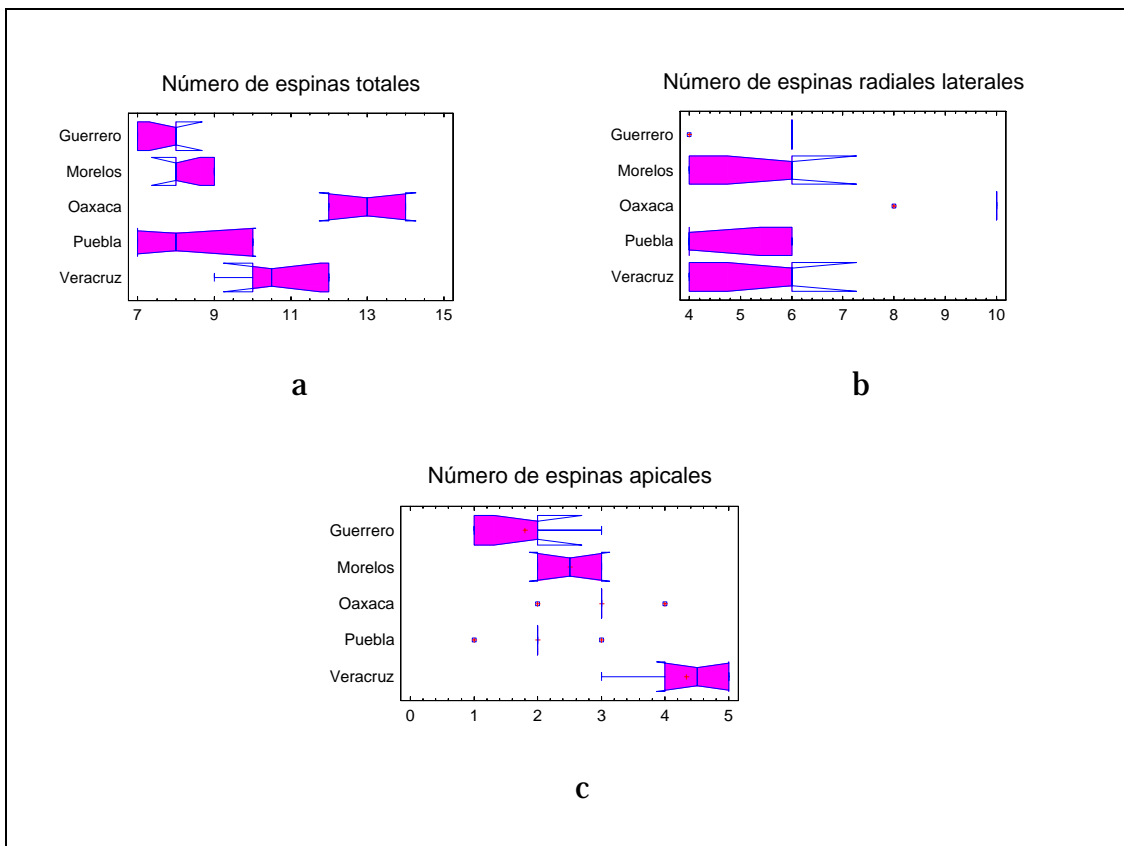
**Fig. 23.** Variación en longitud, ancho y relación longitud/ancho de la aréola. Las cajas contienen el 50% de los valores. Las líneas o bigotes que atraviesan las cajas indican la situación de la mediana. El símbolo + la media aritmética. Las líneas que salen de las cajas representan los valores mínimos y máximos de los datos. Los picos conectados en los extremos de la caja señalan la proyección de los valores que generarían una caja simétrica. Los símbolos  $\boxtimes$  y  $\boxplus$  marcan valores atípicos y atípicos extremos respectivamente.

El número de espinas radiales laterales es constante en *Coryphantha bumamma* (Guerrero) y corresponde a seis. En *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) es de diez. No existen diferencias de este carácter entre las poblaciones de Morelos, Puebla y Veracruz (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) que pueden presentar de cuatro o seis espinas (fig. 24b). El número de espinas apicales es un carácter que no separa a los taxones analizados; así, *C. bumamma* posee espinas apicales que varían de una a tres, *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) dos a cuatro y *C. retusa* subsp.



*elephantidens* en la localidad de Morelos dos a tres, en Puebla una a tres y en Veracruz de tres a cinco (fig. 24c).

Asimismo, sólo ejemplares de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* de las poblaciones de Puebla y Veracruz presentan espinas subcentrales. Los organismos de Puebla (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) se caracterizaron por poseer espinas basales adpresas (fig. 9a y cuadro 8), en cambio, *C. bumamma* (Guerrero), *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y especímenes de *C. retusa* subsp. *elephantidens* de las poblaciones de Morelos y Veracruz tienen espinas curvadas (fig. 9b y cuadro 8), aunque en esta última población también se presentan espinas adpresas.

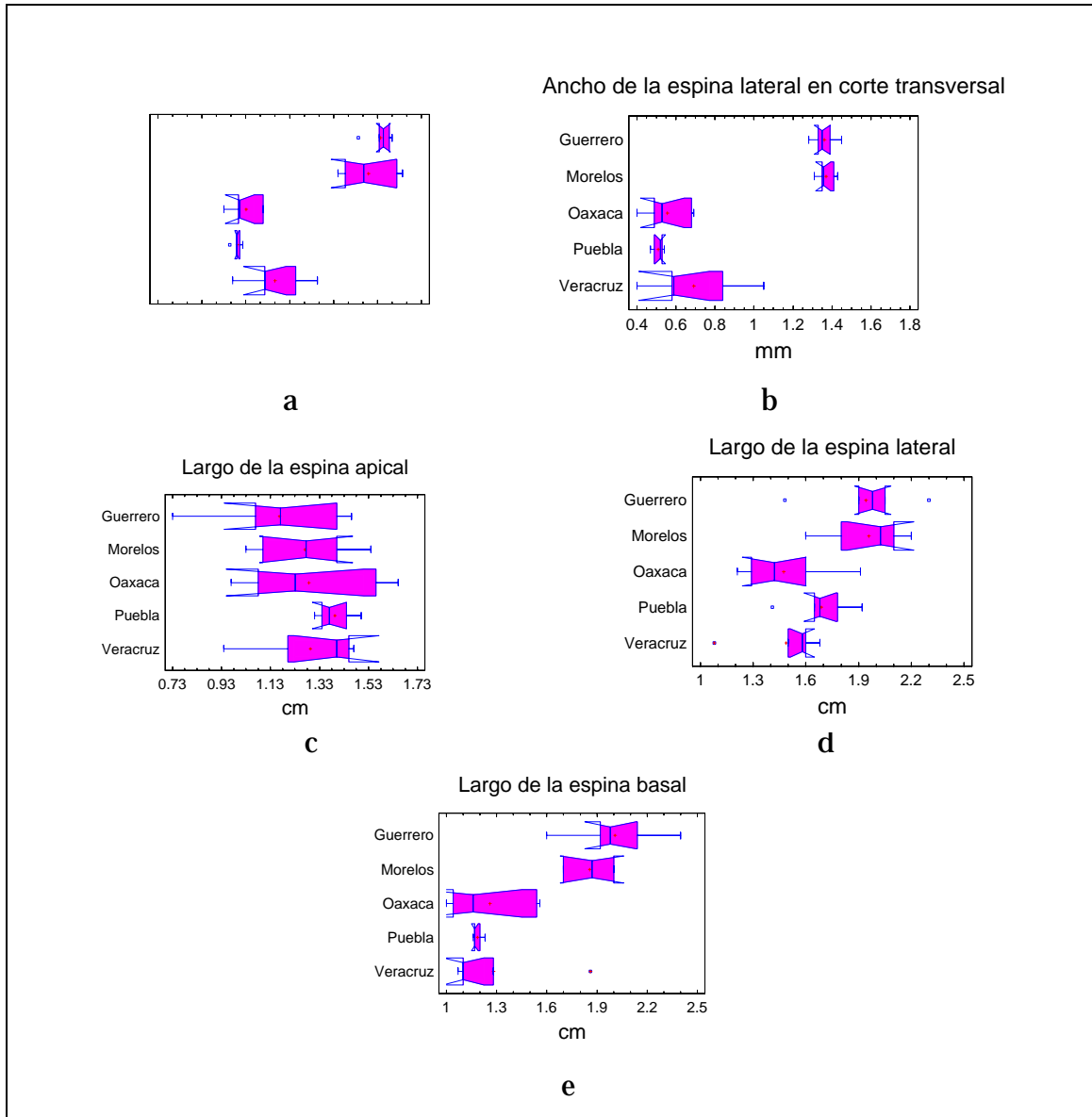


**Fig. 24.** Variación en el número de espinas totales, laterales y apicales. Las cajas contienen el 50% de los valores. Las líneas que atraviesan las cajas indican la situación de la mediana. El símbolo + la media aritmética. Las líneas o bigotes que salen de las cajas representan los valores mínimos y máximos de los datos. Los picos conectados en los extremos de la caja señalan la proyección de los valores que generarían una caja simétrica. Los símbolos  $\boxtimes$  y  $\square$  marcan valores atípicos y atípicos extremos respectivamente.

Las espinas laterales de *Coryphantha retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) se caracterizan por presentar una ligera curvatura, en tanto que las mismas espinas en las demás localidades son curvadas. El arreglo de estas espinas sigue un patrón semiaracnoide en *C. bumamma* (Guerrero) y *C. retusa* subsp. *elephantidens* en las poblaciones de Morelos y Veracruz y de diamante en *C. retusa* subsp. *elephantidens* en la localidad de Puebla. *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) presenta un arreglo pectinado de estas espinas. La espina inferior tiene una forma prismática en *C. bumamma* (Guerrero), *C. retusa* subsp. *elephantidens* en la población de Morelos y predominantemente en Veracruz; la condición cónica se observa en Puebla (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) y Oaxaca (*C. retusa* subsp. *retusa*) (cuadro 8).

Existen diferencias en la longitud de la espina inferior en corte transversal entre *Coryphantha bumamma* (Guerrero) (1.37 a 1.60 mm) y *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) (0.45 a 0.69 mm). Las poblaciones de Morelos (1.23 a 1.67 mm), Puebla (0.49 a 0.54mm) y Veracruz (0.51 a 1.09 mm) de *C. retusa* subsp. *elephantidens* presentan diferencias significativas que permiten separar las poblaciones de este taxón (fig. 25a). Asimismo, el ancho de la espina inferior en corte transversal discrimina a *C. bumamma* (Guerrero) (1.28 a 1.45 mm) de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) (0.40 a 0.69 mm); sin embargo, este carácter sólo agrupa a dos poblaciones de *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Puebla y Veracruz) (fig. 25b).

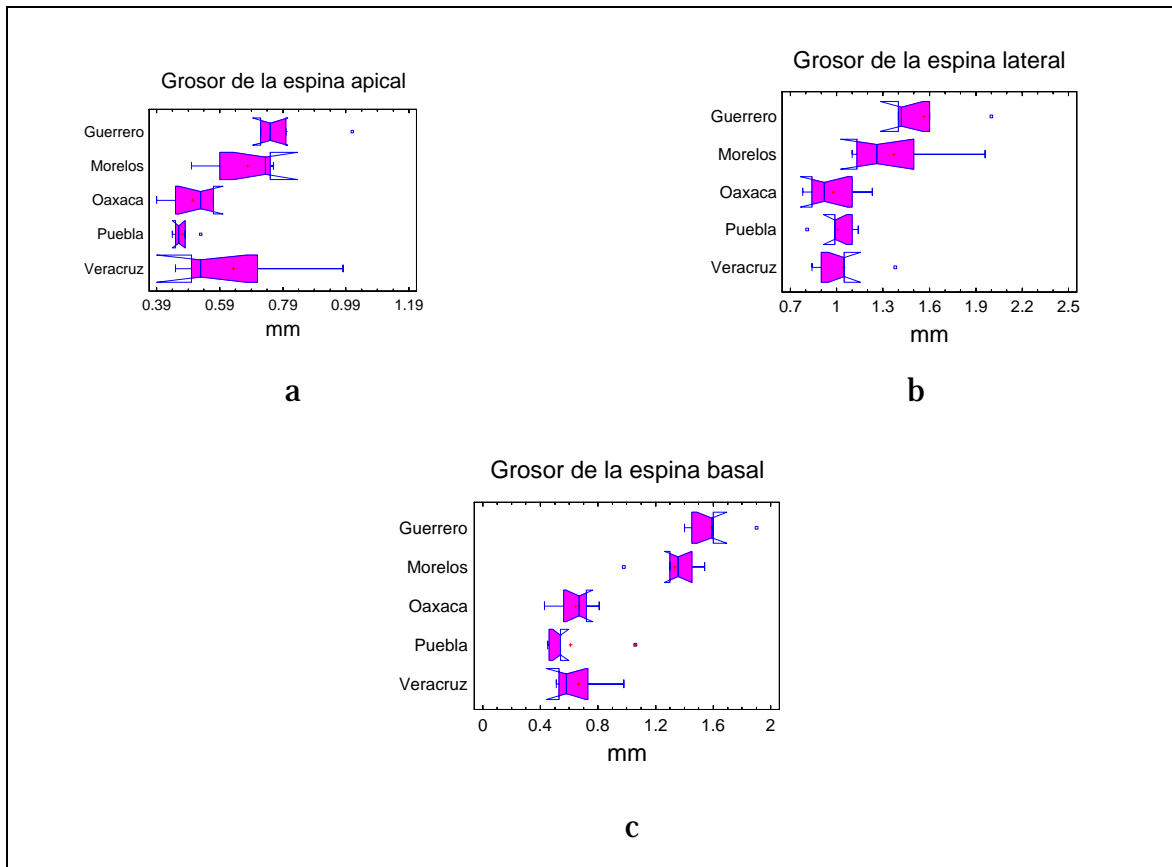
La longitud de la espina apical es un carácter que conjunta a los tres taxones (*Coryphantha bumamma*, *C. retusa* subsp. *elephantidens* y *C. retusa* subsp. *retusa*) al no existir diferencias significativas (fig. 25c). La longitud de la espina lateral separa a *C. bumamma* (Guerrero) (1.48 a 2.3 cm) de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) (1.2 a 1.6 cm). *C. retusa* subsp. *elephantidens* en su población de Morelos (1.6 a 2.2 mm), presenta las longitudes mayores y establece diferencias significativas con los organismos de Puebla (1.41 a 1.92 cm) y Veracruz (1.08 a 1.91 cm) correspondientes al mismo taxón (fig. 25d).



**Fig. 25.** Variación de las longitudes de diversas espinas. Las cajas contienen el 50% de los valores. Las líneas que atraviesan las cajas indican la situación de la mediana. El símbolo + la media aritmética. Las líneas o bigotes que salen de las cajas representan los valores mínimos y máximos de los datos. Los picos conectados en los extremos de la caja señalan la proyección de los valores que generarían una caja simétrica. Los símbolos  $\boxtimes$  y  $\square$  marcan valores atípicos y atípicos extremos respectivamente.

La espina de menor longitud para *C. bumamma* (Guerrero) y *C. retusa* subsp. *elephantidens* en la población de Morelos es la apical, así como para la mayoría de los organismos de Oaxaca (*C. retusa* subsp. *elephantidens*), mientras que para los individuos de Puebla y Veracruz (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) la espina inferior es más corta. La longitud de la espina inferior distingue a *C.*

*bumamma* (Guerrero) (1.6 a 2.4 cm) de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) (1.0 a 1.54 cm); Por otro lado, *C. retusa* subsp. *elephantidens* forma dos grupos, uno constituido por la población de Morelos (1.7 a 2.0 cm) y otro por Puebla (1.16 a 1.32 cm) y Veracruz (1.1 a 1.38 cm) cuyas longitudes son menores (fig. 25e).



**Fig. 26.** Variaciones de grosor de diferentes espinas. Las cajas contienen el 50% de los valores. Las líneas que atraviesan las cajas indican la situación de la mediana. El símbolo + la media aritmética. Las líneas o bigotes que salen de las cajas representan los valores mínimos y máximos de los datos. Los picos conectados en los extremos de la caja señalan la proyección de los valores que generarían una caja simétrica. Los símbolos x y □ marcan valores atípicos y atípicos extremos respectivamente.

Existen diferencias significativas en el grosor de la espina apical entre *Coryphantha bumamma* (Guerrero) (0.72 a 1.01 mm) y *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) (0.45 a 0.57 mm). *C. retusa* subsp. *elephantidens* difiere estadísticamente entre las poblaciones de Morelos y Puebla (fig. 26a). No hay diferencias de este carácter entre *C. retusa* subsp. *retusa* y *C. retusa* subsp. *elephantidens* entre las

poblaciones de Puebla y Veracruz. El grosor de la espina lateral segrega a *C. bumamma* (Guerrero) (1.4 a 2.0 mm) de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) (0.78 a 1.1 mm). No hay diferencias entre *C. bumamma* y la población de Morelos de *C. retusa* subsp. *elephantidens*, como tampoco existen entre *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y *C. retusa* subsp. *elephantidens* (fig. 26b).

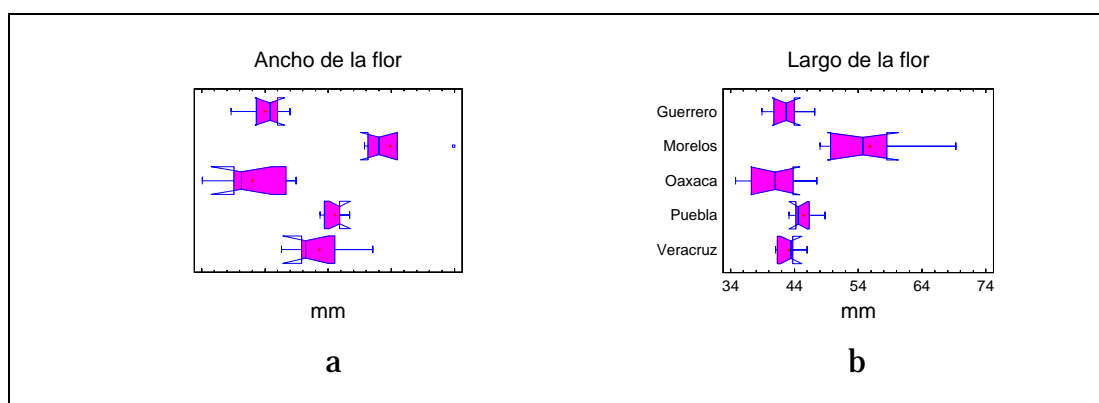
El grosor de la espina inferior separa a *C. bumamma* (Guerrero) (1.4 a 1.9 mm) de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) (0.56 a 0.81 mm). *C. retusa* subsp. *elephantidens* muestra diferencias entre la población de Morelos (0.98 a 1.5 mm) con espinas más gruesas y las de Puebla (0.45 a 1.0 mm) y Veracruz (0.51 a 0.98 mm) con espinas más delgadas (fig. 26c). Las espinas laterales de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y *C. retusa* subsp. *elephantidens* en la población de Puebla son flexibles, en tanto que en *C. bumamma* (Guerrero) y en *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Morelos) son rígidas. En Veracruz (*C. retusa* subsp. *elephantidens*), se presentan espinas con consistencia flexible y rígida. *C. bumamma* (Guerrero) y *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) se caracterizan por presentar espinas laterales de color blanco, mientras que *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Morelos, Puebla y Veracruz) varían de blanco-amarillentas a pardas (cuadro 8).

**Flores.** Las flores más anchas (61.3 a 67.8 mm) y largas (48 a 62.3 mm) se encontraron en los ejemplares de Morelos correspondientes a *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens*. Ambas características diferencian esta localidad de las restantes (fig. 27a, b). No hay diferencias en el ancho de la flor entre *C. bumamma* (Guerrero) y *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca). En las poblaciones de *C. retusa* subsp. *elephantidens*, existe una distinción de este atributo entre el conjunto integrado por Puebla y Veracruz con respecto a la localidad de Morelos (fig. 27a).

Contrariamente, la longitud de la flor une a *Coryphantha bumamma* (Guerrero), *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y *C. retusa* subsp. *elephantidens* en las poblaciones de Puebla y Veracruz (fig. 27b). El color observado en las flores de *C. bumamma* (Guerrero), *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y *C. retusa* subsp. *elephantidens* en la población de Veracruz es predominantemente amarillo; no obstante, esporádicamente se presentan tonalidades rosadas o blanquecinas (figs.

38, 39 y 40). En Morelos (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) las flores generalmente son de color rosado aunque excepcionalmente es posible observar tonos rosados-blanquecinos hasta amarillentos (fig. 39). En Puebla (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) los ejemplares poseen flores cuyo color varía de blanquecino a rosado pálido (fig. 40). La población de Veracruz de *C. retusa* subsp. *elephantidens* presenta flores amarillas en diferentes tonalidades (fig. 41), al igual que *C. retusa* subsp. *retusa* (fig. 42).

Los petaloides en *Coryphantha. bumamma* (Guerrero) y *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Puebla y Veracruz) tienen ápice fimbriado; en *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) es apiculado, pseudoapiculado y bidentado y ambos estados de carácter se manifiestan en las poblaciones de Morelos (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) (cuadro 9).



**Fig. 27.** Variación del ancho y largo de la flor. Las cajas contienen el 50% de los valores. Las líneas que atraviesan las cajas indican la situación de la mediana. El símbolo + la media aritmética. Las líneas o bigotes que salen de las cajas representan los valores mínimos y máximos de los datos. Los picos conectados en los extremos de la caja señalan la proyección de los valores que generarían una caja simétrica. Los símbolos ⊠ y □ marcan valores atípicos y atípicos extremos respectivamente.

Existen diferencias significativas en la longitud del pericarpelo entre *Coryphantha bumamma* (Guerrero) (10.5 a 11.9 mm) y *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) (9.2 a 11.1 mm). Las tres poblaciones (Morelos, Puebla y Veracruz) de *C. retusa* subsp. *elephantidens* son diferentes entre sí en relación con este carácter (fig. 28a). El ancho del pericarpelo distingue a *C. bumamma* (Guerrero) (5.0 a 5.6 mm) de las poblaciones de Morelos (5.27 a 6.0 mm) y Puebla (5.5 a 6.5 mm) de *C.*

*retusa* subsp. *elephantidens* pero no de Oaxaca (*C. retusa* subsp. *retusa*) (4.9 a 6.3 mm) y Veracruz (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) (4.7 a 5.9 mm) (fig. 28b). El grosor de la pared del pericarpelo separa a *C. bumamma* (Guerrero) (1.1 a 1.7 mm) de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) (1.2 a 1.44 mm) y de *C. retusa* subsp. *elephantidens* en la población de Veracruz (1.7 a 2.0 mm). La población de Puebla, *C. retusa* subsp. *elephantidens* forma un continuo de variación entre Morelos (1.57 a 1.98 mm) y Veracruz (1.77 a 2.0 mm) (fig. 28c).

**Cuadro 9.** Relación comparativa de caracteres reproductivos entre poblaciones de diferentes localidades.

Localidad	Guerrero	Morelos	Oaxaca	Puebla	Veracruz
Taxón	<i>Coryphantha bumamma</i>	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>
Color de los tépalos interiores	amarillentos	rosados	amarillentos	blanquecinos	amarillentos
Ápice del petaloide	fimbriado	apiculado, pseudoapiculado, bidentado	apiculado, pseudoapiculado bidentado	fimbriado	fimbriado
Color de la garganta	rojiza	rojiza	amarillenta	verde parduzca a rojiza	amarillenta
Color de los filamentos	amarillentos, rosados	rojizos	amarillentos rojizos a rosados	rojizos	amarillentos
Color del estilo	amarillento	rojizo a rosado	amarillento	rojizo a rosado	amarillento
Color de los lóbulos del estigma	amarillentos	rosado-amarillentos	amarillentos	amarillentos	amarillentos

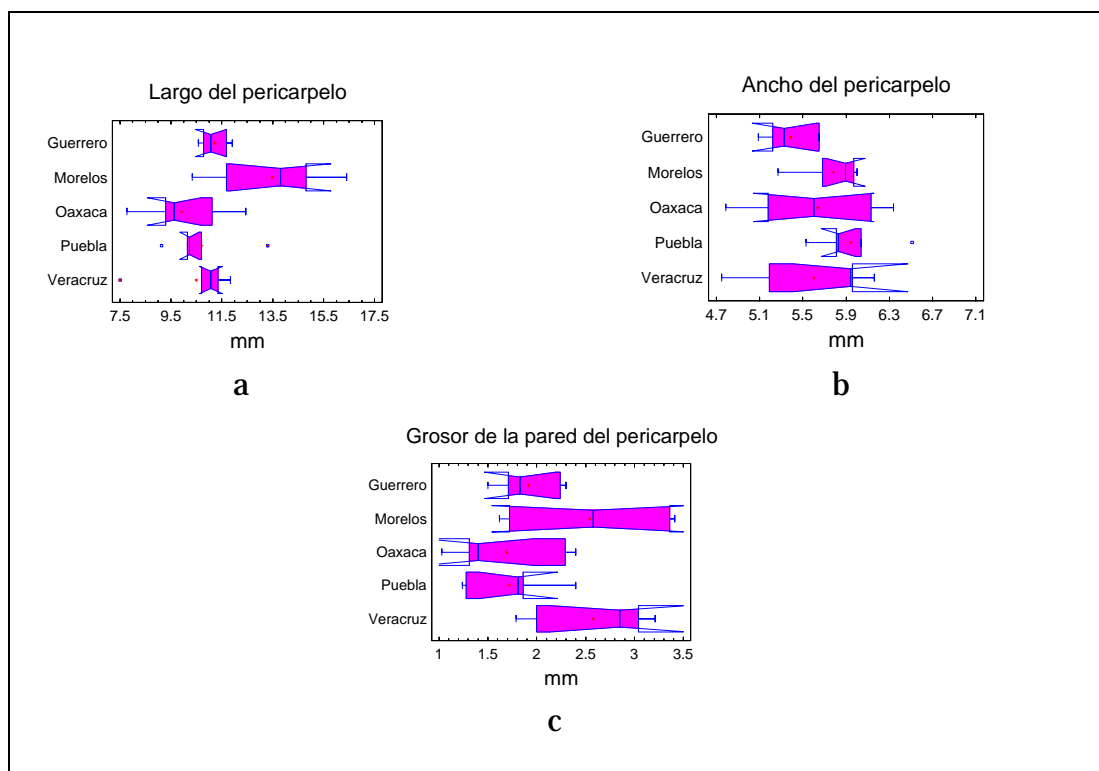
El intervalo de variación en la longitud del ovario de *Coryphantha bumamma* (Guerrero) incluye a *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y a *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Morelos, Puebla y Veracruz); aunque en este último taxón las poblaciones de diferentes localidades muestran diferencias entre sí (fig. 29a).

El ancho del ovario agrupa a las tres poblaciones (Morelos, Puebla y Veracruz) de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens*. No hay diferencias entre dos de las localidades (Morelos y Puebla) de *C. retusa* subsp. *elephantidens* y *C. bumamma* (Guerrero). Asimismo, *C. bumamma* es diferente de *C. retusa* subsp. *retusa*, esta última difiere de *C. retusa* subsp. *elephantidens* de las poblaciones de Morelos y Veracruz (fig. 29b). El ancho de la base del tubo receptacular establece diferencias entre *C. bumamma* (Guerrero) (7.18 a 7.95 mm) y *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) (5.70 a 7.02 mm). Este carácter sólo agrupa a dos poblaciones (Morelos y Puebla) de *C. retusa* subsp. *elephantidens*, mismas que no tienen diferencias con *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) (fig. 29c).

El ancho de la parte superior del tubo receptacular forma un continuo entre las poblaciones (fig. 29d). No hay diferencias en la longitud del tubo receptacular entre los tres taxones, aunque existe una distinción entre la población de Morelos con respecto a las poblaciones de Puebla y Veracruz de *C. retusa* subsp. *elephantidens* (fig. 29e). El grosor de la pared del tubo receptacular agrupa a *C. bumamma* (Guerrero), *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y a dos poblaciones (Morelos y Puebla) de *C. retusa* subsp. *elephantidens*. La población de Veracruz (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) es diferente a *C. bumamma* (Guerrero), *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y a la población de Puebla de *C. retusa* subsp. *elephantidens* (fig. 29f).

La longitud de la columna distingue a *Coryphantha bumamma* (Guerrero) de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca). Las tres poblaciones (Morelos, Puebla y Veracruz) de *C. retusa* subsp. *elephantidens* se diferencian significativamente entre sí, y la variación en este carácter les permite agruparse para el caso de Morelos con *C. bumamma* (Guerrero) y para Puebla con *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) (fig. 30a). La longitud de la porción distal estéril del pericarpelo separa a *C. bumamma* (Guerrero) (0.75 a 1.0 mm) de los otros dos taxones; no hay diferencias entre *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y las poblaciones de Morelos y Puebla de *C. retusa* subsp. *elephantidens* (fig. 30b). No existen diferencias significativas entre los tres taxones en la longitud del estilo que sobrepasa a los filamentos (fig. 30c). En la longitud de las escamas sólo hay separación entre la población de Puebla (1.51 a 4.39 mm) y Veracruz (1.8 a 2.8 mm) de *C. retusa* subsp. *elephantidens* (fig. 30d).

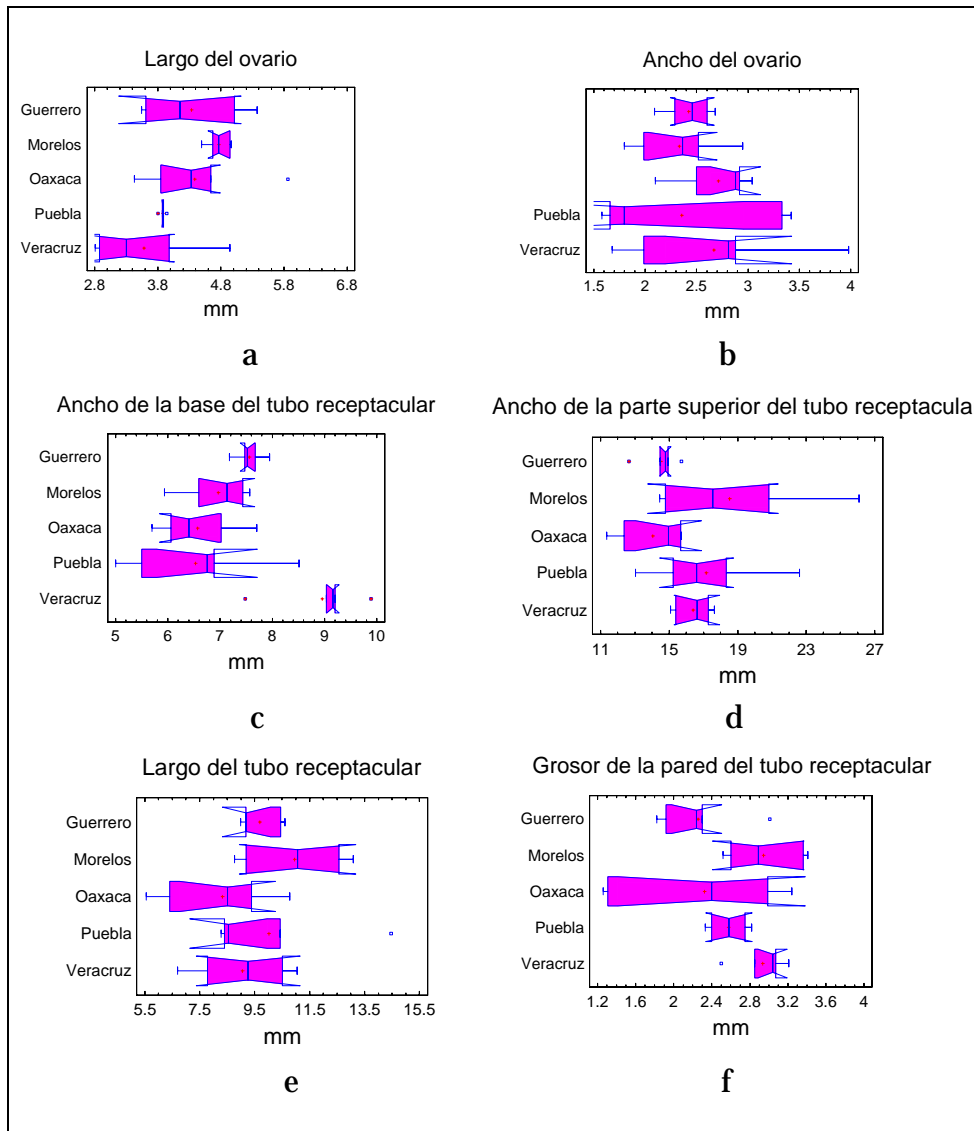




**Fig. 28.** Variación en la longitud, ancho y grosor del pericarpelo. Las cajas contienen el 50% de los valores. Las líneas que atraviesan las cajas indican la situación de la mediana. El símbolo + la media aritmética. Las líneas o bigotes que salen de las cajas representan los valores mínimos y máximos de los datos. Los picos conectados en los extremos de la caja señalan la proyección de los valores que generarían una caja simétrica. Los símbolos  $\boxtimes$  y  $\square$  marcan valores atípicos y atípicos extremos respectivamente.

El color de la garganta es rojizo en Morelos (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) y predominantemente en Guerrero (*C. bumamma*); amarillento en Oaxaca (*C. retusa* subsp. *retusa*) y Veracruz (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) y verde parduzco a rojizo en Puebla (*C. retusa* subsp. *elephantidens*). El color de los filamentos en Morelos y Puebla (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) es rojizo, mientras que en Veracruz (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) y en algunos ejemplares de Guerrero (*C. bumamma*) es de tonalidad amarillenta; en Oaxaca (*C. retusa* subsp. *retusa*) son mayoritariamente amarillentos-rojizos a rosados, color que también suele presentarse en Guerrero (*C. bumamma*). No hay diferencias en la longitud de los filamentos entre *C. bumamma* (Guerrero), *C. retusa* subsp. *retusa* y la población

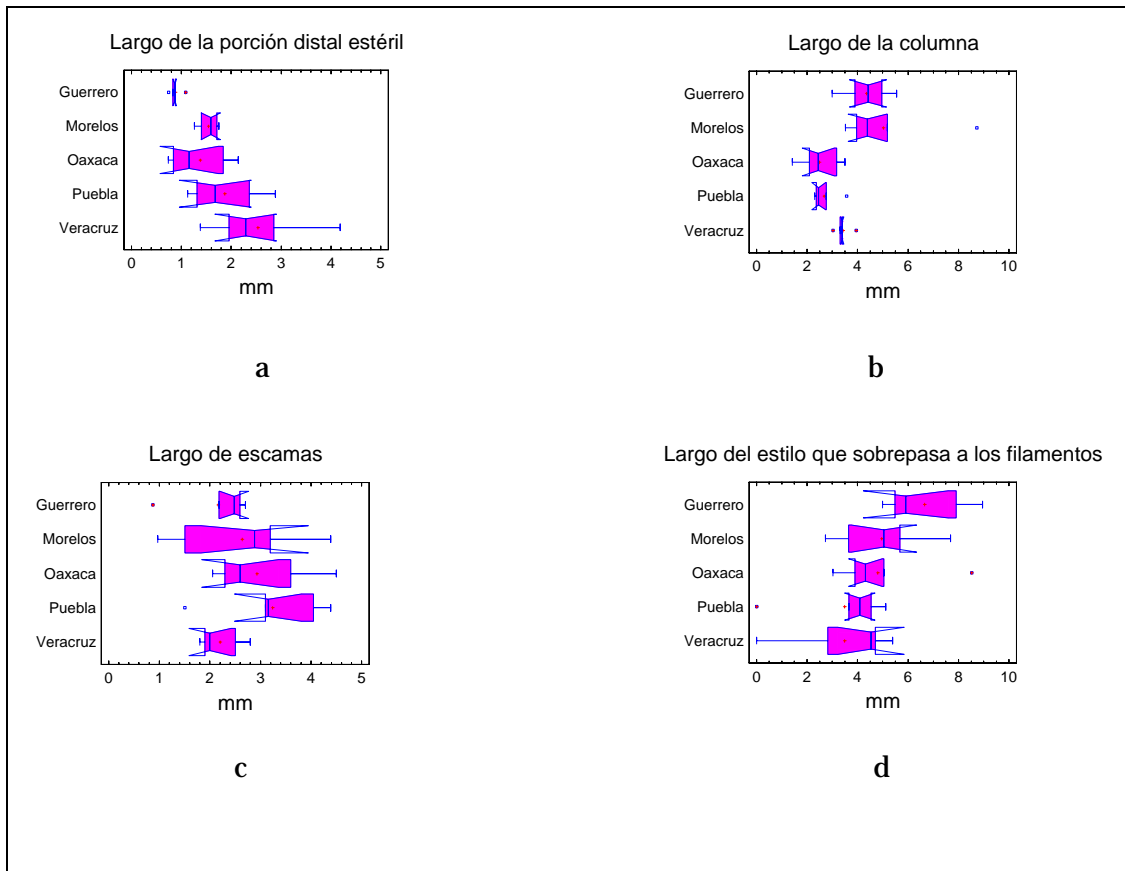
de Veracruz de *C. retusa* subsp. *elephantidens*. La localidad de Veracruz es diferente de Puebla pero no se distingue de Morelos (fig. 31a).



**Fig. 29.** Variaciones en la longitud y ancho del ovario y tubo receptacular. Las cajas contienen el 50% de los valores. Las líneas que atraviesan las cajas indican la situación de la mediana. El símbolo + la media aritmética. Las líneas o bigotes que salen de las cajas representan los valores mínimos y máximos de los datos. Los picos conectados en los extremos de la caja señalan la proyección de los valores que generarían una caja simétrica. Los símbolos  $\boxtimes$  y  $\square$  marcan valores atípicos y atípicos extremos respectivamente.

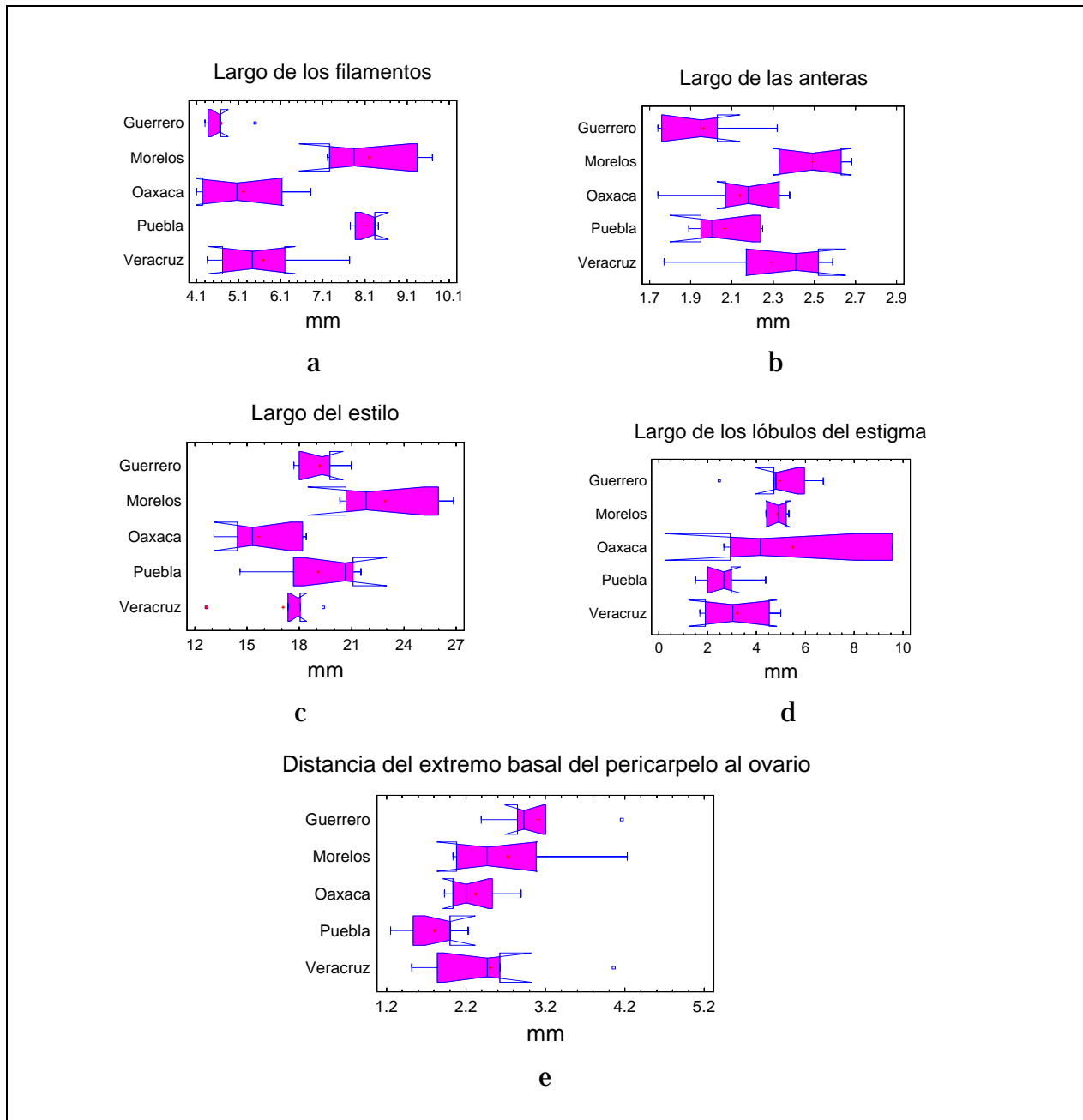
La longitud de las anteras no diferencia a *C. bumamma* (Guerrero) de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca), como tampoco se distingue de *C. retusa* subsp.

*elephantidens* en la población de Puebla, que a su vez muestra diferencias con la población de Morelos (fig. 31b).



**Fig. 30.** Variación en las longitudes de columna, porción distal estéril del pericarpelo, porción del estilo que sobrepasa a los filamentos y escamas. Las cajas contienen el 50% de los valores. Las líneas que atraviesan las cajas indican la situación de la mediana. El símbolo + la media aritmética. Las líneas o bigotes que salen de las cajas representan los valores mínimos y máximos de los datos. Los picos conectados en los extremos de la caja señalan la proyección de los valores que generarían una caja simétrica. Los símbolos  $\boxtimes$  y  $\square$  marcan valores atípicos y atípicos extremos respectivamente.

La longitud del estilo segrega a *Coryphantha bumamma* (Guerrero) de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca); las tres poblaciones (Morelos, Puebla y Veracruz) de *C. retusa* subsp. *elephantidens* muestran un comportamiento heterogéneo; así, mientras que no hay diferencias entre las poblaciones de Morelos y Puebla con Guerrero (*C. bumamma*), sí existen entre la población de Veracruz y Guerrero (*C. bumamma*) y entre las poblaciones de Morelos y Veracruz (fig. 31c).



**Fig. 31.** Variación en longitud de los filamentos, anteras, estilo, lóbulos del estigma y distancia del extremo basal a la cámara ovárica. Las cajas contienen el 50% de los valores. Las líneas que atraviesan las cajas indican la situación de la mediana. El símbolo + la media aritmética. Las líneas o bigotes que salen de las cajas representan los valores mínimos y máximos de los datos. Los picos conectados en los extremos de la caja señalan la proyección de los valores que generarían una caja simétrica. Los símbolos  $\boxtimes$  y  $\square$  marcan valores atípicos y atípicos extremos respectivamente.

El color del estilo en Morelos y Puebla (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) es rojizo a rosado y en Guerrero (*C. bumamma*), Oaxaca (*C. retusa* subsp. *retusa*) y

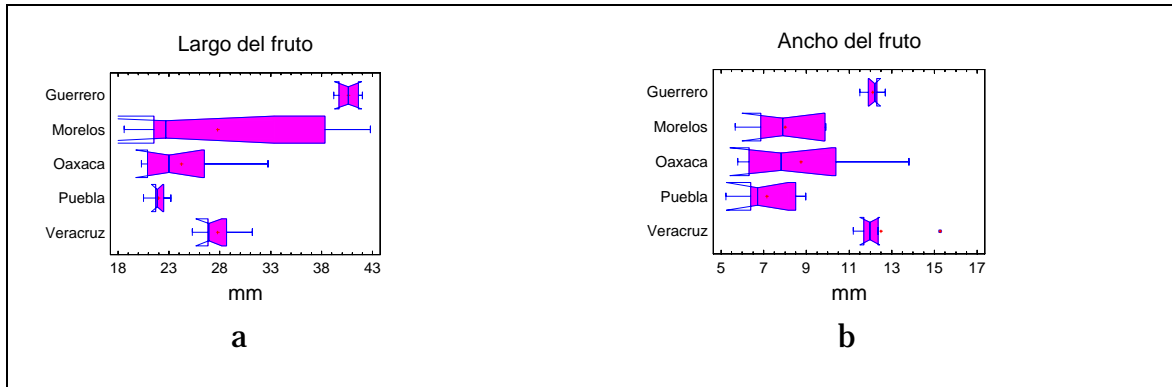
Veracruz (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) es amarillento. La longitud de los lóbulos del estigma establece un grupo conformado por Puebla y Veracruz (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) que es significativamente diferente de *C. bumamma* (Guerrero) y de la población de Morelos (*C. retusa* subsp. *elephantidens*). *C. retusa* subsp. *retusa* posee el mayor intervalo de variación para este carácter y recapitula por un lado la variación de *C. bumamma* (Guerrero) y la población de Morelos (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) y por el otro a las poblaciones de Puebla y Veracruz (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) (fig. 31d).

Los colores de los lóbulos del estigma varían de amarillentos en Guerrero (*Coryphantha bumamma*), Oaxaca (*C. retusa* subsp. *retusa*), Puebla y Veracruz (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) a rosado-amarillentos en Morelos (*C. retusa* subsp. *elephantidens*). La distancia que existe del extremo basal del pericarpelo al ovario indica que *C. bumamma* (Guerrero) es sólo diferente de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y de las poblaciones de Puebla y Veracruz (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) (fig. 31e).

**Fruto.** Existen diferencias significativas en la longitud del fruto entre *C. bumamma* (Guerrero) (39.2 a 42 mm) y *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Morelos, Puebla y Veracruz). *C. retusa* subsp. *retusa* no muestra diferencias con las poblaciones de Morelos y Puebla de *C. retusa* subsp. *elephantidens* (fig. 32a). El ancho del fruto es un carácter que separa a *C. bumamma* (Guerrero) (11.5 a 12.7 mm) de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) (6.31 a 10.38 mm) y de las poblaciones de Morelos y Puebla de *C. retusa* subsp. *elephantidens*. Estas poblaciones a su vez presentan diferencias con la población de Veracruz del mismo taxón (fig. 32b).

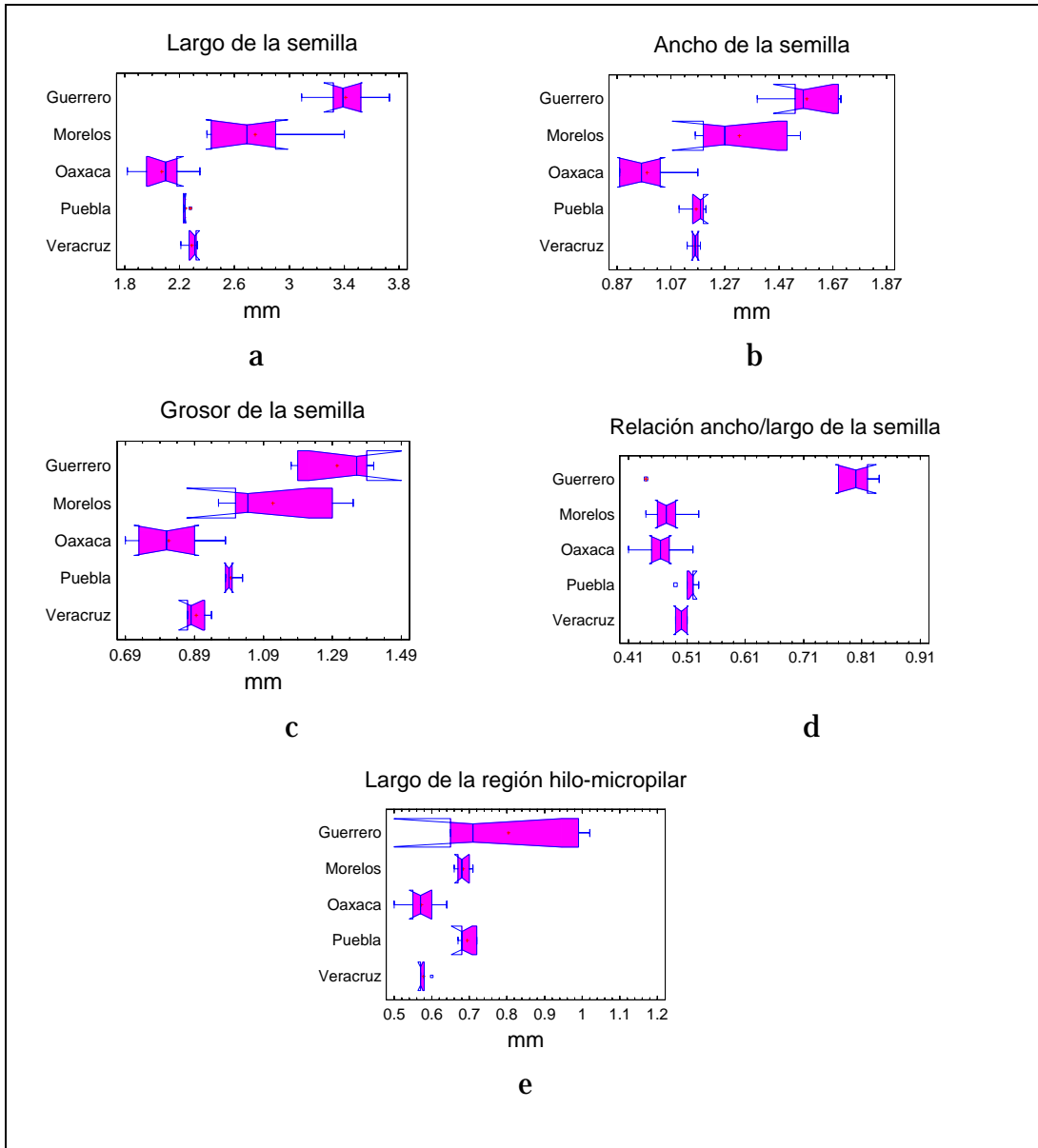
**Semilla.** Las semillas de todas las localidades son reticuladas y de color pardo rojizas. Su longitud separa a todos los taxones (fig. 33a). Las variaciones más amplias se observaron en la población de Morelos (*Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens*), que además es significativamente diferente a las poblaciones de Puebla y Veracruz correspondientes al mismo taxón (fig. 33a). Contrariamente, el ancho de la semilla agrupa a todas las poblaciones de *C. retusa* subsp.

*elephantidens* (Morelos, Puebla y Veracruz). *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) se distingue en este carácter de *C. bumamma* (Guerrero) y de las tres poblaciones de *C. retusa* subsp. *elephantidens*. A su vez *C. bumamma* (Guerrero) es diferente de *C. retusa* subsp. *elephantidens* en las poblaciones de Puebla y Veracruz (fig. 33b).



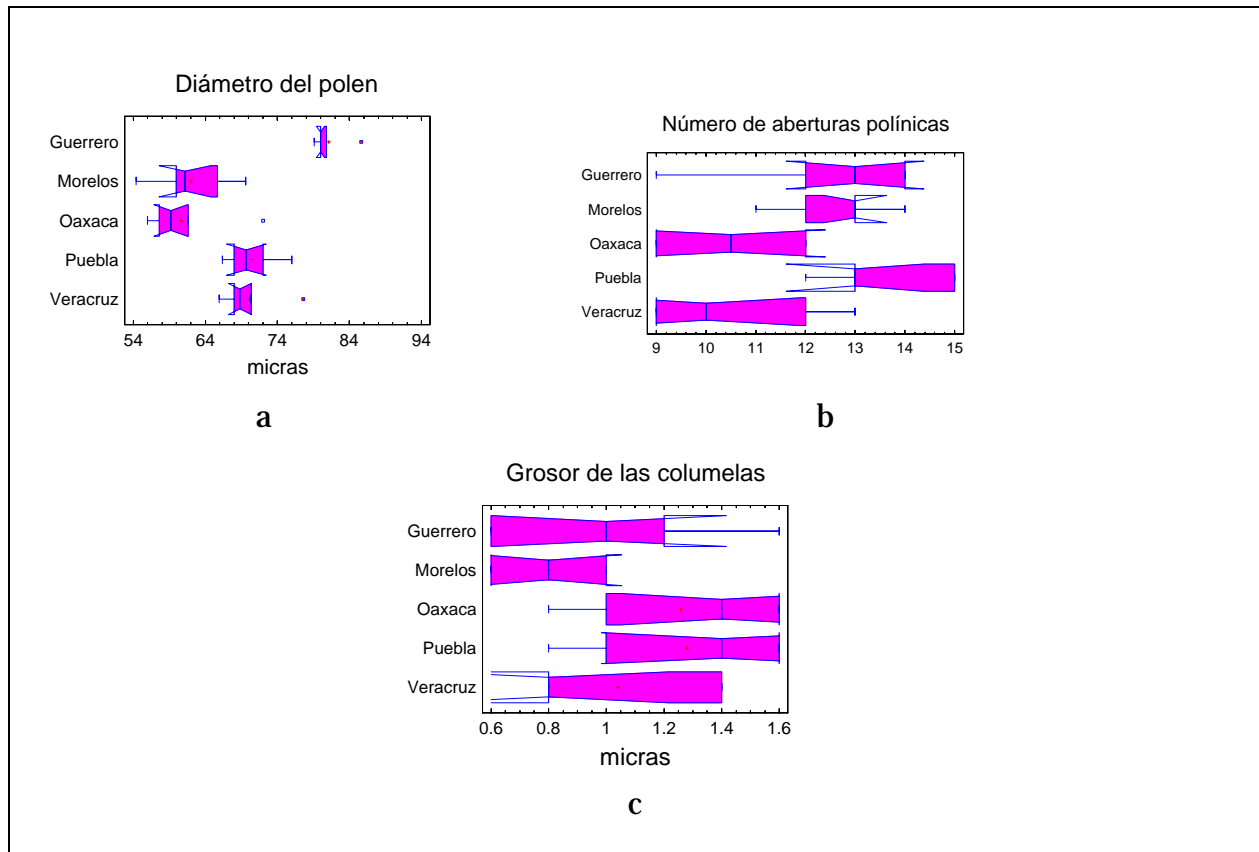
**Fig. 32.** Variaciones en longitud y ancho del fruto. Las cajas contienen el 50% de los valores. Las líneas que atraviesan las cajas indican la situación de la mediana. El símbolo + la media aritmética. Las líneas o bigotes que salen de las cajas representan los valores mínimos y máximos de los datos. Los picos conectados en los extremos de la caja señalan la proyección de los valores que generarían una caja simétrica. Los símbolos ☒ y ☐ marcan valores atípicos y atípicos extremos respectivamente.

El grosor de la semilla separa a *Coryphantha bumamma* (Guerrero) de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y de las poblaciones de Puebla y Veracruz de *C. retusa* subsp. *elephantidens* (fig. 33c); *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) es distinta en este carácter de *C. bumamma* y de *C. retusa* subsp. *elephantidens* en sus tres poblaciones (fig. 29c). La relación ancho/largo de la semilla diferencia notablemente a *C. bumamma* (Guerrero) (0.44 a 0.84 mm) de las otras localidades; una a las poblaciones de Morelos y Veracruz de *C. retusa* subsp. *elephantidens* con *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca). Este último taxón conjuntamente con las dos poblaciones antes mencionadas se diferencian de la población de Puebla de *C. retusa* subsp. *elephantidens* (fig. 33d).



**Fig. 33.** Variaciones en el largo, ancho, grosor; relación ancho/largo de la semilla y longitud de la región hilo-micropilar. Las cajas contienen el 50% de los valores. Las líneas que atraviesan las cajas indican la situación de la mediana. El símbolo + la media aritmética. Las líneas o bigotes que salen de las cajas representan los valores mínimos y máximos de los datos. Los picos conectados en los extremos de la caja señalan la proyección de los valores que generarían una caja simétrica. Los símbolos  $\boxtimes$  y  $\square$  marcan valores atípicos y atípicos extremos respectivamente.

La longitud de la región hilo-micropilar (RHM), que es muy variable en *Coryphantha bumamma* (Guerrero) (0.65 a 1.02 mm) la une con las demás poblaciones (fig. 29e). *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) se diferencia de las poblaciones de Morelos y Puebla de *C. retusa* subsp. *elephantidens* y se agrupa con la población de Veracruz (fig. 33e).



**Fig. 34.** Variaciones en el diámetro del polen, número de aberturas y grosor de las columelas. Las cajas contienen el 50% de los valores. Las líneas que atraviesan las cajas indican la situación de la mediana. El símbolo + la media aritmética. Las líneas o bigotes que salen de las cajas representan los valores mínimos y máximos de los datos. Los picos conectados en los extremos de la caja señalan la proyección de los valores que generarían una caja simétrica. Los símbolos  $\boxtimes$  y  $\square$  marcan valores atípicos y atípicos extremos respectivamente.

**Polen.** El diámetro del polen separa a *Coryphantha bumamma* (Guerrero) (79.1 a 85.6  $\mu\text{m}$ ) de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Morelos, Puebla y Veracruz); sin embargo, no existen diferencias entre *C. retusa*



subsp. *retusa* y la población de Morelos de *C. retusa* subsp. *elephantidens* (fig. 34a).

La variación en el número de aberturas es continua y agrupa a todos los taxones (fig. 34b). Tampoco hay diferencias en el grosor de las columelas entre *Coryphantha bumamma* (Guerrero) y *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y las poblaciones de *C. retusa* subsp. *elephantidens*. Únicamente existe diferencia entre *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y la población de Morelos de *C. retusa* subsp. *elephantidens* (fig. 34c).

Las muestras polínicas revisadas de *Coryphantha bumamma* (Guerrero), *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Morelos, Puebla y Veracruz) y *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) poseen una forma esferoidal, apolar y con simetría radiosimétrica (figs. 35, 36 y 37). El tipo de abertura que presentan los granos de polen de todos los taxones es pericollado. La exina es subtectada, reticulada y homoheterobrocada (figs. 35, 36 y 37). Los granos de polen de estos taxones se dispersan unitariamente por lo que su asociación pertenece al tipo de mónadas. La relación del ancho de la sexina-nexina es de 3:1 en *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Morelos, Puebla y Veracruz) y *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y de 4:1 en *C. bumamma* (Guerrero). Las características cuantitativas del polen de estos taxones se resumen en el cuadro 10.

**Cuadro 10.** Resumen de características palinológicas cuantitativas de los taxones analizados.

ejemplar	taxón	diámetro polínico (µm)	No de aberturas	ancho de la exina (µm)	diámetro de la lúmina (µm)	ancho del muro (µm)	ancho de la columela (µm)
BV568	<i>Coryphantha bumamma</i>	80.8 (78.3-82.5) *	12	4.0	1.0	1.0	1.2
BV570	<i>C. bumamma</i>	79.1 (72.9-88.1)	13	4.0	1.0	1.4	0.6
BV603	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	69.6 (55.8-72.0)	12	3.2	1.0	1.0	0.8
BV608	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	76.0 (73.2-78.5)	15	3.2	1.0	1.0	0.8
BV930	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	70.4 (68.2-73.0)	9	3.2	2.4	1.0	1.4
BV931	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	54.4 (50.4-57.8)	11	3.2	2.8	0.8	0.6
BV932	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	72.0 (68.8-74.9)	15	3.2	2.4	1.0	1.0
BV934	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	60.8 (56.2-64.7)	13	3.2	0.8	1.2	0.6
BV936	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	65.7 (54.4-69.6)	13	3.2	0.8	1.2	0.6
BV937	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	68.0 (65.8-72.3)	13	3.2	2.4	1.2	1.6
BV938	<i>C. bumamma</i>	80.0 (77.8-83.2)	9	4.0	2.4	1.4	0.6
BV939	<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>	59.3 (55.7-62.7)	9	3.2	0.8	1.2	1.4
BV940	<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>	57.6 (54.1-60.5)	9	3.2	1.0	1.2	1.6
BV941	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	68.0 (65.8-72.5)	9	3.2	2.4	1.0	1.4
BV945	<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>	72.0 (66.3-75.9)	11	3.2	2.4	1.2	1.0
BV950	<i>C. bumamma</i>	80.0 (77.9-83.3)	14	4.0	2.4	1.4	1.6
BV951	<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>	61.6 (58.4-64.8)	10	3.2	0.8	1.2	1.6
BV953		85.6 (81.6-87.8)	14	4.0	2.4	1.2	1.0

	<i>C. bumamma</i>						
BV954	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	66.4 (63.2-68.4)	13	3.2	1.0	1.2	1.4
BV955	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	69.6 (65.9-72.3)	12	3.2	2.8	0.8	1.0
BV963	<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>	59.2 (56.8-63.4)	11	3.2	2.4	1.2	1.4
BV970	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	61.6 (58.7-64.7)	13	3.2	2.8	1.2	1.0
BV975	<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>	56.0 (53.7-60.1)	12	3.2	2.4	1.2	0.8
BV983	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	68.8 (65.3-71.6)	13	3.2	1.0	1.4	0.8
BV987	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	65.9 (62.8-68.0)	12	3.2	1.0	1.2	0.8
BV988	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	77.6 (74.6-79.3)	9	3.2	1.0	1.4	0.8
BV993	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	60.0 (56.6-65.8)	14	3.2	2.8	1.2	1.0
BV997	<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>	59.2 (55.3-63.2)	12	3.2	1.0	1.2	1.0
UG2000	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	59.7 (54.5-63.9)	14	3.2	2.8	1.2	1.0

\* El diámetro del polen corresponde a la media aritmética. Los valores entre paréntesis pertenecen al diámetro mínimo y máximo. Los asignados a los restantes caracteres representan los datos más frecuentes.

## DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA

Con base en el agrupamiento obtenido de la figura 17, se delimitan en este estudio tres taxones. *Coryphantha bumamma* claramente definida por caracteres morfológicos esta circunscrita al estado de Guerrero. *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* posee la distribución más amplia y abarca los estados de Guanajuato, Morelos, Oaxaca, Puebla, Veracruz y Zacatecas; finalmente, *Coryphantha retusa* subsp. *retusa* se distribuye en Oaxaca. Las distribuciones antes señaladas corresponden a los estados en cuyas localidades se registraron datos para este estudio, y fueron complementadas y comparadas con los datos y registros fotográficos de diversas fuentes bibliográficas (Schumann, 1898; Gold, 1967a y b; Glass, 1968; Bravo-Hollis, 1970; Bremer, 1973 y 1980b; Martínez, 1985; Reppenhagen 1985; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Endañu y López 1997; Quezada *et al.* 2000; Dicht y Luthy, 2005) y con observaciones personales

realizadas en campo. El cuadro 11 y fig. 43 muestran la distribución general de los diferentes taxones.

**Cuadro 11.** Distribución general de los taxones.

Taxón	Estados
<i>Coryphantha bumamma</i>	Gro.
<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	Ags., Gto., Gro., Jal., Mich., Mor., Oax., Pue., Ver., Zac.
<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>	Pue., Oax.

De la información geográfica recopilada en las diferentes localidades (cuadro 12) se desprende que en el intervalo comprendido entre los 16 y 22° de latitud se encuentran distribuidas las poblaciones analizadas en este estudio. Entre los 17 y 18° se distribuye *Coryphantha bumamma* en bosque tropical caducifolio, sobre pequeñas mesetas o en las partes planas de lomeríos, con altitudes menores a los 1200 metros.

*Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* esta distribuida entre los 16° de latitud en San Pedro Totolapan, Oaxaca y los 22° en Tepetongo, Zacatecas. Se desarrolla sobre pastizal, bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo, en terrenos prácticamente planos y en altitudes comprendidas entre los 1000 y 2200 metros (cuadro 12).

*Coryphantha retusa* subsp. *retusa*, cuya distribución se encuentra entre los 16 y 17°, prospera en pastizales con palmar, pastizal con elementos de bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo, preferentemente sobre planicies y en altitudes entre los 1500 y 2050 metros (cuadro 12).

La distribución del grupo estudiado se circunscribe básicamente al reino Neotropical; no obstante, en el cuadro 13 se muestra que el reino Holártico también participa. El taxón con más amplia distribución es *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* ya que se encuentra en dos regiones florísticas, de acuerdo con Rzedowski (1978): Mesoamericana de Montaña y Xerofítica Mexicana. *Coryphantha bumamma* y *Coryphantha retusa* subsp. *retusa* se distribuyen sólo en la región Mesoamericana de Montaña.

**Cuadro 12.** Datos geográficos y ecológicos de las localidades de los diferentes taxones.

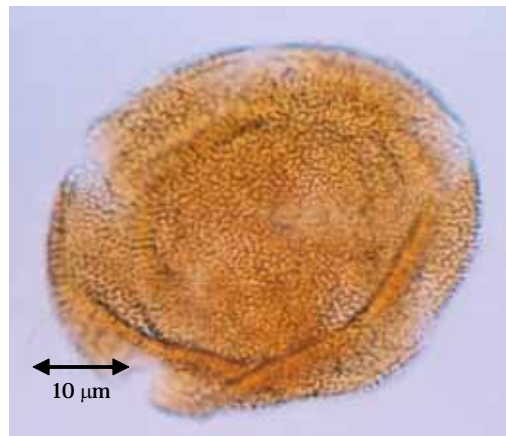
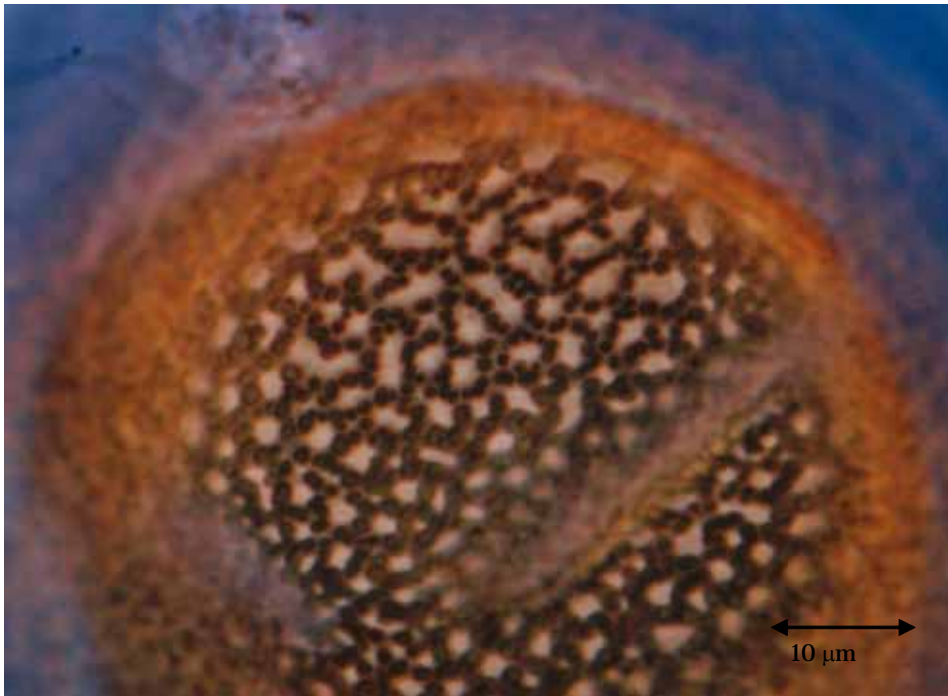
Localidad	Taxón relacionado	Latitud	Longitud	Altitud (m)	Tipo de Vegetación
30 km de Iguala, rumbo a Chilpancingo Gro.	<i>Coryphantha bumamma</i>	18° 01'	99° 32'	670	Bosque tropical caducifolio
Xochipala, Gro.	<i>C. bumamma</i>	17° 47'	99° 37'	1140	Bosque tropical caducifolio
Tepecoacuilco de Trujano, Gro.	<i>C. bumamma</i>	18° 11'	99° 41'	870	Bosque tropical caducifolio
Amogotillos, Mor.	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	18° 42'	98° 46'	1440	Pastizal
Campo Tenanguillo, Mor.	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	18° 42'	98° 45'	1450	Pastizal
Izúcar de Matamoros, Pue.	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	18° 33'	98° 26'	1330	Bosque tropical caducifolio
Acultzingo, Ver.	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	18° 44'	97° 16'	1595	Pastizal
Tepetongo, Zac.	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	22° 26'	103° 20'	2200	Pastizal con elementos de matorral xerófilo
San Pedro Totolapan, Oax.	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	16° 40'	96° 18'	1020	Bosque tropical caducifolio
Acámbaro, Gto.	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	20° 12'	100° 30'	1880	Matorral xerófilo
San Miguel Allende, Gto.	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	20° 54'	100° 44'	1910	Matorral xerófilo
Huajuapán de León, Oax.	<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>	17° 43'	97° 52'	1580	Pastizal con Palmar
Villa Díaz Ordaz, Oax.	<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>	16° 59'	96° 26'	1700	Pastizal con elementos de bosque tropical caducifolio
Nochixtlán, Oax.	<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>	17° 27'	97° 13'	2050	Matorral xerófilo

La provincia florística Depresión del Balsas alberga a dos taxones, aunque en diferentes estados. *Coryphantha bumamma* se distribuye en Guerrero y *C. retusa*

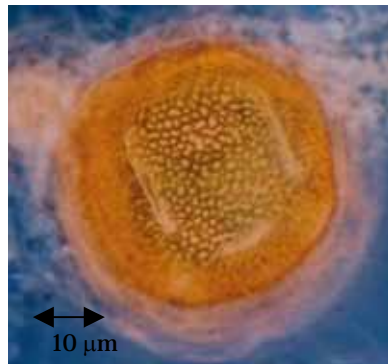
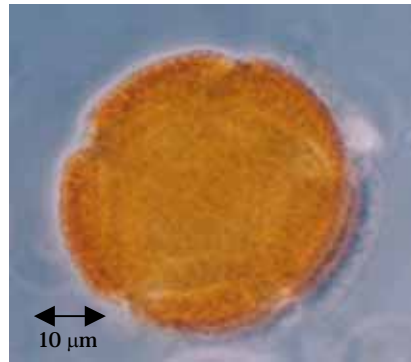
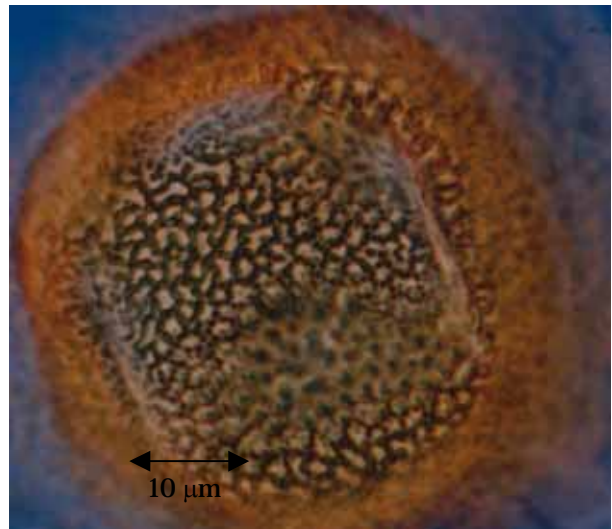
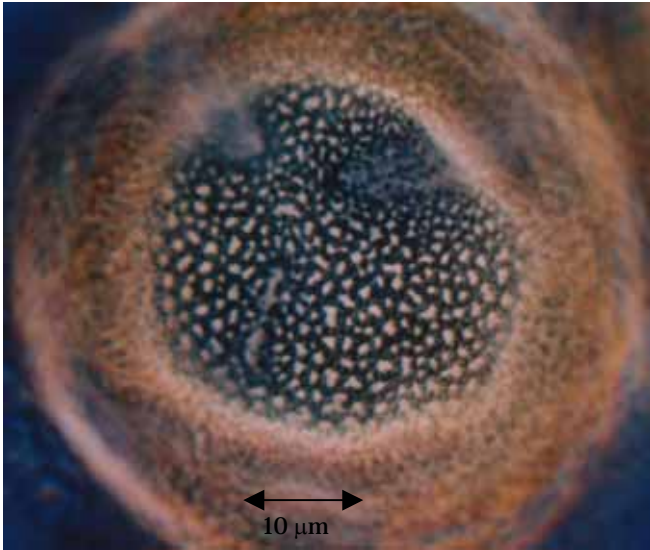
subsp. *elephantidens* en Jalisco y Michoacán. Asimismo, en las Serranías Meridionales se encuentran dos taxones: *C. retusa* subsp. *elephantidens* en Jalisco, Michoacán y Oaxaca y *C. retusa* subsp. *retusa* en Oaxaca (cuadro 13).

**Cuadro 13.** Regiones y provincias florísticas *sensu* Rzedowski (1978) donde se distribuyen los taxones.

Reino	Región		Provincia	Estado	Taxón asociado
Holártico y Neotropical	Mesoamericana Montaña	de	Sierra Madre Occidental	Zac., Jal.	<i>Coryphantha retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>
Holártico y Neotropical	Mesoamericana Montaña	de	Sierra Madre Oriental	Veracruz Puebla	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>
Holártico y Neotropical	Mesoamericana Montaña	de	Serranías Meridionales	Jalisco Michoacán	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>
Holártico y Neotropical	Mesoamericana Montaña	de	Serranías Meridionales	Oaxaca	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>
Holártico y Neotropical	Mesoamericana Montaña	de	Serranías Meridionales	Oaxaca	<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>
Neotropical	Xerofítica Mexicana		Altiplanicie	Jalisco Michoacán	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>
Neotropical	Xerofítica Mexicana		Depresión del Balsas	Morelos	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>
Neotropical	Xerofítica Mexicana		Depresión del Balsas	Jalisco Michoacán	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>
Neotropical	Xerofítica Mexicana		Depresión del Balsas	Guerrero	<i>C. bumamma</i>

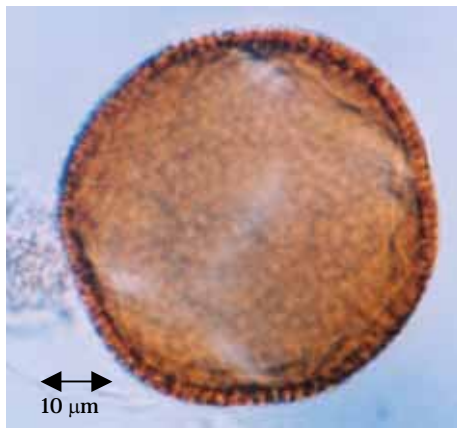
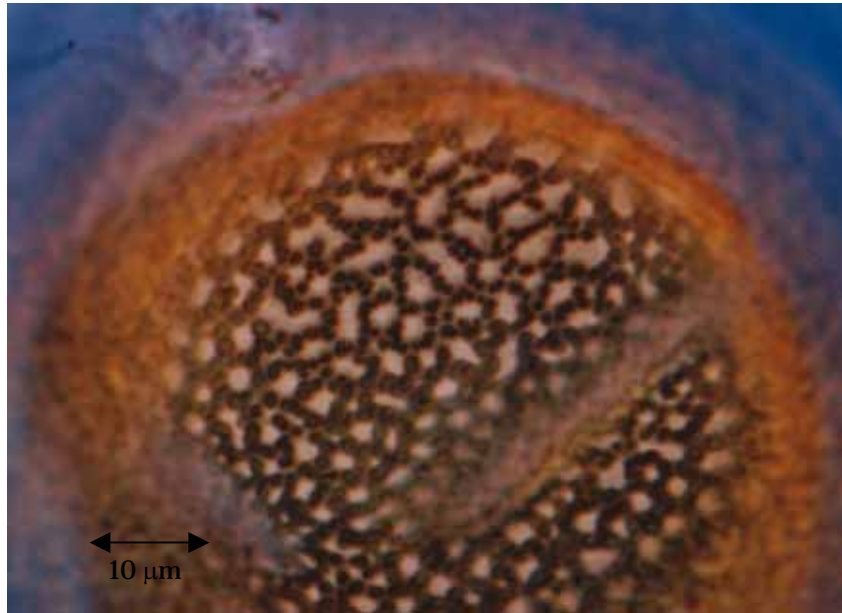


**Fig. 35. Polen de *Coryphantha bumamma* (C. Ehrenb.) Britton & Rose**



**Fig. 36. Polen de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* (Lem.)  
Vázquez-Ben. comb. nov.**





**Fig. 37. Polen de *Coryphantha retusa* (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. *retusa*.**



**Fig. 38. Variaciones en el color de las flores en *Coryphantha bumamma* (C. Ehrenb.) Britton & Rose.**





**Fig. 39. Variaciones en el color de las flores en *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* (Lem.) Vázq.-Ben. en la población de Morelos.**



**Fig. 40. Variaciones en el color de las flores en *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* (Lem.) Vázq.-Ben. en la población de Puebla.**





**Fig. 41. Variaciones en el color de las flores en *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* (Lem.) Vázq.-Ben. en la población de Veracruz.**



**Fig. 42. Variaciones en el color de las flores en *Coryphantha retusa* (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. *retusa*.**





**Fig. 43. Distribución general de los taxones**

- *Coryphantha bumamma* (C. Ehrenb.) Britton & Rose
- *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* (Lem.) Vázq.-Ben. **comb. nov.**
- *Coryphantha retusa* (Pfeiff.) Britton & Rose subsp. *retusa*

## ANÁLISIS EDAFOLÓGICO

Las localidades muestreadas presentan en general suelos poco profundos, de unos 20 cm en Tenanguillo, Morelos, Izúcar de Matamoros, Puebla y Acultzingo, Veracruz, sitios donde prospera *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens*. Asimismo, suelos de igual profundidad fueron observados en Huajuapán de León, Oaxaca, en el que se desarrolla *C. retusa* subsp. *retusa*. Suelos ligeramente más profundos de 32 a 35 cm se encuentran en las localidades de Iguala y Xochipala, Guerrero, que corresponden a poblaciones de *C. bumamma* (cuadro 14).

Existe una correlación positiva entre la profundidad del suelo y la altura de los ejemplares. La fig. 44 indica que la correlación es fuerte ya que la nube de puntos se encuentra más o menos agrupados a lo largo de la recta; sin embargo, el coeficiente de correlación (0.597) señala que la asociación entre estas variables es regular. La relación entre la profundidad del suelo y el diámetro de la planta muestra una correlación débil, aunque positiva. El coeficiente de correlación (0.605) muestra asimismo una asociación regular (figura 45).

Los colores en seco y húmedo para cada uno de los horizontes se muestran en el cuadro 14. Este carácter es variado, por lo que no existe un patrón que defina de manera explícita la relación de esta variable con los taxones analizados.

El porcentaje de espacio poroso (E.P) fue de 43.10 en Izúcar de Matamoros, 46.54 en Tenanguillo y 47.88 en Acultzingo. Estos datos representan los valores más bajos de las localidades estudiadas y en ellas crecen individuos de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens*. En Huajuapán de León, donde se desarrolla una población de *C. retusa* subsp. *retusa*, se observó un 48.35%, mientras que en el horizonte C y A de Iguala se obtuvo un 55.22 y 55.79 % respectivamente. Por otro lado, en el horizonte C y A de Xochipala se registraron valores de 55.6 y 55.7 para cada uno de los horizontes (cuadro 14).

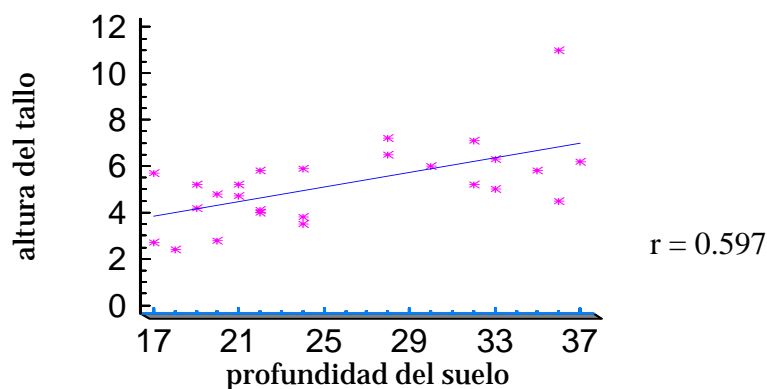
En general, los porcentajes de espacio poroso indican que estos suelos permiten el flujo del agua y del aire eficientemente. Los contenidos de arcilla, limo y arena generan texturas de migajón en Izúcar de Matamoros, Huajuapán de León y Tenanguillo; migajón-arenoso a migajón limoso en Iguala, arenoso en Xochipala y migajón-arcillo-arenoso en Acultzingo (cuadro 14).



**Cuadro 14.** Características edáficas de algunas localidades donde se distribuyen los taxones analizados.

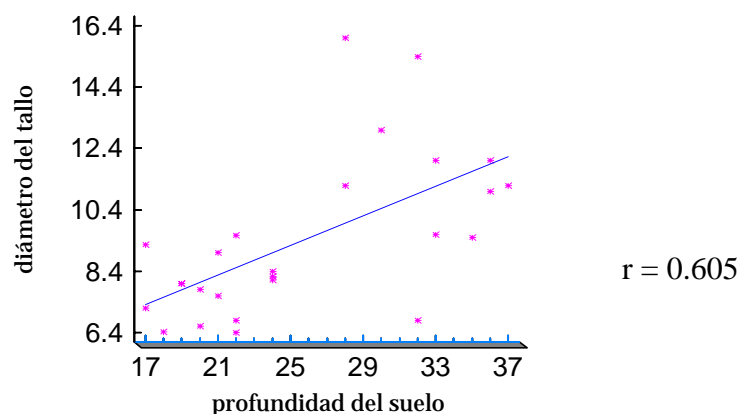
Perfil	Horizonte Profundidad (cm)	Color seco	Color Húmedo	Densidad aparente (g/cc)	Densidad real (g/cc)	% Espacio poroso	TEXTURA			Clasificación Textural	% Materia orgánica	pH 1:1	
							% arcilla	% limo	% arena			H <sub>2</sub> O	KCl
Iguala, Gro.	A 0-15	10YR5/2 café grisáceo	10 YR4/2 café oscuro	1.1	2.6	57.7	23	27.0	52.0	Migajón arenoso	3.07	7.98	6.92
	C 15-35	10YR6/2 café grisáceo	10YR4/2 café oscuro	1.2	2.6	55.2	7.0	50	43.0	migajón limoso	2.53	8.30	6.96
Xochipila, Gro.	A 0-17	10YR5/3 café	10YR3/2 café grisáceo muy oscuro	1.1	2.7	57.7	0.9	0.73	98.3	arenoso	0.78	7.30	6.42
	C 17-30	10YR6/3 café pálido	10YR4/3 café	1.1	2.5	55.6	1.2	0.10	98.6	arenoso	0.69	7.80	6.98
Tenaguillo, Mor.	A 0-35	10YR3/2 café grisáceo muy oscuro	10YR2/1 negro	1.2	2.4	46.5	20	38.8	42.1	migajón	5.56	6.4	6.11
Huajuapán de León, Oax	A 0-20	10YR3/2 café grisáceo muy oscuro	10YR2/1 negro	1.2	2.4	48.3	22.1	36.0	41.8	migajón	11.1	7.72	7.40
Izúcar de M., Pue.	A 0-20	10YR5/4 café amarillento	10YR3/4 café amarillo oscuro	1.4	2.5	43.1	14.1	40	45.8	migajón	5.71	7.02	6.62
Acultzingo, Ver.	A 0-35	5YR4/4 café rojizo	5YR3/4 café rojizo oscuro	1.30	2.50	47.88	28.1 6	20.0	51.8 4	migajón arcilloso-arenoso	5.06	6.12	5.86

Los contenidos de materia orgánica son variados y fluctúan de 0.69 a 0.78 en Xochipala y de 2.53 a 3.07 en Iguala que son de entre todas las localidades muestreadas las de menor valor. En estas áreas se distribuyen poblaciones de *Coryphantha bumamma*. En Acultzingo, Tenanguillo e Izúcar de Matamoros, localidades donde existen poblaciones de *C. retusa* subsp. *elephantidens* se cuantificó 5.06, 5.56 y 5.71 respectivamente. En Huajuapán de León, con población de *C. retusa* subsp. *retusa* se obtuvo el porcentaje más alto, que fue de 11.17. El pH es ligeramente ácido en Acultzingo (6.12) y Tenanguillo (6.4) a neutro en Izúcar de Matamoros (7.02); áreas en las que se desarrolla *C. retusa* subsp. *retusa* y es básico en las demás localidades (cuadro 14).



**Fig. 44.** Relación profundidad del suelo-altura del tallo entre los diferentes taxones.

Los datos de profundidad, pedregosidad, pendiente, textura y porcentaje de materia orgánica, indican que los suelos de las localidades de Guerrero (Xochipala) y Oaxaca son litosoles; en tanto que en las localidades de Morelos son feozem y vertisoles. Acultzingo presenta suelos vertisoles, mientras que Guerrero y Puebla tienen regosoles (cuadro 15).



**Fig. 45.** Relación profundidad del suelo-diámetro del tallo entre los diferentes taxones.

**Cuadro 15.** Tipos de suelo en las diferentes localidades donde fueron recolectados especímenes relacionados con el complejo *Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem.

LOCALIDAD	ESTADO	TAXON RELACIONADO	TIPO DE SUELO
Las Cuatas. Amogotillos. Municipio	Morelos	<i>Coryphantha retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	Feozem-leptosol
Campo Tenanguillo	Morelos	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	Feozem-vertisol
30 km de Iguala, rumbo a	Guerrero	<i>C. bumamma</i>	Regosol
Xochipala. 7 km adelante del cruce entre Chilpancingo y Filo de Caballo	Guerrero	<i>C. bumamma</i>	Leptosol
de Matamoros	Puebla	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	Regosol
32.4 km al sur de Huajuapán de León	Oaxaca	<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>	Leptosol
2 km de Acultzingo hacia el occidente.	Veracruz	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	Vertisol

## **Fenología Reproductiva**

La aparición de botones florales ocurre durante el verano en todas las localidades visitadas. Los primeros se observaron a principios del verano (mediados de junio) en *Coryphantha bumamma* en las poblaciones de Guerrero y en *C. retusa* subsp. *elephantidens* en Veracruz. Las localidades de Morelos y Puebla, donde se encuentran poblaciones de *C. retusa* subsp. *elephantidens* despliegan botones florales durante julio, agosto y mediados de septiembre; en *C. retusa* subsp. *retusa* de Oaxaca, éstos son más tardíos y se presentan a finales de agosto, septiembre y octubre (cuadro 16). La duración de este evento fenológico tarda alrededor de dos meses en *C. retusa* subsp. *retusa* de Oaxaca y *C. retusa* subsp. *elephantidens* en Veracruz, a dos meses y medio en *C. retusa* subsp. *elephantidens* de Morelos y tres meses y medio en *C. retusa* subsp. *elephantidens* de Puebla (cuadro 16).

Las flores en antesis se presentan a partir de junio y hasta octubre en *C. bumamma*. En esta localidad (Guerrero) se observó la temporada más larga de floración con duración de aproximadamente cuatro meses. Periodos de floración más cortos, de dos meses y medio, se observaron en *C. retusa* subsp. *elephantidens* en las localidades de Morelos, Puebla y Veracruz, así como en *C. retusa* subsp. *retusa* de Oaxaca. En *Coryphantha bumamma* y *C. retusa* subsp. *retusa*, persisten botones florales y flores en antesis. Por otro lado, en *C. retusa* subsp. *elephantidens* la mayoría de los botones florales desarrollan flores en antesis al mismo tiempo (cuadro 16).

Los primeros frutos inmaduros están presentes a partir de agosto en *Coryphantha bumamma* y *C. retusa* subsp. *elephantidens* en la localidad de Puebla. En Morelos y Veracruz las otras dos localidades analizadas de *C. retusa* subsp. *elephantidens*, este evento se presenta en septiembre y en *C. retusa* subsp. *retusa* ocurre hasta finales de octubre (cuadro 16).

Sólo en la localidad de Puebla, *C. retusa* subsp. *elephantidens* traslapa su floración con la maduración de los frutos. Los primeros frutos maduros se presentan en *Coryphantha bumamma* durante agosto. En *C. retusa* subsp. *elephantidens* la maduración de los frutos se genera de forma escalonada; así, es posible observar frutos maduros en septiembre en la localidad de Puebla, a finales de septiembre en Morelos y en octubre en Veracruz. *C. retusa* subsp. *retusa* es la

especie que presenta este evento más tardíamente, ya que ocurre en noviembre (cuadro 16).

La dispersión de semillas puede establecerse desde finales de agosto en *Coryphantha bumamma*, durante octubre en *C. retusa* subsp. *elephantidens* de la localidad de Puebla, noviembre en la misma especie, pero en la localidad de Morelos, diciembre en *C. retusa* subsp. *retusa* y hasta enero del siguiente año en *C. retusa* subsp. *elephantidens* de Veracruz. La duración de la dispersión de semillas es variable. En Puebla (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) está restringida a un mes, en *C. bumamma*, *C. retusa* subsp. *retusa* y *C. retusa* subsp. *elephantidens* de la localidad de Morelos es de aproximadamente dos meses y en esta última especie pero en la población de Veracruz puede alcanzar hasta cinco meses (cuadro 16).

**Cuadro 16.** Fenología reproductiva de los taxones analizados.

Evento	Taxón	Localidad	Ene.	Feb.	Mar.	Abr.	May.	Jun.	Jul.	Ago.	Sep.	Oct.	Nov.	Dic.
	<i>Coryphantha bumamma</i>	O.						**	***		**			
Preantesis	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	Mor.							***	***	**			
									***	***	***	**		
								***		*				
Preantesis	<i>C. retusa</i> subsp.	Oax.							*	***	***			
antesis	<i>C. bumamma</i>	Gro.						**	***	***	***	*		
										***	***	*		
									**	***				
antesis	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	Mor.								***	***	*		
										**	***	***		
									**	***				
antesis	<i>C. retusa</i> subsp.	Oax.								**	***	**		
Frutos inmaduros	<i>C. bumamma</i>	Gro.								***	***	**		
Frutos inmaduros	<i>C. retusa</i> subsp. <i>elephantidens</i>	Mor.									***	***	***	**
										**		*		
											***	***		
Frutos inmaduros	<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>											*	***	**

Frutos maduros	<i>C. bumamma</i>								***	***				
Frutos maduros	<i>C. elephantidens</i>	Mor.								*	***	***	***	
		Pue.								***	*			
		Ver.	***	***	***							**	***	***
Frutos maduros	<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>		***									***	***	
Dispersión de semillas	<i>C. bumamma</i>								*	***	***			
Dispersión de semillas	<i>C. elephantidens</i>	Mor.											***	***
		Pue.										***		
		Ver.	***	***	***	***	***	**						
Dispersión de semillas	<i>C. retusa</i> subsp. <i>retusa</i>		***										***	

\* evento escaso; \*\* evento moderado; \*\*\* evento abundante.

## DISCUSIÓN

En virtud de que el coeficiente de correlación empleado en el análisis de agrupamiento tiene un intervalo de 1 a -1, donde el primer valor corresponde a una máxima similitud y el último a una mínima; el valor de 0.88 que intersecta la separación del taxón de Guerrero con el resto de los ejemplares del complejo, indica la existencia de varios aspectos morfológicos que distinguen a este conjunto y por consiguiente justifican su reconocimiento y redefinición como *Coryphantha bumamma* (C. Ehrenb.) Britton & Rose. Es el agrupamiento más consistente, tanto con la técnica de agrupamiento como de ordenación. Las características morfológicas y de distribución de este taxón lo circunscriben como unidad específica de acuerdo a los conceptos fenético y taxonómico de especie (Grant, 1989).

*Coryphantha bumamma* se diferencia significativamente de los dos taxones restantes en el 12.5% del total de las características morfológicas empleadas para este análisis. Estos atributos son: número de tubérculos, grosor de la espina basal, longitud de la porción distal estéril, longitud del fruto y de la semilla, ancho de la semilla, relación ancho/largo de la semilla, diámetro polínico, relación sexina-nexina y grosor de la exina.

*Coryphantha bumamma* ha sido reconocida como especie por Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), en virtud de las diferencias que presenta con *C. elephantidens* (en el sentido de los mismos autores) en relación con el tamaño y color de la flor. Dentro del primer atributo destaca el ancho de la flor que, aunque no diferencia significativamente a esta especie de los otros taxones, sí figura en el análisis de ordenación como un carácter del segundo componente, cuya aportación de -0.762 contribuye al discernimiento de los taxones (cuadro 7). La confusión entre ambos taxones tiene sustento además de los registros traslapados de su distribución, en varias características cuantitativas y cualitativas que los vinculan (Anexo 1). Estos atributos representan el 55% del total de los caracteres analizados que se imbrican desde ligera hasta completamente entre ambos taxones; sin embargo, no son suficientes para que se conjunten en el fenograma o se ordenen



cercanamente en un plano tridimensional. Sobre esta similitud morfológica de los dos taxones, Hunt (1999) considera a *C. bumamma* como sinónimo de *C. elephantidens* y Dicht y Lüthy (2001) como una subespecie.

Debido al mayor nivel de similitud (0.96) en el que se forman los otros dos subgrupos en el análisis de agrupamiento, se consideran en este estudio a estas OTUs como subespecies. En el primer subgrupo, se unen organismos procedentes de Guanajuato, Morelos, Oaxaca, Veracruz y Zacatecas y corresponden a *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens*. Este taxón tiene como sinónimos a *C. elephantidens sensu* Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) y *C. elephantidens* subsp. *elephantidens sensu* Dicht y Luthy (2005); por prioridad el nombre válido es *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens*. El segundo conjunto está formado por especímenes de diferentes localidades de Oaxaca y el ejemplar BV930 de Veracruz. Este conglomerado pertenece a *C. retusa* subsp. *retusa*.

Los dos subconjuntos formados a nivel de similitud de 0.96, tienen vinculaciones en el 87.5 % de los caracteres, de los cuales el 71.3 % involucra a las dos subespecies en términos de semejanza y no hay diferencias significativas entre ellas, ya sea que se considere la totalidad de las poblaciones o sólo una de las localidades de procedencia de los ejemplares. *Coryphantha retusa* subsp. *retusa* se diferencia de *C. retusa* subsp. *elephantidens* en el 16.2 % de los caracteres entre los que se encuentran arreglo y número de espinas laterales, ancho de la base de los tubérculos, longitudes del surco y de la espina lateral, color de los filamentos, longitudes del pericarpelo y estilo, largo, ancho y grosor de la semilla.

*Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* es un taxón que agrupa ejemplares de varias localidades, que en conjunto presentan una variación continua en el 55.1% de los caracteres analizados. Esta amplia variación morfológica se muestra en el arreglo obtenido en el análisis de conglomerados, en donde el organismo BV930 de Veracruz queda separado de los restantes, procedentes de la misma localidad. Resulta difícil discernir y separar como grupos de OTU's a *C. retusa* subsp. *retusa* de *C. retusa* subsp. *elephantidens* en el plano tridimensional generado con el análisis de ordenación, debido a que es mayor el número de caracteres compartidos entre ambos taxones que los atributos que las diferencian.

La historia taxonómica y nomenclatural de los taxones estudiados, aporta escasísimos elementos de juicio para ubicar con mediana precisión a las diferentes especies del grupo. Resultan poco claros los criterios que han regido en la clasificación de estas especies; así, un carácter trascendental que ha servido para discernir entre *Coryphantha elephantidens* (*sensu* Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991) y *C. bumama* es el color y tamaño de las flores, el cual es de notoria utilidad, cuando el patrón de la disposición de las espinas por ser muy similar, no resuelve la situación. Tradicionalmente se ha relacionado a *C. bumama* con flores amarillentas y a *C. elephantidens* con flores rosadas de tono carmín. Este es el esquema que operativamente ha funcionado para separar estas especies, lo que explica por qué se tienen registros de ambas especies en las mismas localidades, como es el caso del sur de Morelos (Martínez, 1985; Reppenhagen, 1985; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Sin embargo, sólo el 20% de las colecciones revisadas del complejo poseen estructuras reproductoras, lo cual indica que las características de las espinas (color, forma y tamaño) y posiblemente la distribución, han dirigido históricamente el discernimiento entre estas especies y una consecuencia directa de estos procedimientos es que se tienen documentados dos taxones distintos en una misma localidad, o bien, dos nombres para una misma especie. La alta frecuencia de ejemplares sin estructuras reproductivas (80%) depositados en los herbarios, conduce a pensar que una proporción de ellos pueden ser juveniles y durante esa fase del desarrollo, estos taxones tienen una morfología bastante similar, lo cual produce confusiones taxonómicas.

Otro factor que ha incrementado la confusión entre las especies que integran el complejo aquí estudiado, ha sido la falta de información en el protólogo sobre la procedencia del ejemplar. Un caso concreto lo ejemplifica *Coryphantha sulcolanata* que de acuerdo con Dicht y Luthy (2001, 2005) es sinónimo de *C. elephantidens*, por otro lado, Zimmerman (1985), considera *C. bumama* un sinónimo del primer taxón. Autores como Hunt (1999), han establecido que *C. sulcolanata* no se relaciona con este grupo. De acuerdo con el análisis histórico hecho por Dicht y Lüthy (2001), este taxón tal y como lo describió Lemaire (1868) no corresponde a la *C. sulcolanata* que han manejado varios de los taxónomos mexicanos, entre ellos Scheinvar (1982) y Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991),

por tanto, esta especie debe manejarse como *C. pycnacantha*, dado que los especímenes que llevan este nombre provienen de Hidalgo o del estado de México (cuadro 3) y no de Oaxaca como deberían ser los organismos relacionados con *C. sulcolanata* (Dicht y Lüthy, 2001). No obstante, varios de los organismos determinados como *C. sulcolanata* procedentes de Hidalgo, concuerdan también con la descripción original de Lemaire (1868), misma que es muy similar a la de *C. elephantidens*.

Un elemento más que ha contribuido en la dificultad para delimitar a los taxones de este grupo ha sido la variabilidad que muestran los caracteres más comúnmente empleados para la discriminación entre las especies, tales como la longitud del tallo, tubérculos, aréolas y espinas (número, posición y color), así como tamaño y color de las flores. Los intervalos de estas variaciones generalmente indican que no hay diferencias significativas entre dos o más poblaciones (figs. 21-34). Evidentemente, es probable suponer que la variación morfológica del grupo es consecuencia de la extensa gama de ambientes que produce el relieve de las provincias fisiográficas, el clima y los procesos evolutivos.

Aunque morfológicamente existen varias diferencias significativas entre los especímenes de las localidades de Morelos, Puebla y Veracruz (*Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens*) no resultan suficientes, de acuerdo a los algoritmos empleados, para separar fenéticamente a cada una de las poblaciones, en parte porque son mucho más los estados de carácter que comparten entre sí, toda vez que presentan una extensa variación interpoblacional. Así, cada población de esta especie probablemente está compuesta por linajes que se han diferenciado parcialmente por efecto de la selección natural. Al prosperar en hábitats particulares, se generan variaciones fenotípicas correlacionadas con las diferencias del ambiente en el que se desarrollan, constituyendo ecotipos en el sentido propuesto por Turesson (1922). Asimismo, en virtud de que las distancias a las que se encuentran estas poblaciones es más grande que el radio normal de dispersión del polen o de la semilla (fig. 43), éstas se aíslan geográficamente, factor que contribuye en su diferenciación fenotípica.

Michner (1970) señaló que “una especie es un grupo de organismos no divisibles entre sí por lagunas o espacios fenéticos resultado de diferencias

discordantes en los estados de carácter (excepto aquellos morfos que son distintos por diferencias en edad), pero separados por huecos fenéticos de otros grupos semejantes”; en función de este concepto, es difícil que las diversas poblaciones de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* sean tratadas en el nivel de especies como ha sucedido con *C. greenwoodii* (Bravo-Hollis, 1970; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991) en la población de Veracruz, o como subespecie (*C. elephantidens* subsp. *greenwoodii*) (Dicht y Luthy, 2001, 2005). Una población de Morelos fue considerada por Bremer (1977b) como una variedad de *C. elephantidens* (*C. elephantidens* var. *barciae*) y otra de Zacatecas fue tratada como *C. garessii* (Bremer, 1980b). Estas categorías no tienen un respaldo en los análisis multivariados efectuados, porque no existen huecos fenéticos que definan suficientemente la formación de grupos o subgrupos.

Debido a que sólo se emplearon organismos adultos, queda parcialmente descartado el argumento de que las diferencias morfológicas se deban a la edad, ya que entre la transición de estadios juveniles a maduros y dentro de los mismos subestadios de madurez, existen diferencias morfológicas (Denisen, 1987). Los huecos fenéticos existentes entre los taxones tampoco pueden justificarse en términos de variación intrapoblacional, consecuencia de las diversas interrelaciones con el ambiente, porque entonces en los productos derivados de los análisis multivariados se acomodarían las OTU´s de acuerdo a las poblaciones de procedencia, lo cual no sucede.

El intervalo de variación morfológica de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* mostrado en ambos análisis multivariados, indica que la plasticidad de este taxón le permite, sobre la base de un solo genotipo, desarrollar fenotipos en distintos ambientes ecológicos, como los registrados en las localidades muestreadas. Desde luego que esta base genética es la misma que permite la variación entre individuos de una misma población y es responsable de manifestar una gran variación fenotípica aún en taxones con poblaciones reducidas (Primack, 1980; Foster, 1991)

## MORFOLOGÍA COMPARADA

**Tallo.** En la madurez, la forma del tallo es predominantemente globosa en *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* y cortamente cilíndrica en *C. bumamma*. La observación de este carácter, en estado juvenil, con frecuencia genera una forma globosa para ambos taxones, situación que propicia confusión en su delimitación. En *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) domina la forma globosa aunque también suele presentarse la cortamente cilíndrica. Este carácter que es bastante uniforme en *Coryphantha bumamma*, separa a esta especie de los demás taxones. Asimismo, esta última especie se distingue por poseer los valores de diámetro y de longitud del tallo más elevados del grupo estudiado. A pesar de tener los datos más altos en el diámetro, sólo existen diferencias significativas entre *Coryphantha bumamma* (Guerrero) y las subespecies *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca) y *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Puebla y Veracruz) y en relación con la longitud se observan diferencias significativas entre *C. retusa* subsp. *retusa* y el grupo conformado por *C. bumamma* y *C. retusa* subsp. *elephantidens*.

Cuando el crecimiento longitudinal es rápido, la planta adquiere un aspecto cortamente cilíndrico; si éste es lento o igual al lateral, el ejemplar alcanza una forma globosa (Buxbaum y Kurtz, 1950). Además del efecto de dominancia apical que tienen las auxinas, estas hormonas también participan en el transporte de fotosintatos en el interior de la planta (Bidwel, 1990), proceso que es apoyado por numerosas enzimas y por la temperatura ambiental que funciona como un catalizador que acelera las reacciones y por consiguiente promueve un crecimiento rápido. En este sentido, la temperatura media anual es de 29°C en la Depresión del Balsas (Meza y López, 1997), donde crece *Coryphantha bumamma* cuya forma es cortamente cilíndrica. La temperatura de esta región es notablemente superior al intervalo de 22-24°C (INEGI, 2006) registrado en las localidades de Morelos, donde prosperan poblaciones de *C. retusa* subsp. *elephantides* de forma globosa.

El tamaño de la planta es un carácter que puede depender de factores como la edad, nutrición, temperatura y humedad. Aún cuando se consideraron ejemplares maduros, no se tuvo un conocimiento directo y preciso sobre la longevidad de los mismos y aparentemente no existe una relación del tamaño, expresada en términos de altura y diámetro de los organismos con respecto a la

profundidad del suelo. Así, la dispersión de los puntos mostrada en el análisis de correlación correspondiente al diámetro, indica que la variación de éste carácter no es atribuible a la variación en la profundidad del suelo. Con respecto a la intensidad de la relación entre las dos variables morfológicas y la profundidad del suelo, expresada a través de los coeficientes de correlación, ambas asociaciones son regulares.

La mayoría de los ejemplares poseen el ápice del tallo depresso (plantas maduras); sin embargo, esta condición es más pronunciada en los ejemplares de Guerrero (*Coryphantha bumamma*). El ápice deprimido, más conspicuo en ejemplares maduros, conjuntamente con la presencia de lana en el ápice del tallo, probablemente se relacione con la necesidad de mantener una menor temperatura en la región apical y subapical que favorece los eventos reproductivos.

Normalmente, el tallo de estas especies es solitario y en raras ocasiones es posible que presenten de dos hasta siete ramas (fig. 46). Frecuentemente, los tallos observados como ramificaciones, constituyen plantas independientes que han crecido al amparo de la planta progenitora por efecto del proceso de dispersión seminal, en el cual, los frutos al ser mordisqueados por insectos permiten que las semillas sean liberadas y que por gravedad resbalen entre los tubérculos o incluso se depositen entre ellos y germinen, generando la impresión de un tallo ramificado. Aunque también existe la circunstancia de que surga de la aréola un brote vegetativo, constituyendo una verdadera ramificación.

El color aparente de la epidermis es verde amarillento en *Coryphantha retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca y Puebla) y verde oscuro en la mayoría de los organismos de los demás taxones. El color verde amarillento puede asociarse a una deficiencia en los contenidos de nitrógeno en el suelo, el cual a su vez esta relacionado con una concentración baja de materia orgánica (Ríos, com. personal); sin embargo, está situación no se aplica para la localidad de Oaxaca, cuyo suelo muestra el mayor contenido de materia orgánica (cuadro 6). La coloración amarillenta también puede asociarse al estado vegetativo de la planta, toda vez que los organismos en latencia presentan mayor concentración de inhibidores del crecimiento que promotores del mismo. El ácido abscísico, principal inhibidor del

crecimiento, causa entre otras funciones la pérdida de clorofila (Opik y Rolfe, 2005).

**Raíz.** Aunque esta estructura no fue codificada ni cuantificada en la matriz de datos morfológicos, debido a la uniformidad en la forma que mostraron los individuos de todas las localidades analizadas, sí fue posible observar que el grado de ramificación, longitud y forma de las raíces está en relación con la estructura y textura del suelo, además de con la madurez de las plantas. De esta manera, se observó que las plantas juveniles frecuentemente sólo presentan raíces fibrosas, comparadas con las plantas de edad reproductiva que poseen tanto raíces napiformes como fibrosas; éstas últimas suelen ser más largas y más numerosas en las plantas adultas que en las juveniles.

En relación con la textura del suelo, las ramificaciones y longitudes de las raíces más grandes (más de 40 cm) fueron observadas en organismos de Guerrero (*Coryphantha bumamma*) y en Oaxaca (*C. retusa* subsp. *retusa*), cuyos suelos son leptosoles con textura de migajón arenoso en Guerrero y migajón en Oaxaca. Esta tendencia de incrementar el área de captación de agua a través de las raíces es común en plantas xerofitas (Gurevitch *et al.*, 2002), lo cual es notable para el caso de las plantas que crecen en suelos someros y arenosos, donde la necesidad de absorber agua se manifiesta por el rápido drenaje que le confieren las condiciones edáficas de poca profundidad y de textura arenosa.

**Tubérculos.** El número de tubérculos por planta madura varía dependiendo del tamaño del organismo; así, los ejemplares de mayor tamaño procedentes de Guerrero (*Coryphantha bumamma*), poseen números superiores a 60, existiendo diferencias significativas de esta especie con *C. retusa* subsp. *elephantidens* y *C. retusa* subsp. *retusa*, cuyo número de tubérculos en conjunto se encuentra entre 20 a 45 aproximadamente. En especímenes juveniles, el número de tubérculos con frecuencia es menor a 25 en cualquiera de los tres taxones y esta situación normalmente produce confusiones taxonómicas. A pesar de que las poblaciones analizadas de *C. retusa* subsp. *elephantidens* se desarrollan en gradientes edáficos que van de leptosoles, vertisoles, feozems hasta regosoles, no han desarrollado

niveles de plasticidad fenotípica para este carácter. Schlichting (1986) indica que la plasticidad morfológica probablemente sea consecuencia de que las plantas se desarrollen en microsítios restringidos; sin embargo, la variación ambiental expresada en términos de diferentes tipos de suelo no respalda esta suposición.

La longitud de los tubérculos suele emplearse (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991) para distinguir los taxones de este grupo, no obstante que sólo existen diferencias entre *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* y *C. retusa* subsp. *retusa*. El ancho de la base de los tubérculos frecuentemente es mayor que la altura de los mismos. Este es un carácter que discrimina a los diferentes taxones, con excepción de *Coryphantha bumamma*. En especímenes de *C. retusa* subsp. *elephantidens*, de las poblaciones de Morelos y Puebla, el ancho de la base del tubérculo prácticamente es el doble que la altura; en cambio, en la población de Veracruz, el ancho y la altura pueden ser iguales. Diferencias de este tipo permitieron a Bravo-Hollis (1970), reconocer a *C. greenwoodii*.

En el resto de los organismos analizados la proporción de longitud/ancho de los tubérculos se aproxima a  $\frac{3}{4}$  partes, inclusive en individuos de Puebla y Veracruz (*Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens*). Los diferentes atributos relacionados con los tubérculos, como es la longitud, ancho de la base y proporción longitud/base, con frecuencia están en función del grado de hidratación (Schmalzel *et al.* 2004) de los especímenes. No obstante, en este estudio se cuantificaron estos caracteres en condiciones óptimas de hidratación, recolectando y midiendo a los ejemplares en temporada de lluvias y se evitó obtener registros en la temporada de latencia; los datos así obtenidos constituyen, entonces, un ejemplo de la amplia variación morfológica que suele presentarse en este grupo, en particular en diferentes poblaciones de un mismo taxón. Estas variaciones manifestadas en los tubérculos pueden representar formas adaptativas a condiciones ambientales, soportadas por diferencias genéticas entre poblaciones como fue descrita por Van Dijk (1989).

La morfología de los tubérculos contribuye fuertemente a la forma de la planta. Los tubérculos más anchos, generalmente producen formas globosas, mientras que los menos anchos y más alargados producen formas cortamente cilíndricas; sin embargo, individuos de una misma población pueden tener ambos



atributos, lo que dificulta la delimitación de los taxones, si se considera sólo la forma del tallo como sucede con *Coryphantha retusa* subsp. *retusa*.

**Aréolas.** El largo y ancho de la aréola son caracteres que no permiten separar *Coryphantha bumamma* de *C. retusa* subsp. *elephantidens* en las poblaciones de Morelos y Puebla, no obstante que éstas dos últimas localidades se diferencian estadísticamente de Veracruz, la otra localidad de *C. retusa* subsp. *elephantidens*. Las variaciones de este carácter no permiten establecer claras diferencias entre poblaciones y por consiguiente tampoco entre taxones. Conceptualmente se ha mencionado que los ecotipos son formas que varían de manera adaptativa con las condiciones ambientales (Quinn, 1978), por lo que este carácter puede representar efectivamente respuestas a diferencias en el microambiente edáfico en el que crecen las poblaciones.

El tamaño de la aréola proporciona una idea de las variaciones morfológicas que presentan diferentes ejemplares de una misma población o de un mismo taxón. Por ejemplo, existen diferencias en *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* en sus poblaciones de Puebla y Veracruz. Asimismo, existe variación en la forma de la aréola en diferentes partes del tallo, de tal manera que la forma de esta estructura en la parte apical suele ser circular y en la parte basal generalmente es elíptica.

La posición de las aréolas en el ápice de los tubérculos presenta dos variantes: subapical y apical. La primera caracterizada por la distribución de la aréola en la cara abaxial del tubérculo, se observa en *C. retusa* subsp. *retusa* y *C. retusa* subsp. *elephantidens* en las poblaciones de Puebla y Veracruz; la posición apical, si bien se distribuye en su mayor parte en la cara abaxial del tubérculo, también abarca una porción de la adaxial. La aréola apical se encuentra en *C. bumamma* y *C. retusa* subsp. *elephantidens* en la población de Morelos. *C. retusa* subsp. *elephantidens* es el taxón con más amplia distribución y posee la mayor variación con respecto a los caracteres relacionados con la aréola, aunque aquí tampoco se diferencien las poblaciones entre sí.

Frecuentemente en las descripciones de las especies de cactáceas se destaca la abundancia o escasez de tricomas en las aréolas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991); sin embargo, la densidad de tricomas parece depender de la lluvia

y de la juvenilidad de las aréolas. Así, los tricomas permanecen más densos en aréolas jóvenes y durante años secos (Schmalzel *et al.*, 2004).

**Espinas.** El número, arreglo, tipo, color y longitud de las espinas han sido atributos que tradicionalmente se han empleado para diferenciar especies entre la familia Cactaceae. Así, los caracteres: consistencia de las espinas, forma de la espina inferior y arreglo de las espinas laterales, contribuyen con el mayor porcentaje de variación en el componente I y el color de las espinas en el componente II.

Varias especies de *Coryphantha* suelen cambiar la forma de sus espinas, cuando pasan de juveniles a organismos maduros, o pueden cambiar su apariencia por la influencia del microclima en su hábitat (Dicht y Luthy, 2005). La expresión más notoria de estos cambios se observa básicamente en las características de la espinación y sobre esta base se han propuesto más de 300 especies o combinaciones.

Uno de los problemas asociado a la caracterización de las espinas, es la interpretación de los diferentes tipos, que suelen ser clasificadas en función de la dirección y ángulo que mantienen en relación con la aréola (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991) o con base en el sitio de la aréola donde surge esta estructura (Zimmerman, 1985; Dicht y Luthy, 2005). Ambos enfoques son excluyentes y el empleo de una u otra terminología con frecuencia producen confusiones que afectan la delimitación de los taxones.

Se ha documentado que la consistencia de las espinas depende de condiciones del ambiente en que crecen las plantas. Así, una iluminación deficiente, alta concentración de materia orgánica o excesiva humedad en el medio producen espinas flexibles (Buxbaum y Kurtz, 1950). En este sentido, las espinas flexibles de *Coryphantha retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca-Puebla) se relacionan con el mayor contenido de materia orgánica en el suelo; sin embargo, no existe una asociación con la iluminación deficiente ni con altos contenidos de humedad ambiental, en virtud de que las poblaciones de este taxon se desarrollan en comunidades abiertas, perfectamente iluminadas y en ambientes xéricos donde el agua es restringida.

Contrariamente a la flexibilidad o rigidez de las espinas, el arreglo de las mismas no depende de factores ambientales (Buxbaum y Kurtz, 1950), aunque en este estudio se encontró que la población de Puebla de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* muestra un arreglo distinto a las otras dos poblaciones del mismo taxon. Asimismo, esta subespecie comprende a la población de Veracruz cuyos organismos son los que presentan la mayor frecuencia de espinas subcentrales (fig. 8). La ausencia de espinas centrales o subcentrales ha sido empleado para definir y caracterizar este complejo (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991) o serie taxonómica (Dicht y Lüthy, 2001), sin embargo, la ausencia de este carácter no es constante, por lo tanto, no es la mejor elección para distinguir a los taxones que conforman este grupo, además no existe consenso entre los taxónomos con respecto a la definición de espinas centrales y subcentrales.

En cuanto al arreglo de las espinas laterales, es posible distinguir tres categorías, que aquí han sido adjetivadas como semiaracnoides, presentes en *Coryphantha bumamma* (Guerrero), *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Morelos y Veracruz), el tipo de diamante, observado en *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Puebla) y la forma pectinada, característica de *C. retusa* subsp. *retusa* (Oaxaca). De estos arreglos se desprende que sólo existe un patrón asociado con *C. retusa* subsp. *retusa*. El epíteto específico de *Coryphantha elephantidens* significa “dientes de elefante” y alude al arreglo de las espinas laterales, característica que comparte con *C. bumamma*.

Los colores más claros (blancos) de las espinas se presentan en *Coryphantha bumamma* y *C. retusa* subsp. *retusa*; los tonos pardos en *C. retusa* subsp. *elephantidens*. Las espinas blancas suelen relacionarse con el fenómeno de albedo, para evitar un excesivo calentamiento (Haustin, 1986). *C. bumamma* y *C. retusa* subsp. *retusa* se desarrollan en ambientes más luminosos, ya que habitan en comunidades abiertas y sobre suelos someros con coberturas vegetales más precarias que el de las comunidades semiabiertas, o con suelos más profundos que soportan gramíneas y otras herbáceas que suelen sombrear o cubrir a las corifantas, por lo que no se justifica que desarrollen mecanismos como el color más claro de las espinas para amortiguar la temperatura. *C. retusa* subsp. *retusa* además presenta el mayor número de espinas en arreglo pectinado que cubren

prácticamente toda el área del tubérculo, lo cual significa que posiblemente sacrifica el crecimiento por la protección térmica, al disminuir la luz disponible para la fotosíntesis (Nobel, 1998), lo que en efecto, se ve expresado en las menores tallas de este taxon.

**Flores.** Tradicionalmente los estudios sobre estructura floral han resultado fundamentales en el área de la sistemática. La importancia de estos caracteres es tal que el empleo de un par de atributos florales, como el color de los tépalos internos y el tamaño de la flor, han sido suficientes para resolver que *Coryphantha bumamma* es diferente de *C. elephantidens sensu* Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), ya que son numerosos los caracteres vegetativos que se traslapan en ambas taxones. El uso de caracteres florales para la separación e identificación de especies es debida en parte a la notoriedad de esta estructura.

Una diferencia conspicua que separa a los organismos de una población a otra es el color de la flor. Para este carácter se emplearon tres estados (cuadro 5), que corresponden al color rosado de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* de la población de Morelos (fig. 39), blanquecino a rosado pálido de *C. retusa* subsp. *elephantidens* de Puebla (fig. 40) y amarillo para *C. retusa* subsp. *elephantidens* de Veracruz (fig. 41), *C. bumamma* (fig. 38) y *C. retusa* subsp. *retusa* (fig. 42). Las diferentes poblaciones analizadas de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* despliegan coloraciones florales típicas para cada localidad y pueden ser agrupadas dentro de categorías cualitativas, aunque se presenten variaciones en el tono y matiz en aproximadamente un 10 a 30% (observación personal).

Debido a que la distribución ecológica en que se desarrolla cada una de las poblaciones estudiadas es diferente entre sí, las diversas coloraciones florales obedecen a síndromes específicos de polinización de cada localidad; es decir, las características de color y tamaños de las diferentes estructuras reproductivas de estas plantas atraen polinizadores particulares de esos ambientes.

Los colores de algunas flores son resultado de un efecto estructural. Los pigmentos que proporcionan las coloraciones a los tépalos se encuentran en la epidermis o en las células internas del mesofilo. El color puede ser modificado por la existencia de espacios intercelulares del mesofilo o las papilas epidérmicas

(Tcherkez, 2004), de manera que de acuerdo a los espacios existentes entre los pigmentos, se modifica la reflexión de los rayos lumínicos y en consecuencia el color como sucede con los diversos intervalos de tonalidades observados en las poblaciones de los diferentes taxones. Específicamente, la abundancia de espacios intercelulares en el mesofilo difunden la luz y se observa una apariencia blanca como en organismos de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* de la localidad de Puebla. La mayoría de las flores blancas se explican por este efecto y raramente por la presencia de flavonoides (Tcherkez, 2004).

El patrón floral que presentan los ejemplares de este grupo está destinado a polinizadores de hábitos diurnos, ya que al atardecer los tépalos del perianto se cierran para proteger las estructuras reproductoras; de esta forma evitan ser visitadas por polinizadores crepusculares. Asimismo, las flores se cierran en los días lluviosos o nublados (observ. pers.), posiblemente en respuesta a una disminución de polinizadores o para proteger la calidad del polen y mantenerlo en condiciones óptimas de hidratación.

Existen complejas variaciones en las distintas estructuras florales que permiten o no separar a las poblaciones o separarlas en grupos de uno, dos o tres localidades o discriminar a cada una de las entidades. En general, estas variaciones indican que el conjunto de las partes florales, cuyas funciones reproductoras ya sea de protección, atracción y recompensa para los polinizadores o de producción de gametos y semillas (Dafni, 1992) se combinan y actúan constantemente con el ambiente principalmente con la temperatura, humedad, disponibilidad y frecuencia de polinizadores, y en consecuencia se producen estructuras florales variables en el nivel individual. Esta estrategia de diversificación cualitativa y cuantitativa de las partes florales a este nivel incrementan las oportunidades de polinización, fecundación y formación de gametos.

No existe un patrón de coloración de la garganta y de los filamentos que permita distinguir entre taxones de forma contundente. En *C. retusa* subsp. *retusa* es tal la variación de la coloración de la garganta que en una población pueden encontrarse tonalidades amarillentas, rojizas y hasta rosadas. La variación intra e interpoblacional de estos caracteres reproductivos puede representar estrategias no

selectivas (Roalson *et al.*, 2003) para la atracción de polinizadores (Dafni, 1992) y de esta manera asegurar el éxito de la fecundación.

La longitud de los filamentos agrupa a las poblaciones de Morelos y Puebla de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* que son los más largos, pero excluye a la población de Veracruz del mismo taxón. Los numerosos filamentos (más de 70) de estas flores, cuya posición se encuentra rodeando a las estructuras femeninas, pueden operar como protección para el estilo, de manera que obstaculicen o retarden un posible forrajeo. Otra función de los estambres es garantizar que el polinizador que entre en contacto con ellos salga pletórico de polen; esto se logra a través del fenómeno de irritabilidad que consiste en el cierre de los filamentos a manera de red cuando se detecta la presencia de algún insecto. Los movimientos naturales del polinizador sacuden las anteras vertiendo polen sobre el organismo temporalmente atrapado. La alta producción de polen funciona para proporcionar sobradamente los gametos indispensables para la fecundación, pero además la producción es suficiente para funcionar como recompensa (Faegri y van der Pijl, 1979) para numerosos o diversos polinizadores.

El color del estilo en la parte superior está dividido en dos categorías: rojizo a rosado en plantas de Morelos y Puebla de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* y amarillento para *C. bumamma*, *C. retusa* subsp. *retusa* y *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* de la población de Veracruz. La coloración del estilo actúa como señal para atraer a los polinizadores (Faegri y van der Pijl, 1979) y la diversificación en las tonalidades puede funcionar como un espectro amplio que suscite la atención de variados polinizadores.

La posición del pistilo en relación con los estambres tiene implicaciones en la recepción del polen y también evita la endogamia. Si el estilo está al nivel de las anteras o las sobrepasa, como sucede en la mayoría de los organismos de este estudio, los polinizadores impregnados de polen de otras flores, aterrizan y entran en contacto primero con la estructura más conspicua (ya sea por el tamaño o la coloración) que en este caso es el estilo y el estigma. Una vez depositado parte del polen en la superficie del estigma, los polinizadores continúan su ruta hacia el tejido nectarial, para lo cual penetran la maraña de filamentos. El impacto de su

arribo genera una lluvia de polen que es depositada en sus cuerpos y de esta forma los gametos estarán listos para ser transportados a otras flores.

La polinización selectiva de las poblaciones del complejo se ve favorecida por una serie de caracteres reproductivos que contribuyen a la diferenciación de los taxones de acuerdo al aporte de variación en el primero, segundo y tercer componente principal (cuadro 13), entre los que figuran el color de la garganta (primer componente), la longitud y color de los filamentos, el ancho de la flor y el color del estilo (segundo componente) y número de lóbulos del estigma, así como la forma del ápice petaloide (tercer componente).

**Fruto.** Es una baya de tipo claviforme (Bravo-Hollis, 1937); varía de color verde-oscuro a verde-amarillento y cuando queda totalmente expuesta al sol adquiere tintes rojizos. El fruto al madurar no conserva en su ápice el resto seco del perianto. La longitud del fruto fluctúa entre 2.3 a 4.2 cm. Los valores más altos corresponden a *Coryphantha bumamma*, que es diferente significativamente de los demás taxones. Es notable la relación de la longitud de los frutos con la longitud del tallo en *C. bumamma*, que se destaca por tener los valores más altos; sin embargo, esta relación no se mantiene con el ancho del fruto, ya que existen valores similares de esta especie con *C. retusa* subsp. *elephantidens* de la población de Veracruz. Felker y colaboradores (2002), relacionaron el tamaño más grande de los frutos, mayor cantidad de pulpa y menos semillas de varios clones de *Opuntia* con lluvias tardías y factores edáficos no precisados. Aunque no se dispone de datos que viertan información sobre el inicio y término de lluvias en cada una de las localidades aquí estudiadas, sí se encontró una relación entre los frutos y semillas más grandes de *C. bumamma* y la menor cantidad de semillas en esta especie.

**Semilla.** Los caracteres derivados de la diversidad de formas y estructuras seminales han sido empleados para identificar géneros y especies sobre todo de la tribu Cacteeae (Barthlott y Hunt, 2000) a la cual pertenece el género *Coryphantha*.

En general, las semillas de este grupo son pardas, brillantes y reticuladas. Las semillas inmaduras suelen ser pardo-rojizas claras y una vez que han madurado se tornan pardo-rojizas oscuras. Las semillas más largas se encuentran

en *Coryphantha bumamma* (3.09 a 3.73 mm), y corresponden a la categoría de “muy grandes” de acuerdo a la propuesta de Barthlott y Hunt (2000). Las de menor tamaño son de *C. retusa* subsp. *retusa* (1.97-2.18 mm). Las poblaciones de Morelos, Puebla y Veracruz de *C. retusa* subsp. *elephantidens* muestran valores entre 2.21 a 2.9 mm, consideradas como “grandes”. La longitud de las semillas establece diferencias significativas entre todas las localidades (fig. 29). Paralelamente, las semillas más angostas corresponden a *C. retusa* subsp. *retusa* (0.88 a 1.03 mm) y las más anchas a *Coryphantha bumamma* (1.39 a 1.7 mm). Estudios relacionados con el tamaño de las semillas entre poblaciones de la misma especie indican que son factores genéticos más que ambientales los que controlan este atributo (Kromer y Gross, 1987); asimismo, se ha demostrado que el tamaño de las semillas está positivamente relacionado con la cantidad de nutrientes disponibles en el suelo (Aarseen y Burton, 1990). Sin embargo, en este estudio las variaciones de tamaño entre los taxones no pueden sustentarse en términos de fertilidad del suelo, ya que no corresponde una relación positiva entre los suelos más ricos en materia orgánica (11.17%) encontrados en Huajuapán de León, Oaxaca, donde prospera *C. retusa* subsp. *retusa*, cuyas semillas son más pequeñas y el suelo de Xochipila, Guerrero, donde los contenidos de materia orgánica son bajos y varían de 0.69 a 3%. En esta localidad se distribuye una población de *C. bumamma* y sus ejemplares ostentan las semillas de mayor tamaño.

La relación ancho/largo de la semilla separa contundentemente a *Coryphantha bumamma* de los demás taxones. Las variaciones en el tamaño seminal tienen implicaciones directas en la germinación (Baskin y Baskin, 2001) e indirectas en el establecimiento de las plántulas. Una vez que las semillas han sido dispersadas, dependen de la profundidad del suelo para emerger. Las semillas de mayor tamaño generalmente contienen reservas suficientes que les permite emerger de mayores profundidades que las semillas pequeñas de la misma especie (Stanton, 1985). Se ha mencionado que la producción de semillas y su permanencia en el suelo formando banco de semillas puede afectar la distribución y persistencia de las especies (Silva *et al.*, 2000) y que las semillas de tamaño pequeño como las encontradas en *C. retusa* subsp. *retusa* tendrían mayor éxito en el establecimiento debido a que sus dimensiones seminales les permite ocultarse eficientemente y



escapar de la depredación (Thompson y Grime 1979); sin embargo, a través de este rasgo no se explica por qué *C. retusa* subsp. *elephantidens* es el taxon con la mayor amplitud de distribución geográfica a pesar de tener semillas más grandes.

El hilo y el micrópilo se encuentran unidos en un complejo de forma oval, aunque son frecuentes las variaciones del tipo ojo de cerradura como el que se presenta en el género *Eriocyce* (Barthlott y Hunt, 2000). La región hilo-micropilar tiene una orientación basal en relación con el eje longitudinal de la semilla.

**Polen.** El diámetro del polen varía de 54.1 a 85.6 micras entre todos los taxones. *Coryphantha bumamma* destaca por poseer tamaños más grandes y por consiguiente se diferencia significativamente del resto de los taxones (fig. 30). Existe una correlación entre el tamaño del grano de polen con el tamaño de la planta; de esta manera, *Coryphantha bumamma* se caracteriza entre otros atributos, por poseer el tamaño mayor (79.10 micras) en relación con los otros taxones aquí analizados.

Los estudios palinológicos en la familia Cactacea han sido escasos. Entre las primeras experiencias se destacan las contribuciones de Kurtz (1948) y Erdtman (1952). Posteriormente González-Quintero (1967), Leuenberger (1976a y b) y Nowicke (1975) proporcionaron información de esta disciplina a este grupo botánico. El tamaño del polen ha sido empleado por varios autores (Kurtz, 1948; Anderson, 1968; Anderson y Stone, 1971; Barthlott y Rauh, 1974; Anderson y Ralston, 1978) como evidencia para distinguir especies y subespecies y aquí el tamaño mayor a 50  $\mu\text{m}$ , separa con claridad a *C. bumamma* de los demás taxones.

Aunque las diferencias de los atributos del polen pueden emplearse como un indicador de características distintas a nivel específico (Kurtz, 1948), deben considerarse con reserva ya que detalles como la forma de las columelas y tipo de ornamentación suprategal, no siempre se aprecian de forma contundente con la microscopia de luz; por lo tanto, resulta una evidencia insuficiente para establecer definiciones claras entre los taxones analizados.

El carácter pericarpado, cuyo rango se encuentra de nueve a 15 golpes, concuerda con lo descrito por Leuenberger (1976a), sobre las variaciones de este

tipo de aberturas en la familia. No obstante, existe la posibilidad de apreciaciones erróneas, debido a que en raras ocasiones, la presencia de protoplasma en los granos de polen impide una contabilización precisa. Leuenberger (1976a, b), aunque no analizó ninguna especie del género *Coryphantha*, propuso para la subtribu a la que pertenece este taxón *sensu* Buxbaum (1974) (Coryphantinae), una serie de aberturas que van de la tricolpada a la pericolpada, variando el tipo de ornamentación. Esta relación fue propuesta por Tsukada (1964), culminando su serie con *Neobesseya* (*Escobaria missouriensis*), un taxón estrechamente relacionado con *Coryphantha*. La condición pericolpada se presenta en especies del género *Coryphantha* y fue observada en el presente estudio.

Las aberturas del polen de otros géneros pertenecientes a la tribu Cacteeae (donde se ubica *Coryphantha*) como *Echinocactus platyacanthus*, *Thelocactus tulensis* y *Escobaria* sp., observados personalmente, demuestran que son tricolpados al igual que en los géneros *Stenocactus* y *Ferocactus* (González, 1995). Leuenberger (1976a) registra para *Obregonia denegri* una exina periporada, que confirma los linajes de las series propuestas por Van Campo (1976). De acuerdo con Bravo-Hollis (1978) esta tribu es la más especializada desde el punto de vista de la macromorfología, misma que concuerda con la morfología polínica.



A



A



B



B



C



C

**Fig. 46. Diferentes tipos de tallo en el grupo estudiado; A. tallo solitario; B. tallos agrupados; C. tallos ramificados.**

## **Fenología reproductiva**

Las cactáceas en general presentan diferentes conjuntos de características que facilitan la polinización por murciélagos, aves o insectos. La polinización por abejas es la más común y probablemente la más primitiva en la familia (Anderson, 2001) aunque, de acuerdo con Strasburger *et al.* (1993), dentro de la polinización entomológica, la de los coleópteros es la más primitiva.

En el género *Coryphantha* es común observar polinización por insectos (coleópteros, abejas y mariposas), ya que las especies de este género han desarrollado tejidos especiales para la nutrición de estos animales. Particularmente, este género posee además de nectarios florales, extraflorales que generan néctar cuando la parte superior de la epidermis se desintegra (Gibson y Nobel, 1986).

Las flores de este complejo son hermafroditas y entre las adaptaciones florales que presentan para evitar la autogamia, se encuentra el desarrollo de la dicogamia (Strasburger *et al.*, 1993), mecanismo que consiste en la madurez de los estambres y estigma de una misma flor en tiempos distintos. El suceso observado en las flores de los ejemplares analizados es de proteroginia, es decir, el estigma alcanza la madurez antes que los estambres.

Los cambios en la coloración floral inter o intrapoblacional pueden reflejar adaptaciones hacia la presencia de polinizadores locales (Grant, 1975; Chittka *et al.*, 2001), que a su vez ofrecen una medida de aislamiento reproductivo.

Aunque la variación más conspicua en este grupo estudiado reside en el color de las flores, otros atributos como la forma de los pétalos y el olor se encuentran directamente relacionados con el proceso de polinización, ya que los insectos tienen percepciones sensoriales que les permite distinguir entre flores con base en los atributos antes mencionados (Dafni, 1992; Gegear y Laverty, 2001). Los colores florales constituyen señales de reconocimiento que canalizan la atención de los polinizadores a un objetivo particular, favoreciendo por un lado las visitas a flores de un solo color y por otro la polinización cruzada, incluso en poblaciones o especies simpátricas (Waser, 2001).

Además de las diferencias en la coloración de las flores que presentan las poblaciones de este complejo y que es uno de los rasgos que identifica a los

síndromes de polinización (Rowley, 1980), estos especímenes se caracterizan entre otros atributos por la gran producción de polen y por poseer tejido nectarial a cierta profundidad, señales relacionadas con la constancia y preferencia de determinados insectos polinizadores (Dafni, 1992). Así, para las flores blanquecinas de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* (Puebla) correspondería un esquema de polinización preferentemente efectuado por coleópteros (Strasburger *et al.*, 1993) y para las flores amarillentas y de tonos violeta de los taxones restantes, un patrón asociado con abejas (Chittka *et al.*, 2001). Del mismo modo en que existen preferencias de los insectos por el color de la flor, también las hay en su distribución por determinados ambientes ecológicos, que para el caso de los taxones aquí expuestos son distintos entre sí.

Tcherkez (2004), demostró que en *Digitalis purpurea*, *Delphinium nelsonii* e *Ipomea purpurea*, especies que presentan polimorfismo cromático, hubo discriminación de los insectos polinizadores al visitar con menor frecuencia las flores blancas en relación con las coloreadas. Asimismo se comprobó que los morfos blancos tenían una producción seminal reducida, menor exportación de polen y alta tasa de autofertilización. En este sentido, la población de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* cuyas flores son blanquecinas (Puebla) presentaron una proporción mayor al 50% de frutos vanos en comparación con las poblaciones del mismo taxón con flores amarillentas o rosadas.

Un cambio de nicho de los polinizadores es posible si las poblaciones presentan variantes morfológicas florales, ya sean cuantitativas o cualitativas, como sucede con el tamaño y color de las diversas estructuras florales de los taxones de este grupo. Los cambios en estos caracteres normalmente implican una fase intermedia de polinización, donde opera el sistema anterior conjuntamente con el más reciente (Stebbins, 1970). Esta aseveración fue comprobada por Armbruster (1993) en *Dalechampia*, donde identificó cambios cualitativos y cuantitativos en fases intermedias y cambios cualitativos sin una fase intermedia. Ambos cambios producen barreras etológicas para el intercambio de polen, ya que sus polinizadores pueden ser altamente específicos en su conducta forrajera (Levin, 2000; Gegear y Lavery, 2001; Raguso, 2001; Smithson, 2001; Waser, 2001).

Variaciones en las coloraciones florales que encajan con este modelo de divergencia y aislamiento reproductivo fueron observadas en las poblaciones del complejo.

Los períodos de floración de las poblaciones indican la existencia de dos patrones: uno caracterizado por períodos breves en que varias flores están en antesis y otro de intervalos más largos de floración, como sucede en *Coryphantha bumamma*. Los puntos máximos de floración están separados en el tiempo, constituyendo esta situación un factor de aislamiento reproductivo, sobre todo para los casos de *C. bumamma* en Guerrero y *C. retusa* subsp. *retusa* de Puebla-Oaxaca, cuyas distribuciones podrían traslaparse o mantenerse adyacentes en el área del Nudo Mixteco y suponiendo el mismo comportamiento temporal de la floración en el punto de confluencia de ambos taxones. Aunque, independientemente de las áreas de distribución contiguas, habría barreras precigóticas derivadas de los diferentes tamaños polínicos de ambos taxones. En caso de que la distribución se imbricara, el aislamiento sería parcial, y si las áreas no se traslapan el aislamiento es completo (Grant, 1975). Las barreras precigóticas establecidas por la morfología del polen de estos taxones generan un control en el flujo génico correlacionadas positivamente con el grado de divergencia genética.

La antesis registrada por flor suele tener una longevidad de dos a tres días en los tres taxones analizados. En general, esta duración efímera es más frecuente en especies distribuidas a bajas altitudes en comparación con las flores de especies alpinas (Tcherkez, 2004). Este rasgo suele relacionarse con la escasez de polinizadores a mayores altitudes. Los periodos largos de antesis registrados en poblaciones extratropicales al parecer están relacionados con la temperatura y humedad, como se ha reportado para *Lophocereus schottii* (Valiente-Banuet *et al*; 2004), lo cual concuerda con lo encontrado en este estudio para *Coryphantha bumamma*, que despliega la mayor duración de antesis en aproximadamente cuatro meses y cuya distribución corresponde a la región baja de la Depresión del Balsas (Rzedowski, 1978), con temperaturas medias anuales más elevadas (28–30°C). Asimismo, la precocidad en la floración de esta especie al parecer es consecuencia de un efecto selectivo del clima.

Un elemento que debe considerarse en el proceso de especiación vegetal es la dispersión y, por consiguiente, la recepción del polen de fuentes externas. En

experimentos efectuados por Levin (2000), con polen proveniente de 10 km de alejamiento o más del testigo, hubo una captación muy baja en la mayoría de las especies. El polen recibido de poblaciones de 20 km más lejos, raramente ocurre en la mayoría de las hierbas templadas y el polen captado de más de 30 km es prácticamente nulo en la gran mayoría de las hierbas. Levin (1978) estableció que existe aislamiento espacial o geográfico en dos especies vegetales alopátricas, cuando sus áreas están separadas por distancias más grandes que el radio normal de dispersión del polen o de la semilla. Las distancias interpoblacionales de los taxones de este complejo se encuentran a más de 30 km; con base en esta premisa, no se esperaría interpolinización entre estas poblaciones.

En relación con la dispersión e intercambio de semillas entre poblaciones, se tienen registrados como eventos raros, si su arribo es de una procedencia superior de 1 km, siempre y cuando su dispersión no sea por aves, murciélagos o agua (Grant, 1975). Para especies cuya dispersión es por los medios antes mencionados, Clark *et al.* (1998) estimaron su incidencia a través de un modelo en el que sugirieron que del 2 al 10% de semillas son dispersadas a grandes distancias, mismas que definieron entre uno a 10 km. Existe una correlación entre las longitudes de dispersión y las características morfológicas de los frutos y las semillas. Las grandes dispersiones aparentemente son más comunes en especies cuyos frutos son suculentos y que son comidos por animales o que sus semillas poseen mecanismos para adherirse al exterior de otros organismos, o en especies con semillas muy ligeras y que son dispersadas por el viento. El género *Coryphantha*, en general, y particularmente los ejemplares del grupo examinado se caracterizan por presentar frutos secos cuando las semillas maduran, no muestran colores ni olores relacionados con la dispersión por animales. Asimismo, las semillas no presentan estructuras relacionadas con dispersión por viento (alas) o animales (arilo, estrofiolo o pseudoarilo), por lo que su dispersión no corresponde con el modelo de gran amplitud.

Los frutos maduros de estas plantas suelen ser atacados en la parte basal por insectos con mandíbulas masticadoras. Las semillas pueden ser consumidas y transportadas por los mismos insectos, o bien, quedar directamente expuestas a las condiciones ambientales. Por efecto del viento, lluvia o gravedad, las semillas

pueden rodar entre los tubérculos y alcanzar el suelo, donde dependen del microrelieve para su germinación y posterior establecimiento.

### **Estudio edafológico**

La característica más prominente del ambiente edáfico del que proceden los organismos analizadas en este estudio es la ausencia de  $\text{CaCO}_3$  sedimentado, que permite resumir que todos los taxones de este grupo son calcífugos.

Una de las propiedades que con mayor notoriedad relaciona los efectos del suelo sobre las plantas es la textura. La textura arenosa de las localidades donde crece *Coryphantha bumamma*, provoca que estos suelos drenen rápidamente después de una lluvia, obteniendo una retención pobre de agua y minerales. Por su textura arenosa a migajón-arcillo-arenosa, permiten que tanto el aire como el agua penetren rápidamente en estos suelos. Se calientan con facilidad durante el verano y se enfrían rápidamente en el invierno; probablemente esta situación obliga a *Coryphantha bumamma* a florecer tempranamente en comparación con *C. retusa* subsp. *retusa* desarrollada en Huajuapán de León, Oaxaca. Los suelos de las localidades de Guerrero son los más profundos (32 y 35 cm) y esta propiedad les permite retener más agua y nutrimentos y de esta manera almacenarlos por periodos más prolongados. Asimismo, esta característica promueve el desarrollo de plantas con sistemas radicales largos que a su vez pueden sustentar partes aéreas de mayor talla. En este sentido existe una correspondencia con los ejemplares de Guerrero que son los más grandes en cuanto a altura y diámetro.

Los suelos de las localidades Peñón de Amayuca y campo Tenaguillo, en el estado de Morelos, donde se distribuye *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens*, se caracterizan por ser planos, profundos, arcillosos y oscuros. Estas propiedades se deben a la acción del ión  $\text{Ca}^{++}$  que actúa como el principal catión floculante, funcionando como un puente entre arcilla y humus, obteniendo como consecuencia el color oscuro de este suelo al flocular la materia orgánica. Los suelos de color oscuro, debido a la materia orgánica presente, permiten que durante el día absorban la radiación solar y se calienten rápidamente y pierdan el agua por evaporación. El calcio en esta localidad se encuentra mayoritariamente formando parte de los complejos organominerales y únicamente se encuentra libre en pocas



cantidades. Los ejemplares de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* que allí viven pueden alcanzar tallas de hasta 7 cm y diámetros superiores a los 10 cm, algunas similares a las de *Coryphantha bumamma*.

En Izúcar de Matamoros, Puebla, dominan los suelos pedregosos y someros expuestos a un clima tropical seco. Aquí, los procesos de lixiviación de bases constituyen el factor que conduce al lavado del Ca y Mg, principales bases en el suelo. El origen volcánico de los materiales geológicos verdosos (hidróxido de fierro u óxidos de calcio), conjuntamente con los procesos de intemperismo, provocan bajos contenidos de carbonato de calcio, sobre todo en los puntos específicos donde se distribuyen los organismos de *Coryphantha* y que de acuerdo al análisis de taxonomía numérica corresponden a *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens*. Una condición similar se presenta en Huajuapán de León, Oaxaca, donde crece *C. retusa* subsp. *retusa*, solo que en este caso sobre rocas sedimentarias no calizas. El material parental del suelo de Acultzingo, Veracruz donde también se distribuye *C. retusa* subsp. *elephantidens* es calcáreo; sin embargo, el agua de las precipitaciones depositada en los suelos aluviales y profundos de esta localidad, no permiten que se exprese este carácter.

En Xochipala, Guerrero, una de las localidades donde prospera *Coryphantha bumamma* se esperaría encontrar poco calcio por el origen sedimentario de las rocas que intervienen en la composición del suelo (Ríos, com. pers.). En Huajuapán de León, aunque existe carbonato de calcio solidificado en la parte superior del suelo, no se encuentra uniformemente distribuido, por lo que forma costras discontinuas. Los ejemplares de *C. retusa* subsp. *retusa* se distribuyen en los materiales parentales, es decir, sobre las rocas que no presentan carbonato calcíco.

La combinación de la textura y la materia orgánica en los suelos de las localidades de Puebla, Oaxaca y Veracruz indica que son los suelos más fértiles, lo cual se confirma por su pH que se encuentra entre 6.12 y 7.72, es decir, cerca de la neutralidad. En estos suelos la mayoría de los nutrimentos requeridos por las plantas se encuentran en las formas químicas y proporciones adecuadas; sin embargo, no existe una relación en cuanto al tamaño de las plantas, de hecho son plantas de talla mediana a chica, comparadas con las desarrolladas en Guerrero

(*Coryphantha bumamma*), situación que puede interpretarse como debida a un factor genético más que nutrimental. Las mayores cantidades de arcilla en las localidades de Oaxaca (22.16%) y Veracruz (28.16%) señalarían a ambas localidades como aquellas que pueden proporcionar una mejor nutrición a las plantas por el papel que tienen estas partículas en la adsorción de cationes nutritivos que puede aprovechar la planta.

Con relación a la fertilidad de los suelos, y en consideración al desarrollo de cultivos agrícolas, la localidad de Morelos (*Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens*) sería la más fértil, esperando encontrar aquí, los individuos más grandes en altura y diámetro. Sin embargo, este rasgo está más bien relacionado con los ejemplares provenientes de Guerrero, es decir, con la especie *Coryphantha bumamma*, que además se desarrollan en suelos más someros como los que corresponderían a un leptosol.

El pH ejerce un efecto sobre la disponibilidad de nutrimentos minerales, así como sobre la actividad de algunos microorganismos (Gurevitch *et al.*, 2002). La condición ligeramente más ácida de Acultzingo Veracruz (6.12), indica que el exceso de iones hidrógeno tiende a ocupar los sitios de intercambio en las partículas de arcilla y en la solución del suelo. Una situación contraria ocurre desde luego con nutrimentos como el Ca, Mg, K, Zn y Cu, entre otros; esta situación se aclara al considerar la localización del sitio que nos ocupa, cuya exposición en la zona de barlovento de la sierra de Zongolica la hace merecedora de abundantes precipitaciones procedentes del Golfo de México. Las lluvias constantes propician los procesos de lavado del suelo, dominando los cationes ácidos en el complejo de cambio y con ello la pérdida de nutrimentos. De esta manera, aunque la fertilidad del suelo depende en gran medida de los aportes que por efecto de descomposición de la materia orgánica se incorporen, los procesos de lixiviación continuamente evitan su acumulación. Para el caso de esta localidad se reporta una materia orgánica del 5% la cual puede clasificarse como un contenido extremadamente rico de acuerdo con Miramontes (1978). Esta disponibilidad de nutrimentos no necesariamente se ve reflejada en el crecimiento o desarrollo más vigoroso, posiblemente debido a factores genéticos o a la alta competencia interespecífica que existe en ese sitio, por la presencia de un pastizal cuya cobertura es del 90%.

Dentro de los aspectos de la estructura del suelo, se encuentra la porosidad, la cual determina qué tanto y qué tan fácil puede moverse el agua a través del suelo, determinado así su retención. La mayor porosidad, conjuntamente con la materia orgánica, facilitan la penetración de las raíces. El espacio poroso de los suelos analizados señala que todas las localidades tienen porcentajes cercanos o superiores al 50%, los cuales se consideran no limitantes para todos los casos estudiados aquí.

Los tipos de suelo de las diferentes localidades, de manera general, se caracterizan por ser suelos poco profundos, con tendencia hacia una textura arenosa a migajón arenosa, excepto en Morelos. Asimismo, son suelos pedregosos, bien drenados y con bajo contenido de materia orgánica.

Los factores edáficos con frecuencia cambian abruptamente dentro de distancias relativamente cortas. Este hecho, combinado con los patrones de dispersión de las especies, forman un componente importante para lograr el ambiente en el sustrato que permita la germinación de semillas y posterior establecimiento de plántulas, circunstancia directamente relacionada con la distribución de los taxones.

## **DISTRIBUCION GEOGRÁFICA**

*Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* presenta cuatro conjuntos de poblaciones aisladas que contienen individuos morfológicos típicos. Aunque son bastantes las variaciones morfológicas que se encuentran entre las poblaciones de este taxón, los análisis estadísticos multivariados integran estas variaciones en un solo taxón. *C. retusa* subsp. *elephantidens* presenta una distribución disyunta, al igual que muchas cactáceas del Desierto Chihuahuense (Hernández y Bárcenas, 1995). Estas poblaciones ahora aisladas, probablemente tuvieron amplia distribución y actualmente están separadas por barreras ecológicas o geográficas (Gibson y Nobel, 1986), como sucede con *Echinocereus reichenbachii* y *E. pectinatus*. Este segundo modelo resulta más conveniente para explicar la distribución disyunta de *C. retusa* subsp. *elephantidens*, debido a que la dispersión de frutos y semillas no es llevada a cabo por aves o murciélagos.

*Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* muestra una serie de caracteres reproductivos que son distintivos para cada una de las tres poblaciones analizadas en este estudio. El rasgo más conspicuo lo constituye la diferente coloración de la flor y la morfología cuantitativa y cualitativa de las estructuras que conforman este órgano; de forma que cada población contiene información más o menos específica relacionada con determinados síndromes de polinización. Debido a que la morfología floral tiene caracteres que distinguen a cada población y la fenología reproductiva se traslapa parcialmente, surgen barreras reproductivas entre las diferentes poblaciones de este taxon. Aunque las barreras reproductivas limitan la dispersión del flujo génico, las poblaciones de este taxon que actualmente se desarrollan en distintos ambientes, y están separadas geográficamente tienden a diferenciarse una de otra pero no suficientemente, ya que se mantiene la cohesividad genética.

De acuerdo con los análisis multivariados, *Coryphantha bumamma* es morfológicamente distinta a *C. retusa* subsp. *elephantidens*. Este último taxon presenta poblaciones al sur de Morelos que son adyacentes a *C. bumamma* y se esperaría que se presentara entre ambos taxones migración de gametos por la continuidad en su distribución geográfica; sin embargo, una barrera reproductiva importante lo constituye las diferencias morfológicas en las estructuras florales como la coloración y el tamaño, además de los periodos de floración que se traslapan parcialmente. Otra condición que apoya el aislamiento, lo establecen las diferencias en el grano de polen de ambos taxones.

Una de las dificultades para definir especies morfológicas, radica en la forma, cantidad y tipo de rasgos en que los organismos varían (Brown y Lomolino, 1998). Aunque la variación entre organismos en la mayoría de los caracteres es discontinua, es posible reconocer poblaciones con base en rangos morfométricos que presenten intervalos o espacios fenéticos bien definidos que los haga considerablemente diferentes de otros grupos de organismos. De esta forma, los caracteres que varían continuamente a través del rango de distribución de *C. retusa* subsp. *elephantidens* han establecido discontinuidades suficientes para que Bremer (1976) considerara que las poblaciones de Guanajuato corresponden a *C. recurvispina*; de Veracruz a *C. greenwoodii* (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada,

1991); de Zacatecas a *C. garesi* (Bremer, 1980b) y una de Morelos a *C. elephantidens* var. *barciae* (Bremer, 1977b). Sin embargo, las discontinuidades morfológicas entre poblaciones no establecen espacios más amplios que ameriten de acuerdo a los análisis multivariados separarlos como diferentes taxones.

Probablemente el proceso de especiación más frecuente y simple es el que ocurre cuando las poblaciones están aisladas geográficamente y divergen (Brown y Lomolino, 1998), porque el flujo génico está suspendido. Las distribuciones geográficas aisladas de los conjuntos de poblaciones de *C. retusa* subsp. *elephantidens* y los ambientes heterogéneos donde prosperan, establecen las condiciones para reforzar la idea de un modelo de especiación alopátrica. Así, la amplia distribución disyunta de este taxón, facilita la diferenciación genética regional por selección natural o deriva génica (Coyne y Orr, 2004), más que por barreras que limitan la dispersión del flujo génico de un extremo del intervalo de distribución al otro (Brown y Lomolino, 1998). Aunque distintas poblaciones de *C. retusa* subsp. *elephantidens* exhiben diferencias morfológicas reproductivas que obstaculizarían el flujo de genes o lo reducirían drásticamente como para ser consideradas unidades independientes a nivel de especie (Bremer, 1976, 1980b; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991) o subespecies y variedades (Bremer 1977b, Dicht y Luthy, 2003, 2005), esta situación no está apoyada en este estudio.

El modelo de especiación geográfica que se ajusta a este grupo de plantas con fecundación cruzada, implica la divergencia gradual de dos o más poblaciones. En las primeras etapas de divergencia las poblaciones están relacionadas entre sí como razas geográficas o ecogeográficas (Grant, 1975), ocupando territorios adyacentes y cruzándose libremente en sus zonas de contacto, como posiblemente aún sucede entre *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* y *C. retusa* subsp. *retusa*, en la zona de Díaz Ordaz y Totolapan, Oaxaca, donde sus áreas de distribución están prácticamente en contacto, y al menos desde el punto de vista de la morfología del polen no habría una barrera precigótica. Asimismo, ambas especies pueden ser ahora resultado de etapas posteriores de divergencia, en donde la relación reproductiva presenta un esquema similar a la de las especies simpátricas, que viven en el mismo territorio sin cruzarse.

Las poblaciones semiaisladas desarrollan entonces patrones de variación que se adaptan a las condiciones específicas del ambiente local; posteriormente estas poblaciones divergen. Desde luego que entre las primeras y las últimas etapas hay varias fases intermedias de divergencia y aislamiento reproductivo (Grant, 1975), al que contribuyen caracteres morfológicos reproductivos, como las variaciones en el color, tamaño de las estructuras florales y fenología, entre otros, como los observados en las poblaciones de este grupo.

Aunque uno de los rasgos de estas poblaciones es el polimorfismo, existe una aproximación al monomorfismo en *Coryphantha bumamma* y *C. retusa* subsp. *retusa*. En virtud de que los rasgos polimórficos predominan en las poblaciones de *C. retusa* subsp. *elephantidens*, se ha fundamentado el establecimiento de diferentes especies, subespecies o variedades. Además, dada la distribución discontinua de estas poblaciones, el esquema de razas geográficas, equivalente a subespecies taxonómicas (Grant, 1989) se ajustaría con mayor fidelidad para interpretar esa situación. Sin embargo, dado el nivel de 0.96 de similitud en que se agrupan los organismos de las poblaciones de este taxón y el porcentaje del 55 % de rasgos morfológicos compartidos entre ellas, apoyan el reconocimiento de una sola unidad taxonómica.

La existencia de taxones morfológicamente variables con frecuencia se relaciona con clinas geográficas (Baker y Johnson, 2000). Caracteres como la coloración de la flor y otras estructuras reproductoras, así como la presencia de espinas subcentrales, son rasgos que se modifican en las diferentes posiciones latitudinales y longitudinales en que se desarrollan las poblaciones de los organismos estudiados. Estas razas geográficas son más o menos continuas con rasgos polimórficos, que han sido adquiridos como resultado del flujo genético propio de un proceso de divergencia gradual y de los diferentes ambientes que tienden a seleccionar distintos rasgos. A lo largo de esta línea de distribución, cuyo origen para efectos de análisis podría considerarse en el extremo más occidental que corresponde al hábitat de *Coryphantha bumamma* (Guerrero), seguido de *C. retusa* subsp. *retusa* (Puebla-Oaxaca), posteriormente la población de Morelos de *C. retusa* subsp. *elephantidens* y por último en el extremo más oriental, las poblaciones de Puebla y Veracruz de este último taxón, es posible observar cambios

graduales en la frecuencia de determinada variante polimórfica, figurando entre los más conspicuos la ausencia total de espinas subcentrales en los ejemplares de *C. bumamma*, un ligero incremento en la frecuencia de este carácter en las poblaciones de *C. retusa* subsp. *retusa* y *C. retusa* subsp. *elephantidens* de Morelos y una frecuencia mayor en *C. retusa* subsp. *elephantidens* de Puebla y Veracruz.

Un comportamiento análogo se presenta con el carácter de la espina más corta, siendo la apical más corta en *Coryphantha bumamma*, *C. retusa* subsp. *retusa* y *C. retusa* subsp. *elephantidens* de la población de Morelos y la espina basal en los especímenes de Puebla y Veracruz de *C. retusa* subsp. *elephantidens*. La variación intraespecífica ejemplificada con los dos caracteres anteriores forma un claro gradiente a lo largo del intervalo latitudinal de distribución, es decir, establecen una clina, que de acuerdo a la definición de Grant (1975) es el cambio paulatino de un carácter en una serie de poblaciones situadas en un transecto geográfico. El mismo autor señala que esta variación se presenta en especies que tienen sistemas poblacionales más o menos continuos (geográfica continua o clinal) dentro de un área que varía de un régimen ambiental a otro (*sic*). La condición de distribución más o menos continua que se establece en el modelo de formación de clinas, concuerda parcialmente con la distribución general de las poblaciones de este complejo (fig. 43), ya que aún constituye una evidencia fragmentada el conocimiento preciso de su distribución geográfica.

A pesar de los diferentes conceptos de especie, taxónomos, biólogos evolucionistas y ecológicos reconocen que poblaciones bien diferenciadas desde un punto de vista morfológico, no siempre garantizan el reconocimiento como especies distintas empleando cualquier definición de especie (Brown y Lomolino, 1998). Estas poblaciones frecuentemente llamadas subespecies, razas geográficas, variedades o ecotipos, suelen diferenciarse entre sí, en función de su distribución geográfica. Las subespecies y las razas geográficas generalmente no están sobrelapadas, como tampoco ocurre con *Coryphantha bumamma*, *C. retusa* subsp. *elephantidens* y *C. retusa* subsp. *retusa*.

Aunque los tres taxones analizados no presentan una distribución simpátrica, existe una población de *C. retusa* subsp. *elephantidens* al sur de Morelos que prácticamente confluye con *C. bumamma* y otra en Oaxaca muy

cercana a la distribución de *C. retusa* subsp. *retusa* que suscitaria a considerarlas como ecotipos de acuerdo con Grant (1975). Las tres poblaciones tienen diferencias morfológicas y fenológicas, las cuales pueden reflejar adaptaciones a ambientes únicos (Coyne y Orr, 2004).

Se ha documentado que el problema de la taxonomía inestable de las cactáceas se debe a factores como la hibridación, distribución disyunta, poliploidía y apogamia, que complican la delimitación de los taxones (Baker y Johnson, 2000). De acuerdo con Grant (1989), las plantas que presentan los patrones de variación más intrincados constituyen complejos agámicos y posiblemente el grupo aquí tratado se enmarque en este esquema. Con relación a la hibridación es improbable no solamente por diferencias morfológicas reproductivas y fenológicas, sino también por el patrón de distribución. *Coryphantha bumamma*, cuya área de ocurrencia abarca varias localidades de Guerrero, esta a una distancia de más de 500 km en línea recta de la población más próxima de *Coryphantha retusa* subsp. *retusa*, localizada en Huajuapán de León, Oaxaca. Aunque las localidades de ambos taxones pertenecen a la provincia fisiográfica Depresión del Balsas (Rzedowski, 1978), se encuentran separadas por numerosas barrancas y montañas de la Sierra Madre del Sur. Como parte de este último sistema montañoso se encuentra el Nudo Mixteco, donde se halla la localidad de *Coryphantha retusa* subsp. *retusa*. Las distribuciones disyuntas de ambos taxones contribuirían a evitar la hibridación.

Asimismo, aplicando los mismos criterios morfológicos, fenológicos y de distribución a las diferentes poblaciones de *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens*, ubicadas en el Altiplano Mexicano y en el parteaguas de las provincias fisiográficas Depresión del Balsas y Eje Volcánico Transversal, sería difícil que se llevara a cabo hibridación interpoblacional. No obstante, la población de Acultzingo, Veracruz de *C. retusa* subsp. *elephantidens* no presenta una barrera geográfica que le impida formar híbridos con *C. pycnacantha* cuya distribución es adyacente a esta subespecie. Desde luego que faltarían al menos los condicionantes morfológicos y fenológicos para efectuar este proceso, mismos que no fueron estudiados.

Uno de los factores que constantemente producía confusión en la delimitación taxonómica de este grupo fue la distribución geográfica.



Particularmente los reportes de distribución, tanto de literatura (Endañu y López, 1997; Martínez 1985; Reppenhagen, 1985) como de herbario de *Coryphantha elephantidens* (= *C. retusa* subsp. *elephantidens*) y *C. bumamma* mostraban a estos taxones con una ocurrencia simpátrica. Sin embargo, con base a los análisis multivariados, estos taxones no conviven en una misma área. Estas confusiones tienen su base en la morfología floral. Los reportes de la literatura y la información obtenida de las *exsiccata* registran como un carácter distintivo para *C. bumamma*, el color de las flores que normalmente es amarilla, aunque se ha reportado de color rosado en Morelia (Schumann 1898) y en Morelos. No obstante que esta variable no sobresale por su aporte de información en la delimitación de los taxones de este grupo, sí se ha empleado tradicionalmente para que sobre esta base se separe *C. bumamma* y *C. retusa* subsp. *elephantidens*, hecho que ha generado confusiones taxonómicas y por ende en su distribución. Una vez reconsiderada la importancia del color de las flores y en el entendido de que pueden presentarse ambos colores en *C. retusa* subsp. *elephantidens* en poblaciones de Guanajuato (Gómez-Hinostrosa, com. per.), las descripciones, imágenes y caracteres observados en ejemplares de herbario que están relacionados con *C. bumamma* y cuya procedencia y distribución incluye los estados arriba mencionados pertenecen a *C. retusa* subsp. *elephantidens*. En este sentido, la distribución de *C. retusa* subsp. *elephantidens* se extiende desde el Sistema Montañoso del Norte de Oaxaca hasta la coyuntura de las provincias fisiográficas del Altiplano Mexicano y Sierra Madre Occidental.

Las poblaciones consideradas en esta investigación están distribuidas fisiográficamente en dos provincias: Depresión del Balsas y Eje Volcánico Transversal. Los sistemas montañosos que las rodean y separan entre sí, han favorecido la diferenciación local de las poblaciones o subespecies, primero, como resultado de restricciones en el flujo génico y segundo por la exposición a condiciones ambientales distintas que generan diferentes presiones de selección. Incluso las poblaciones responden a la selección ambiental local, a pesar de una distribución continua (Grant, 1975), y de la polinización cruzada llevada a cabo por insectos, como sucede en las corifantas.

Florísticamente los taxones analizados de acuerdo a Rzedowski (1978) pertenecen fundamentalmente al reino Neotropical, aunque también participa el reino Holártico. Este último ha sido incorporado, debido a que las regiones florísticas en general tienen límites imprecisos (Rzedowski, 1978) y en los estados de Jalisco y Michoacán convergen cuatro provincias: Sierra Madre Occidental, Serranías Meridionales (ambas de la región Mesoamericana de Montaña), Altiplanicie y Depresión del Balsas. *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* se ha registrado en las cuatro provincias. Sin embargo, debe interpretarse que este taxón se encuentra distribuido en un área en la que más o menos convergen las cuatro provincias florísticas.

El género *Coryphantha* es endémico a Megaméxico I y en particular los tres taxones estudiados aquí se distribuyen solamente en territorio mexicano. Estos taxones forman parte del grupo de endemismos correlacionados con la aridez (Rzedowski, 1991a), en virtud de presentar una ocurrencia en la región Xerofítica Mexicana donde más del 50% de las especies que la habitan tienen una distribución restringida a esta área (Rzedowski, 1978). El género *Coryphantha* también contribuye significativamente en la aportación del elemento meridional en la flora de México, al participar con 54 taxones (Dicht y Luthy, 2003). La inclusión del género obedece al origen sudamericano de la familia Cactaceae (Rzedowski, 1991a). Este elemento geográfico es el más importante en las afinidades de la flora del país, ya que su contribución supera por cuatro veces al septentrional, toda vez que la mayor parte del territorio del país se ubica dentro del reino Neotropical (Rzedowski, 1991a).

Con relación a la distribución de estos taxones, el patrón exhibido es el de carácter intermedio propuesto por Rzedowski (1991b), en el cual, su área de ocurrencia abarca varias localidades de uno o varios estados. Este modelo de ocupación se presenta en más del 50% de los endemismos de las plantas mexicanas (Rzedowski, 1991b).

Fisiográficamente todos los taxones están distribuidos en la Depresión del Balsas, pero además *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens* se localiza en las provincias del Eje Volcánico Transversal y el Altiplano Mexicano y *C. retusa* subsp. *retusa* también en el Sistema Montañoso del Norte de Oaxaca. La Depresión del

Balsas esta circunscrita en el área de “tierra caliente”, que funciona como una isla ecológica que al igual que otras regiones similares, contienen la mayor parte de endemismos de la flora de México (Rzedowski, 1991b).

A pesar de que ecológicamente estos taxones se distribuyen en comunidades abiertas o semiabiertas, resulta difícil encontrarlas cuando su estado es vegetativo y están latentes, debido a la deshidratación y parcial enterramiento. Asimismo debido a su preferencia por los suelos planos, mismos que son propicios para el desarrollo de actividades agropecuarias y a la constante recolección con fines comerciales, se ha propiciado la merma de sus poblaciones, por lo que más bien deben ubicarse bajo el esquema de plantas raras. En consecuencia a las condiciones anteriores, varias localidades de Morelos reportadas como áreas de distribución de *Coryphantha elephantidens* (= *C. retusa* subsp. *elephantidens*) se caracterizan hoy en día, por carecer de estas poblaciones, ya sea porque estos sitios se han empleado para actividades agropecuarias, construcción de caminos, depósitos de basura o expansión de poblados. Entre ellas se encuentra Yautepec, Cocoyoc, Cañón de Lobos, Cuautla y los llanos de Cuernavaca.

En Guerrero, aunque se observaron actividades pecuarias, las poblaciones de *Coryphantha bumamma* no se encuentran en el mismo nivel de deterioro que Morelos, en parte debido a que las pendientes abruptas de la Depresión del Balsas dificultan estas actividades. La población muestreada en Oaxaca de *C. retusa* subsp. *retusa*, se desarrolla a orillas de la carretera de Huajuapán de León a Tonalá, sobre un terreno plano que es empleado como basurero. El poblado más cercano se encuentra a un kilómetro de distancia. En Acultzingo, donde se distribuye una población de *C. retusa* subsp. *elephantidens*, atraviesa un arroyo con aguas residuales provenientes de la ciudad de Acultzingo; en los alrededores del terreno donde prospera el taxón, se practica agricultura de temporal y a menos de un kilómetro de la localidad, sobre la carretera Acultzingo-Ciudad Mendoza, se encuentra otro basurero.

## CONCLUSIONES

Con base en los análisis multivariados se delimitaron dos especies: *Coryphantha bumamma* (C. Ehrenb.) Britton & Rose y *C. retusa* (Pfeiff.) Britton & Rose con una subespecie, *C. retusa* subsp. *elephantidens* (Lem.) Vázq.-Ben. *comb. et stat. nov.*

El concepto de especie fenética fue adecuado para solucionar el problema del complejo taxonómico planteado inicialmente y el empleo de las técnicas de agrupamiento y de ordenación permitieron delimitar taxonómicamente las unidades del grupo analizado.

Este grupo integrado por *Coryphantha bumamma*, *C. retusa* subsp. *elephantidens* y *C. retusa* subsp. *retusa*, presenta como carácter diagnóstico espinas radiales subuladas y la proporción del ancho de los tubérculos es el doble o  $\frac{3}{4}$  de su altura.

De los 80 caracteres analizados, el 87.5% (70 rasgos) son compartidos entre dos o los tres taxones.

El polen de los tres taxones es esferoidal, apolar, con simetría radiosimétrica y pericollado. La exina es subtectada, reticulada y homoheterobrocada. Los mayores diámetros de polen se encuentran en *Coryphantha bumamma*.

La distribución de las especies del complejo comprende las provincias fisiográficas Depresión del Balsas (*Coryphantha bumamma*, *C. retusa* subsp. *elephantidens*, y *C. retusa* subsp. *retusa*), Eje Volcánico Transversal, Altiplano Mexicano, Sierra Madre Oriental (*C. retusa* subsp. *elephantidens*) y Sistema Montañoso del Norte de Oaxaca (*C. retusa* subsp. *elephantidens* y *C. retusa* subsp. *retusa*).

El taxón con mayor amplitud geográfica y ecológica es *Coryphantha retusa* subsp. *elephantidens*. Su límite de distribución al norte es Zacatecas y hacia el sur Oaxaca. Su ocurrencia es disyunta. Las poblaciones de *Coryphantha bumamma* se localizan

en Guerrero, mientras que, las de *C. retusa* subsp. *retusa* se encuentran en Puebla y Oaxaca.

Los eventos fenológicos reproductivos ocurren durante el verano y parte del otoño. En general no se observó traslapamiento en el intervalo de duración y en el tiempo de ocurrencia de los diferentes eventos reproductivos.

*Coryphantha bumamma*, *C. retusa* subsp. *elephantidens* y *C. retusa* subsp. *retusa* son calcifugas. Preferentemente se desarrollan en comunidades abiertas sobre planicies y suelos someros de tipo Leptosol.

## BIBLIOGRAFIA

- Aarseen, L. W. y M. Burton. 1990. Maternal effects at four levels in *Senecio vulgaris* (Asteraceae) grown on a soil nutrient gradient. **Amer. J. Bot.** **77**: 1231-1240.
- Anderson, E. F. 1968. A systematic of *Obregonia*. **Cact. Succ. J. (Los Angeles)** **40**: 101-107.
- Anderson, E. F. 1986. A revision of the genus *Neolloydia* B. & R. (Cactaceae). **Bradleya** **4**: 1-27
- Anderson, E. F. 2001. **The Cactus Family**. Timber Press Inc. Oregon
- Anderson, E.F. y M. E. Ralston. 1978. A study of *Thelocactus* (Cactaceae) I. The status of the proposed genus *Gymnocactus*. **Cact. Succ. J. (Los Angeles)** **50**: 210-224.
- Anderson, E. F. y M., Stone 1971. A pollen analysis of *Lophophora*. **Cact. Succ. J. (Los Angeles)** **43**: 77-82.
- Arias, S., S. Gama y L. U. Guzmán-Cruz. 1997. Cactaceae. En: P. Dávila, J. L. Villaseñor, R. Medina y O. Téllez (eds.). Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Armbruster, W. S. 1993. Evolution of plant systems: hypothesis and tests with the neotropical vine *Dalechampia*. **Evolution** **47**: 1480-1505.
- Backeberg, C. 1938. **Blätt. Kakt.-Forsch.** (6): (10, 22).
- Backeberg, C. 1961. **Die Cactaceae**. Vol 5. Gustav Fischer. Jena.

- Backeberg, C. y F. M. Knuth. 1935. **Kaktus ABC**. Gyldendalske Boghandel. Passim. Copenhagen.
- Baker, M. y R. Johnson. 2000. Morphometric Analysis of *Escobaria sneedii* var. *sneedii*, *E. sneedii* var. *leei*, and *E. guadalupensis* (Cactaceae). *Systematic Botany* 25(4):577-587.
- Barthlott, W. y D. R. Hunt. 1993. Cactaceae. *In*: K. Kubitzki, J.G. Rohwer y V. Bittrich. (eds.). **The Families and Genera of Vascular Plants**. Vol. II Springer-Verlag. Berlin. pp. 161-197.
- Barthlott, W. y D.R. Hunt. 2000. Succulent Plant Research 5. **Seed-diversity in the Cactaceae subfam. Cactoideae**. David Hunt (ed.). Sherborne.
- Barthlott, W. y W. Rauh. 1974. Some notes on the Morphology, Palynology, and Geographical Variability of *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. **Nat. Cact. Succ. J. 29**: 113-115
- Baskin, C. y J. M. Baskin. 2001. **Seeds. Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination**. Academic Press. San Diego.
- Benson, L. 1982. **The Cacti of the United States and Canada**. Stanford University Press. Stanford.
- Berger, A. 1929. **Kakteen**. Stuttgart.
- Bidwel, R. G. S. 1990. Fisiología vegetal. AGT Editor, México, D.F.
- Boedeker, K. 1933. **Ein Mammillarien-Vergleichs-Schlüssel**. Verlang von J. Neumann-Neudamm.

- Bravo-Hollis, H. 1937. **Las Cactáceas de México**. UNAM. México.
- Bravo-Hollis, H. 1954. Iconografía de las Cactaceas Mexicanas. Cactaceas de las Mixtecas Altas. **Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México. 25:** 473-552.
- Bravo-Hollis, H. 1970. Una nueva especie del género *Coryphantha*. **Cact. Suc. Mex. 15:** 27-29.
- Bravo-Hollis, H. 1978. **Las Cactáceas de México**. 2.ed. vol. 1. UNAM. México.
- Bravo-Hollis, H. 1982. Nuevas combinaciones y Taxa VI. **Cact. Suc. Mex. 27:** 16-17.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. **Las Cactáceas de México**. 2<sup>a</sup>. ed. vol. 3. UNAM. México.
- Bremer, L. 1971. *Coryphantha asterias* y *Coryphantha durangensis*. **Cact. Suc. Mex. 16:** 61-62.
- Bremer, L. 1972. Descripciones de *Coryphantha* II. **Cact. Suc. Mex. 17:** 110-112.
- Bremer, L. 1973. Descripciones de *Coryphantha* III. **Cact. Suc. Mex. 18:** 54-56.
- Bremer, L. 1976. Descripciones de *Coryphantha*, IV. **Cact. Suc. Mex. 21:** 10-15.
- Bremer, L. 1977a. Descripciones de *Coryphantha* V. **Cact. Suc. Mex. 22:** 14-19.
- Bremer, L. 1977b. *Coryphantha elephantidens* var. *barciae*. **Cact. Suc. Mex. 22:** 64-66.
- Bremer, L. 1977c. *Coryphantha indensis*, una nueva especie. **Cact. Suc. Mex. 22:** 75-77.
- Bremer, L. 1978a. Descripciones de *Coryphantha* VI. **Cact. Suc. Mex. 23:** 38-41



- Bremer, L. 1978b. *Coryphantha difficilis*. **Cact. Suc. Mex. 23**: 92-93
- Bremer, L. 1979a. *Coryphantha neglecta* sp. nov. **Cact. Suc. Mex. 24**: 3-5.
- Bremer, L. 1979b. Descripciones de *Coryphantha* VIII. **Cact. Suc. Mex. 24**: 34-40.
- Bremer, L. 1979c. Descripciones de *Coryphantha* IX. **Cact. Suc. Mex. 24**: 62-65.
- Bremer, L. 1980a. Descripciones de *Coryphantha* X. **Cact. Suc. Mex. 25**: 68-72.
- Bremer, L. 1980b. *Coryphantha garessii* sp. nov. A new species from Zacatecas, México. **Cact. Succ. J. (Los Angeles) 52**: 82-83.
- Britton, N. L. y A. Brown. 1913. An illustrated Flora of the Northern United States. ed. 2. Scribner, Nueva York.
- Britton, N. L. y J.N. Rose. 1922. Two new genera of Cactaceae. **Bull Torrey Bot. Club 49**: 251-252.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1923. **The Cactaceae**. vol. 4. The Carnegie Institution. Washington. D. C.
- Brown, J. H. y M. V. Lomolino. 1998. Biogeography. Sinauer Associates, Inc. Sunderland.
- Buxbaum, F. 1958. The phylogenetic division of the subfamily *Cereoideae*, *Cactaceae*. **Madroño 14**: 177-206.
- Buxbaum, F. y E. Kurtz. 1950. Morphology of cacti. Abbey Garden Press. California.

- Buxbaum, F. 1974. Liste der Gattungs-Synonyme (Stand 1973). In: Endler-Buxbaum, **Die Pflanzenfamilie der Kakteen. Ein systematischer Wegweiser für Liebhaber und Züchter**. Albert Philler Verlag. Minden. pp. 144-153.
- Chittka, L., J. Spaethe, A. Schmidt y A. Hickelsberger. 2001. Adaptation, constraint, and chance in the evolution of flower color and pollinator color vision. In: L. Chittka y J. D. Thomson (eds.), **Cognitive Ecology of Pollination. Animal Behavior and Floral Evolution**. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 1-20.
- Clark, J. S., C. Fastie, G. Hurtt, S.T. Jackson, C. Johnson, G.A. King, M. Lewis, J. Lynch, S. Pacala, C. Prentice, E. W. Schupp, T. Webb III, y P. Wyckoff. 1998. Reid´s paradox of rapid plant migration. **BioScience** **48**: 13-24.
- Coyne, J. A. y Orr, H. A. 2004. Speciation. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Crisci, J.V. y F. López-Armengol. 1983. **Introducción a la teoría y práctica de la Taxonomía Numérica**. O.E.A. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington, D.C.
- Dafni, A. 1992. **Pollination Ecology. A practical Approach**. Oxford University Press, New York.
- De Vriese, W. 1839. **Tijdschr. Nat. Gesch. Physiol.** **6**: 53.
- Denisen, E. L. 1987. **Fundamentos de Horticultura**. Limusa. México.
- Dicht, R. y A. Lüthy. 2001. The genus *Coryphantha* (Engelm.) Lem. **Cact. Syst. Init. No. 11**: 7-21.

- Dicht, R. y A. Luthy. 2003. *Coryphantha*. Cacti of Mexico and Southern USA. Springer. Stuttgart.
- Dicht, R. y A. Luthy. 2005. The *Coryphantha elephantidens* group. A nomenclatural challenge. *Cactus and Succulent Journal* 77(3): 121-126.
- Doweld, A. B. 2000. An outline of the phylogenetic system of classification of the tribe Cactaceae. IV. System of classification of the subtribes *Cochemieinae-Pelecyporphorinae-Escobariinae-Cactinae*. ***Sukkulenty* 3**: 11-23.
- Endañu, H. E y E. López. 1997. **Flora cactológica de la cuenca del río Balsas en el estado de Guerrero**. Tesis de Licenciatura. UNAM, FES Iztacala. Edo. de México.
- Engelmann, G. 1856. Synopsis of the *Cactaceae* of the territory of the United States. ***Proc. Amer. Acad. Arts* 3**: 1-58.
- Erdtman, G. 1952. **Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms**. Almq. And Wilks., Stockholm.
- Ehrenberg, C. 1849. *Mammillaria bumamma*. ***Allg. Gartenzeitung* 17**: 245.
- Faegri, K. & van der Pijl, L. 1979. **The Principles of Pollination Ecology**. Pergamon Press, Oxford.
- Felker, P., C. Soulier, G. Leguizamón, y J. Ochoa. 2002. A comparison of the fruit parameters of 12 *Opuntia* clones grown in Argentina and the United States. ***Journal of Arid Environments* 52**: 361-370.
- FAO-UNESCO, 1999. **Base Referencial Mundial del Recurso Suelo. Informes sobre recursos mundiales de suelos** No. 84. FAO Roma, Italia.

- Foster, L. 1991. Ecological Implications of Genetic Variation in Plant Population. In: D. A. Falk y K. E. Holsinger (eds.), **Genetics and Conservation of Rare Plants**. Oxford University Press, New York, pp 31-44.
- Gegear, R. J. y M. Lavery. 2001. The effect of variation among floral traits on the flower constancy of pollinators. In: L. Chittka y J. D. Thomson (eds.), **Cognitive Ecology of Pollination. Animal Behavior and Floral Evolution**. Cambridge University Press, Cambridge, pp.1-20.
- Gentry, H. S. 1982. **Agaves of Continental North America**. The University of Arizona Press. Tucson.
- Gibson, A. C. y P.S. Nobel. 1986. **The Cactus Primer**. Harvard University Press. Cambridge.
- Glass, C. 1968. Inés. Notas de campo.
- Gold, D. B. 1967a. Las Cactáceas del estado de Guanajuato. **Cact. Suc. Mex. 12:** 33-35.
- Gold, D. B. 1967b. Las Cactáceas del estado de Guerrero. **Cact. Suc. Mex. 12:** 63-64.
- González-Quintero, L. 1967. Flora polínica y tipos de vegetación del Valle del Mezquital. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. IPN. México, D.F.
- González, M. G. 1995. Estudio comparativo de los granos de polen en los géneros *Stenocactus* y *Ferocactus* (Cactaceae). Trabajo para obtener el diploma de Especialista en Microscopía Electrónica Aplicada a las Ciencias Biológicas. UNAM, Facultad de Ciencias. México.

- Grant, V. 1975. **Genetics of Flowering Plants**. Columbia Univ. Press, Nueva York.
- Grant, V. 1989. **Especiación vegetal**. Limusa. México.
- Gual, D. M. 1995. Cañón del Zopilote. En Diego-Pérez, N y Fonseca, R. M. (eds.), **Estudios Florísticos de Guerrero**. UNAM, Facultad de Ciencias. México.
- Gurevitch, J., S. M. Scheiner y G. A. Fox. 2002. **The Ecology of Plants**. Sinauer Associates, Inc. Sunderland.
- Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2003. **Catálogo de Cactáceas Mexicanas**. UNAM, CONABIO. México.
- Haustin, E. 1986. **The Cactus Handbook**. Chartwell Books Inc. New Jersey.
- Hernández, H.M. y R.T. Barcenas. 1995. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert. I. Distribution patterns. **Conservation Biology** **9**: 1176-1188.
- Howard, D.J., R. W. Preszler, J. Williams, S. Fenchel y W. J. Boecklen. 1997. How discrete are oak species? Insights from hybrid zone between *Quercus grisea* and *Quercus gambelii*. **Evolution** **51**: 747-755.
- Hunt, D.R. y L.D. Benson. 1976. The lectotype of *Coryphantha*. **Cact. Succ. J. (Los Angeles)** **48**: 72.
- Hunt, D. 1977. Schumann & Buxbaum Recompiled (1). **Cact. Succ. J. Gr. Brit.** **39**: 37-40.
- Hunt, D.R. 1978. Amplification of the genus *Escobaria*. **Cact. Succ. J. Gr. Brit.** **40**: 97-100.

- Hunt, D.R. 1985. Ehrenberg's Beitrag zur Geschichte einiger mexicanischer Cacteen. **Bradleya 3**: 67-96.
- Hunt, D.R. (comp.) 1999. **CITES Cactaceae Checklist**. 2<sup>a</sup>. ed. Royal Botanic Gardens Kew y IOS. Milborne Port.
- INEGI. 2006. Anuario estadístico. Morelos. México.
- Jackson, L. M. 1970. **Análisis químico de suelos**. Omega. Barcelona
- Kromer, M. y K. L. Gross. 1987. Seed mass, genotype and density effects on growth and yield of *Oenothera biennis* L. **Oecologia 73**: 207-212.
- Kuntze, C. 1891. **Revisio generum plantarum vascularium 1**: 261. Leipzig.
- Kurtz, E. B., Jr. 1948. Pollen grain characters of certain Cactaceae. **Bull Torr. Bot. Club. 75**: 516-522.
- Lemaire, C. 1838. **Cactearum aliquot novarum ac insuetarum in horto Monvilliano cultarum accurata descriptio**. Paris
- Lemaire, C. 1839. **Cactacearum genera nova speciesque novae et omnium in horto monvilliano cultarum ex affinitatibus naturalibus ordinato nova indexque methodicus**. Paris.
- Lemaire, C. 1868. **Les Cacteés**. Librairie Agricole de la Maison Rustique. Paris.
- Leuenberger, B. E. 1976a. **Die Pollenmorphologie der Cactaceae und ihre Bedeutung fuer die Systematik, mit Beitragen zur Methodik resterelektronenmikroskopischer Pollenuntersuchungen und mit**

**EDV-unterstuetzten Korrelationsanalysen. Dissertationes  
Botanicae.** vol. 31. J. Cramer. Vaduz.

Leuenberger, B. E. 1976b. Pollen morphology of the Cactaceae. **Cact. Succ. J. Gr. Brit. 38:** 79-94.

Levin, D. A. 1978. The origin of isolating mechanisms in flowering plants. **Evol. Biol. 11:** 185-317

Levin, D. A. 2000. **The origin, expansion, and demise of plant species.** Oxford University Press. New York.

Marshall, W. T. y T. M. Bock. 1941. **Cactaceae.** Abbey Garden Press. Pasadena.

Martínez, A. D. 1985. **Las Cactáceas del estado de Morelos.** Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Morelos.

Martius, C. 1832. Beschreibung einiger Neuen Nopaleen. **Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. German. Nat. Cur. 16:** 323-362.

McGarigal, K., S. Cushman y S. Stafford. 2000. **Multivariate Statistics for Wildlife and Ecology Research.** Springer-Verlag. New York.

Meza, L. 1990. **Algunas consideraciones mesoclimáticas y de vegetación para el estado de Guerrero, México.** Tesis de Licenciatura. UNAM. Facultad de Ciencias. México.

Meza, L. y J. López. 1997. Vegetación y Mesoclima de Guerrero. En: Diego, N. y R. M. Fonseca. Estudios Florísticos en Guerrero. Número Especial 1: 1-53.

Michner, C. D. 1970. Diverse approaches to systematics. **Evol. Biol. 4:** 1-38.

- Miramontes F. 1978. **Interpretación agronómica de datos de análisis físicos y químicos de suelos y plantas.** SARH. México.
- Mittermeier, R. A. 1988. Primate Diversity and the Tropical Forest: Case Studies from Brazil and Madagascar and the Importance of Megadiversity Countries. *In:* Wilson, E. (ed.). **Biodiversity.** National Academy Press. Washington, pp. 145-154.
- Mottram, R. 1992. (1051) Proposal to conserve 5411<sup>a</sup>. *Coryphantha* against *Aulacothele* (Cactaceae). **Taxon** **41**: 339-340.
- Moreno, N. P. 1984. **Glosario Botánico Ilustrado.** Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos y CECSA. México.
- Munsell, 1975. **Soil Color Charts.** Macbeth Division of Kollmorgen Corporation, Baltimore.
- Nobel, P. S. 1998. **Los Incomparables Agaves y Cactus.** Trillas, México.
- Nowicke, J.W. 1975. Pollen morphology in the order Centrospermae. **Grana.** **15**: 51-77.
- Opik, H. y S. Rolfe. 2005. The physiology of flowering plants. Cambridge University Press. Cambridge.
- Poselger, H. 1853. Beitrag zur kakteenkunde. **Allg. Gartenzeitung** **21**: 102.
- Primack, R. B. 1980. Phenotypic variation of rare and widespread species of *Plantago*. **Rhodora** **82**:87-95
- Quesada, G. E., J. García. y R. L. Díaz. 2000. **Nomenclator: Cactáceas en Aguascalientes.** INIFAP. México.



- Quinn, J. A. 1978. Plant ecotypes: ecological or evolutionary units? **Bull. Torrey Bot. Club** **105**: 58-64.
- Radford, A.E., W.E. Dickison., J.R. Massey y C. R. Bell. 1974. **Vascular Plant Systematics**. Harper & Row. New York.
- Raguso, R. A. 2001. Floral scent, olfaction, and scent-driven foraging behavior. In: L. Chittka y J. D. Thomson. (eds.). **Cognitive Ecology of Pollination. Animal Behavior and Floral Evolution**. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 83-105.
- Reppenhagen, W. 1985. **Feldnummern-verzeichnis**. Arbeitskreises für Mammillarienfreude. Osnabrück.
- Roalson, E.H., E. Skog, y A. Zimmer. 2003. Phylogenetic Relationships and the Diversification of Floral Form in *Achimenes* (Gesneriaceae). **Syst. Bot.** **28** : 593-608.
- Rohlf, F. J. 1998. NTSYS-PC. **Numerical Taxonomy and Multivariate Análisis System**. Versión 2.0. User Guide. Exeter Software. Applied Biostatistics Inc. New York.
- Rowley, G. D. 1980. Pollination syndromes and cactus taxonomy. **Cact. Succ. J. Gr. Brit.** **42**: 95-98.
- Rzedowski, J. 1978. **La vegetación de México**. Limusa. México.
- Rzedowski, J. 1991a. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. **Acta Bot. Mex.** **14**: 3-21.

- Rzedowski, J. 1991b. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. **Acta Bot. Mex.** **15**: 47-64.
- Sánchez-Mejorada, H. 1982. Consideraciones Generales sobre la Clasificación de las Cactáceas. **Cact. Suc. Mex.** **27**: 3-9.
- Sánchez, M. E. 1996. *Coryphantha connivens* Britton *et* Rose, un nuevo registro para el estado de Querétaro. **Cact. Suc. Mex.** **41**: 68-72.
- Scheinvar, L. 1982. **La familia de las cactáceas en el valle de México**. Tesis doctoral. UNAM. Facultad de Ciencias. México.
- Schlichting, C. D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. **Ann. Rev. Ecol. Syst.** **17**: 667-693.
- Schmalzel, R., R. Nixon, A. Best y J. Tress 2004. Morphometric Variation in *Coryphantha robustispina* (Cactaceae). **Systematic Botany** **29(3)**: 553-568
- Schumann, K. 1898. **Gesamtbeschreibung der Kakteen**. J. Neumann. Neudamm, Neudamm. (Suppl. 1902).
- Schumann, K. 1903. Keys Monogr. Cact. 43
- Silva, J. F., M. C. Trevisian, C. A. Estrada y M. Monasterio. 2000. Comparative demography of two giant caulescent rosettes (*Espeletia timotensis* and *E. spicata*) from the high tropical Andes. **Global Ecology and Biogeography** **9**: 403-413.
- Smithson, A. 2001. Pollinator preference, frequency dependence, and floral evolution. In: L. Chittka y J. D. Thomson (eds.). **Cognitive Ecology of**

**Pollination. Animal Behavior and Floral Evolution.** Cambridge University Press, Cambridge. pp. 237-258.

Sneath, P.H.A. y R. Sokal. 1973. **Numerical Taxonomy.** W. H. Freeman and Company. San Francisco.

Stanton, M. L. 1985. Seed size and emergence time within a stand of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.): The establishment of a fitness hierarchy. **Oecologia 67:** 524-531.

Statgraphics 2003. Statgraphics Plus. Version 5.1. Copyright 1994-2002 for Statistical Graphics Corp. Manugistic Inc. California.

Stebbins, G. L. 1970. Adaptative reproduction of reproductive characteristics in angiosperms. I. Pollinator mechanisms. **Ann. Rev Ecol. Syst 1:** 307-326

Strasburger, E., F. Noll, H. Schenck y A.F.W. Schimper. 1993. **Tratado de Botánica.** Omega. 7<sup>a</sup>. ed. Barcelona.

Taylor, N. P. 1978. Review of the genus *Escobaria*. **Cact. Succ. J. Gr. Brit. 40:** 31-37.

Taylor, N. P. 1979. Further notes on *Escobaria*. **Cact. Succ. J. Gr. Brit. 41:** 17-20.

Thompson, K. y J.P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. **Journal of Ecology 67:** 893-921.

Tcherkez, G. 2004. Flowers. Evolution of the Floral Architecture of Angiosperms. Science Publishers, Inc. Enfield.

- Toledo, V.M. 1988. La Diversidad Biológica de México. **Ciencia y Desarrollo 14**: 17-30.
- Toledo, V.M. y Ma. De J. Ordóñez. 1998. El Panorama de la Biodiversidad de México: una revisión de los Hábitats Terrestres. *en*: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (eds.). **Biodiversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución**. UNAM. México. pp. 739-757.
- Tsukada, M. 1964. Pollen morphology and identification II. Cactaceae. **Pollen et Spores 6**: 45-84.
- Turesson, G. 1922. The species and the variety as ecological units. **Hereditas 3**: 100-113.
- Valiente-Banuet, A., F. Molina-Freaner, A. Torres, M. del C. Arizmendi y A. Casas. 2004. Geographic differentiation in the Pollination System of the Columnar Cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. **American Journal of Botany 91(6)**: 850-855.
- Van Campo, M. 1976. Pattern of pollen morphological variation within the taxa. In: K. Ferguson y J. Muller. (eds.). **The evolutionary significance of the exine**. Linnean Society Symposium Series No. 1. pp. 125-137.
- Van Dijk, H. 1989. Genetic variability in *Plantago* species in relation to their ecology. 4. Ecotypic differentiation in *P. major*. **Theor. Appl. Genet. 77**: 749-759.
- Villaseñor, J.L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. **Interciencia 28**: 160-167.
- Waser, N. M. 2001. Pollinator behavior and plant speciation: looking beyond the "ethological isolation" paradigm. In: L. Chittka y J. D. Thomson (eds.)

**Cognitive Ecology of Pollination. Animal Behavior and Floral Evolution.** Cambridge University Press, Cambridge. pp. 318-335.

White, R. E. 1997. Principles and Practice of Soil Science. The soil as a Natural Resource. John & Wiley. New York.

Zimmerman, A. D. 1985. **Systematics of the genus *Coryphantha*.** Ph. D. Thesis. University of Texas. Austin.

## ANEXO 1

### Matriz básica de datos

	BV570	BV603	BV608	BV930	BV931	BV932	BV934	BV936	BV937	BV938	BV939	BV940	BV941	BV945	BV950	BV951
1. Forma del tallo	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0
2. Diámetro del tallo	12.0	8.4	6.8	9.27	11.2	7.93	11.2	9.3	7.16	13.0	8.12	6.43	9.0	8.0	11.0	6.40
3. Altura del tallo	5.0	5.9	4.0	5.7	6.2	4.2	6.5	6.4	2.7	6.0	3.8	2.4	5.2	5.2	4.5	4.1
4. No. de tubérculos	75	37	18	59	36	33	40	22	38	88	45	39	38	43	90	36
5. Relación altura/diámetro del tallo.	0.41	0.70	0.58	0.61	0.55	0.52	0.58	0.68	0.37	0.46	0.46	0.37	0.57	0.65	0.40	0.64
6. Color aparente de la epidermis	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1
7. Altura del tubérculo	1.3	1.7	1.7	1.6	1.6	1.23	1.7	2.15	1.2	1.3	1.17	1.0	1.54	1.48	1.4	0.82
8. Ancho de la base del tubérculo	1.6	2.3	1.71	2.3	3.6	1.64	2.7	3.4	1.8	2.19	1.5	1.4	2.04	1.65	2.2	1.3
9. Relación altura/ancho tubérculo	0.81	0.74	0.99	0.70	0.44	0.75	0.62	0.63	0.66	0.60	0.78	0.71	0.94	0.82	0.63	0.63
10. Ancho del ápice del tubérculo	9.2	5.1	4.5	6.88	9.48	5.3	10.6	8.7	5.4	10.7	6.28	5.68	6.93	8.23	10.4	5.0
11. Largo del surco	1.24	1.07	1.17	1.0	1.1	1.46	1.16	1.38	0.87	1.11	0.89	0.87	0.96	1.0	1.15	0.80
12. Forma de la base del tubérculo	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0
13. Forma del ápice del tubérculo	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0
14. Forma del tubérculo en corte transversal.	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
15. Posición del tubérculo con relación al eje de la planta.	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
16. Largo de la aréola	1.0	0.37	0.33	0.48	0.69	0.49	0.70	0.52	0.42	0.62	0.67	0.51	0.5	0.51	0.75	0.53
17. Ancho de la aréola	0.46	0.29	0.27	0.4	0.43	0.29	0.38	0.32	0.30	0.37	0.37	0.27	0.35	0.37	0.40	0.28
18. Relación largo/ancho aréola	2.17	1.27	1.22	1.21	1.6	1.68	1.8	1.65	1.4	1.67	1.8	1.8	1.4	1.37	1.87	1.89
19. Forma de la aréola	0	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0

	BV570	BV603	BV608	BV930	BV931	BV932	BV934	BV936	BV937	BV938	BV939	BV940	BV941	BV945	BV950	BV951
20. Posición de la aréola con relación al tubérculo.	1	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0
21. Nú mero de espinas	7	7	8	9	8	10	9	9	10	8	14	12	12	10	8	12
22. Presencia de espinas subcentrales	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
23. Orientación de la espina inferior	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
24. No. de espinas laterales	6	4	4	6	4	6	4	6	6	6	10	10	4	4	6	10
25. Forma de las espinas laterales	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0
26. Arreglo de las espinas laterales	0	2	2	0	0	2	0	0	2	0	1	1	0	0	0	1
27. No. de espinas apicales	3	1	2	4	3	3	3	2	2	2	4	3	4	5	1	2
28. Forma de la espina inferior	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1
29. Largo de la espina lateral en corte transversal	1.58	0.54	0.54	0.94	1.67	0.56	1.63	1.28	0.58	1.51	0.56	0.55	1.09	0.72	1.37	0.65
30. Ancho de la espina lateral en corte transversal	1.35	0.54	0.49	0.84	1.35	0.52	1.31	1.41	0.53	1.39	0.53	0.50	1.05	0.60	1.28	0.68
31. Tipo de espina más corta	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0
32. Largo de la espina apical	1.07	1.31	1.34	1.45	1.54	1.5	1.35	1.03	1.37	0.73	1.23	1.10	1.4	1.65	1.17	1.08
33. Largo de la espina lateral	2.05	1.68	1.65	1.6	2.05	1.78	2.0	1.8	1.92	1.48	1.37	1.42	1.5	1.91	1.90	1.29
34. Largo de la espina inferior	2.14	1.2	1.17	1.1	1.84	1.16	2.0	1.7	1.17	1.6	1.14	1.16	1.28	1.38	1.92	1.0
35. Grosor de la espina apical	1.01	0.46	0.44	0.71	0.74	0.45	0.73	0.59	0.53	0.72	0.57	0.55	0.98	0.57	0.8	0.45
36. Grosor de la espina lateral	2.0	0.99	0.99	1.38	1.5	1.1	1.96	1.13	0.81	1.4	0.92	1.1	1.05	1.23	1.42	0.84
37. Grosor de la espina inferior	1.9	0.46	0.45	0.73	1.41	0.54	1.54	0.98	0.54	1.59	0.81	0.67	0.98	0.72	1.45	0.56
38. Consistencia de las espinas	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1
39. Color de las espinas	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	0
40. Color de la flor	1	2	2	1	0	2	0	0	2	1	1	1	1	1	1	1

	BV570	BV603	BV608	BV930	BV931	BV932	BV934	BV936	BV937	BV938	BV939	BV940	BV941	BV945	BV950	BV951
41. Ancho de la flor	39.66	58.41	56.83	56.04	60.73	54.43	61.33	74.85	56.83	47.02	45.54	48.3	62.07	40.81	43.62	49.89
42. Largo de la flor	43.95	44.2	46.32	41.32	48.04	44.6	49.65	69.27	48.8	38.87	43.80	37.26	46.0	41.0	42.71	47.51
43. Margen del ápice petaloide	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1
44. Largo del pericarpelo	11.90	10.7	10.15	10.7	10.34	9.13	11.68	16.40	13.3	11.68	11.11	9.71	11.07	12.45	10.79	9.63
45. Ancho del pericarpelo	5.65	6.04	6.51	5.19	5.68	5.53	6.0	5.85	5.81	5.22	6.34	4.79	5.94	5.94	5.09	5.50
46. Grosor de la pared del pericarpelo	1.5	1.24	1.28	2.0	1.98	1.81	1.62	1.72	1.86	1.71	1.33	1.03	1.79	2.06	1.83	1.40
47. Largo del ovario	5.01	3.94	3.80	3.30	4.49	3.88	4.83	4.67	3.89	5.37	4.33	4.64	4.94	3.43	3.61	4.60
48. Ancho del ovario	2.46	3.33	1.8	1.68	2.95	3.42	2.52	2.30	1.66	2.09	2.66	3.04	1.99	2.10	2.6	2.50
49. Ancho de la base del tubo receptacular	7.67	6.89	5.0	9.03	5.94	8.51	6.88	6.59	5.50	7.47	6.06	6.97	7.48	7.7	7.18	7.02
50. Ancho de la parte superior del tubo receptacular	12.65	13.04	16.6	17.65	20.80	22.6	26.09	14.77	15.23	14.79	15.66	11.37	16.62	12.99	14.94	15.73
51. Largo del tubo receptacular	9.2	14.47	10.43	7.78	11.68	8.54	13.09	8.76	8.27	9.18	9.39	5.56	10.51	9.24	8.99	10.78
52. Grosor de la pared del tubo receptacular	1.82	2.33	2.58	3.07	2.61	2.75	2.52	2.60	2.82	3.01	2.76	1.26	2.5	3.24	1.92	2.99
53. Largo de la columna	3.90	3.56	2.30	3.95	3.97	2.46	4.07	8.73	2.36	2.99	3.5	2.46	3.4	3.17	4.42	2.09
54. Largo de la porción distal estéril	0.88	2.36	1.32	1.38	1.71	2.88	1.40	1.68	1.68	1.09	1.16	0.84	4.18	1.84	0.75	1.15
55. Largo del estilo que sobrepasa a los filamentos	5.49	0.01	3.67	2.82	4.92	4.53	2.73	7.68	4.09	8.95	4.69	5.04	0.01	3.03	4.99	3.90
56. Largo de las escamas	2.18	1.51	3.15	2.8	1.51	3.10	3.15	3.19	4.39	0.87	2.6	3.05	1.9	2.3	2.48	3.6
57. Color de la garganta	0	2	2	1	0	2	0	0	2	0	1	1	1	1	1	1
58. Color de los filamentos	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	2
59. Largo de los filamentos	4.65	8.42	7.75	4.36	7.26	8.33	7.79	7.91	8.33	4.67	5.40	6.13	7.73	6.81	4.38	5.06
60. Largo de las anteras	1.74	2.0	1.89	1.77	2.63	2.24	2.68	2.45	2.25	1.95	2.18	2.08	2.17	2.38	2.03	2.33
61. Color del estilo	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1
62. Largo del estilo	19.76	21.07	17.65	12.68	22.4	21.53	20.68	25.96	20.63	20.98	18.19	15.48	17.93	18.39	17.68	13.10



	BV570	BV603	BV608	BV930	BV931	BV932	BV934	BV936	BV937	BV938	BV939	BV940	BV941	BV945	BV950	BV951
63. No. de lóbulos del estigma	6	6	6	3	8	6	8	8	7	7	8	8	5	7	6	6
64. Largo de los lóbulos del estigma	5.96	1.51	2.0	1.69	5.33	2.67	5.22	4.39	4.37	4.71	5.52	9.56	1.90	2.93	2.48	3.96
65. Color de los lóbulos del estigma	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
66. Distancia del extremo basal del pericarpelo al ovario.	4.16	1.54	2.0	1.84	2.43	2.0	2.08	2.04	1.25	3.2	2.53	2.17	2.63	1.93	2.85	2.04
67. Largo del fruto	42.0	21.86	21.70	31.21	22.80	23.2	38.3	42.8	20.5	39.7	20.3	23.0	26.84	32.74	39.2	22.82
68. Ancho del fruto	11.5	8.97	5.23	12.35	7.95	8.5	9.90	5.68	6.4	12.2	5.78	7.81	11.97	13.80	11.9	7.4
69. Largo de la semilla	3.52	2.23	2.23	2.27	2.67	2.28	2.71	2.40	2.24	3.73	2.10	2.12	2.21	2.35	3.09	1.97
70. Ancho de la semilla	1.56	1.15	1.10	1.16	1.23	1.19	1.31	1.19	1.18	1.7	0.96	0.88	1.13	1.17	1.39	0.95
71. Grosor de la semilla	1.39	0.98	0.98	0.94	1.03	0.99	1.06	1.01	1.0	1.41	0.73	0.81	0.87	0.89	1.17	0.77
72. Largo de la RHM	0.99	0.68	0.72	0.60	0.67	0.72	0.71	0.69	0.68	1.02	0.50	0.55	0.57	0.58	0.65	0.57
73. Relación ancho/largo de la semilla.	0.44	0.51	0.49	0.51	0.46	0.52	0.48	0.49	0.52	0.82	0.45	0.41	0.51	0.49	0.84	0.48
74. Diámetro polínico	79.1	69.68	76.0	70.35	54.4	72.0	60.8	65.70	68	80.0	59.3	57.6	68	72.0	80	61.6
75. No. de aberturas polínicas	13	12	15	9	11	15	13	13	13	9	9	9	9	11	14	10
76. Grosor de la exina	4	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	4.0	3.2	3.2	3.2	3.2	4.0	3.2
77. Diámetro de la lúmina	1	1	1	2.4	2.8	2.4	0.8	0.8	2.4	2.4	0.8	1	2.4	2.4	2.4	0.8
78. Ancho del muro	1.4	1	1	1	0.8	1	1.2	1.2	1.2	1.4	1.2	1.2	1	1.2	1.4	1.2
79. Grosor de las columelas	0.6	1.6	0.8	1.4	0.6	1	0.6	0.6	1.6	0.6	1.4	1.6	1.4	1	1.6	1.6
80. Relación sexina/nexina	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0

	BV953	BV954	BV955	BV963	BV970	BV975	BV983	BV987	BV988	BV993	BV997	BV568	B01	SA894	SG55	RT6961
1. Forma del tallo	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
2. Diámetro del tallo	15.4	6.6	9.6	8.22	9.5	7.6	7.71	7.80	9.57	6.8	8.0	16.0	7	7.5	8.2	8.0
3. Altura del tallo	7.1	2.8	5.8	3.5	5.8	4.73	5.2	4.8	6.27	5.2	4.0	7.2	4.3	4.7	3.7	4.5
4. No. de tubérculos	117	19	30	40	31	37	33	40	30	28	37	120	47	38	42	38
5. Relación largo/diámetro del tallo	0.46	0.42	0.41	0.42	0.61	0.62	0.67	0.61	0.65	0.76	0.5	0.45	0.61	0.62	0.45	0.5
6. Color aparente de la epidermis	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
7. Altura del tubérculo	2.9	1.06	2.5	1.4	1.5	1.17	1.68	1.59	1.55	1.7	1.34	2.2	0.8	1.2	0.80	1.0
8. Ancho de la base del tubérculo	3.8	1.69	4.0	1.64	3.0	1.48	1.68	1.92	1.6	3.2	1.5	2.8	1.2	1.35	1.3	1.5
9. Relación altura/ancho del tubérculo	0.76	0.62	0.62	0.85	0.5	0.80	1.0	0.82	0.96	0.52	0.90	0.78	0.66	0.88	0.61	0.66
10. Ancho del ápice del tubérculo	11.69	4.3	9.7	4.96	8.4	4.9	6.79	8.14	7.4	9.2	5.2	9.9	5.2	4.5	5.0	4.5
11. Largo del surco	1.1	1.06	1.41	0.94	1.3	0.87	1.0	0.93	0.86	1.5	0.91	1.2	0.8	0.8	0.9	0.85
12. Forma de la base del tubérculo	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
13. Forma del ápice del tubérculo	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
14. Forma del tubérculo en corte transversal	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	999	999	999	999
15. Posición del tubérculo con relación al eje de la planta.	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
16. Largo de la aréola	0.63	0.48	0.74	0.48	0.58	0.47	0.43	0.50	0.48	0.79	0.55	0.66	0.47	0.48	0.50	0.47
17. Ancho de la aréola	0.36	0.31	0.38	0.29	0.32	0.30	0.36	0.41	0.43	0.41	0.35	0.43	0.27	0.29	0.30	0.30
18. Relación largo/ancho de la aréola.	1.75	1.54	1.94	1.65	1.8	1.56	1.19	1.2	1.1	1.9	1.57	1.53	1.74	1.65	1.66	1.55
19. Forma de la aréola	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
20. Posición de la aréola	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
21. No. de espinas	7	7	8	12	8	14	11	10	12	8	14	8	12	14	12	12
22. Presencia de espinas subcentrales.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0

	BV953	BV954	BV955	BV963	BV970	BV975	BV983	BV987	BV988	BV993	BV997	BV568	B01	SA894	SG55	RT6961
23. Orientación de la espina inferior	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24. No. de espinas laterales	6	4	6	8	6	10	6	6	6	6	10	4	10	10	10	10
25. Forma de espinas laterales	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0
26. Arreglo de espinas laterales	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
27. No. de espinas apicales	1	2	2	3	3	3	5	3	5	2	3	2	3	3	3	3
28. Forma de la espina inferior	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1
29. Largo de las espinas laterales en corte transversal	1.60	0.49	1.40	0.72	1.23	0.45	0.73	0.73	0.51	1.41	0.56	1.54	999	999	999	999
30. Ancho de las espinas laterales en corte transversal	1.45	0.47	1.36	0.69	1.43	0.40	0.59	0.58	0.40	1.35	0.49	1.33	999	999	999	999
31. Tipo de espina más corta	0	0	0	0	0	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0
32. Largo de la espina apical	1.46	1.44	1.4	1.41	1.2	1.56	1.47	0.94	1.2	1.1	0.97	1.4	1.07	1.5	1.4	1.05
33. Largo de la espina lateral	1.98	1.41	2.1	1.6	2.2	1.52	1.68	1.08	1.58	1.6	1.21	2.3	1.32	1.5	1.6	1.4
34. Largo de la espina inferior	1.98	1.23	2.0	1.56	1.9	1.54	1.10	1.86	1.07	1.7	1.04	2.4	1.23	1.5	1.5	1.3
35. Grosor de la espina apical	0.72	0.48	0.76	0.47	0.75	0.39	0.53	0.50	0.45	0.50	0.53	0.75	0.45	0.39	0.47	0.45
36. Grosor de la espina lateral	1.4	1.14	1.1	1.07	1.26	0.78	0.90	0.84	1.05	1.26	0.90	1.6	0.85	0.80	1.05	1.0
37. Grosor de la espina inferior	1.4	1.06	1.3	0.71	1.45	0.43	0.51	0.53	0.58	1.3	0.60	1.6	0.54	0.5	0.5	0.6
38. Consistencia de las espinas	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
39. Color de las espinas	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0
40. Color de la flor	1	2	0	1	0	1	1	1	1	2	1	1	999	1	1	1
41. Ancho de la flor	48.98	53.7	61.47	35.08	64.52	41.29	47.65	50.81	51.44	65.94	40.10	45.79	999	41.0	38.3	40.5
42. Largo de la flor	40.80	43.16	58.49	40.36	53.43	34.76	43.48	43.72	41.04	56.05	42.0	47.21	999	38.0	40.0	38.6
43. Margen del ápice petaloide	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	0	999	1	1	1
44. Largo del pericarpelo	10.57	10.23	14.46	9.51	13.15	7.77	11.35	11.85	7.2	14.80	9.30	11.07	999	7.5	9.3	8.3

	BV953	BV954	BV955	BV963	BV970	BV975	BV983	BV987	BV988	BV993	BV997	BV568	B01	SA894	SG55	RT6961
45. Ancho del pericarpelo	5.33	5.83	5.94	6.13	5.97	5.18	5.96	6.16	4.75	5.27	5.6	5.65	999	5.2	6.0	5.5
46. Grosor de la pared del pericarpelo	1.18	1.66	1.63	1.44	1.57	1.31	1.83	2.02	1.77	1.61	1.2	1.61	999	1.0	1.0	1.0
47. Largo del ovario	4.15	3.87	4.94	5.86	4.96	3.85	2.88	3.98	2.81	4.70	4.0	3.54	999	3.9	4.5	4.0
48. Ancho del ovario	2.29	1.58	1.80	2.92	1.99	2.90	1.22	1.87	3.19	2.43	2.88	2.68	999	2.9	2.7	2.8
49. Ancho de la base del tubo receptacular	7.95	6.75	7.43	5.70	7.39	6.13	9.16	9.89	9.2	7.57	6.40	7.52	999	6.2	6.5	6.5
50. Ancho de la parte superior del tubo receptacular	15.72	18.34	20.21	12.37	14.88	14.97	15.08	15.39	17.30	14.45	15.3	14.47	999	12.5	11.8	12.2
51. Largo del tubo receptacular	10.61	8.40	12.56	8.36	10.45	8.51	6.69	9.26	11.04	9.20	6.41	10.45	999	8.5	7.5	7.3
52. Grosor de la pared del pericarpelo	2.24	2.40	3.17	1.31	3.36	2.29	3.21	3.04	2.85	3.41	2.40	2.30	999	2.3	2.5	2.4
53. Largo de la columna	5.54	2.76	3.52	2.45	5.18	1.42	3.03	3.32	3.40	4.71	2.31	4.96	999	999	999	999
54. Largo de la porción distal estéril	0.83	1.13	1.50	2.14	1.75	0.74	1.96	2.85	2.29	1.26	1.80	0.87	999	1.2	1.0	1.3
55. Largo del estilo que sobrepasa a filamentos	7.91	5.12	5.16	8.53	5.68	4.14	5.39	4.53	4.71	3.64	4.31	5.91	999	4.5	5.3	5.1
56. Largo de las escamas	2.70	4.05	4.39	4.5	0.97	2.05	2.5	1.8	2.0	2.62	2.40	2.59	999	999	999	999
57. Color de la garganta	2	2	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	999	999	999	999
58. Color de los filamentos	0	0	0	2	0	2	1	1	1	0	2	2	999	999	999	999
59. Largo de los filamentos	5.49	7.86	7.21	4.10	9.34	4.77	4.72	6.19	5.42	9.70	4.25	4.30	999	4.5	5.3	4.8
60. Largo de las anteras	2.32	1.95	2.53	1.74	2.33	2.07	2.52	2.41	2.59	2.33	2.2	1.76	999	2.0	2.2	2.18
61. Color del estilo	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	999	1	1	1
62. Largo del estilo	19.30	14.59	26.84	14.46	20.31	14.72	19.38	18.04	17.35	21.27	15.3	18.0	999	15.2	14.2	14.5
63. No. de lóbulos del estigma	5	6	8	8	8	8	7	6	6	8	8	5	999	8	8	8
64. Largo de los lóbulos del estigma	6.74	2.97	4.79	9.59	4.99	2.67	4.99	3.03	4.51	4.43	4.16	4.81	999	4.3	2.0	2.5
65. Color de los lóbulos del estigma	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	999	1	1	1	
66. Distancia del extremo basal del pericarpelo al ovario	2.39	2.23	4.23	2.89	3.08	2.20	1.52	4.06	2.47	2.5	2.5	2.93	999	999	999	999

	BV953	BV954	BV955	BV963	BV970	BV975	BV983	BV987	BV988	BV993	BV997	BV568	B01	SA894	SG55	RT6961
67. Largo del fruto	41.6	22.5	22.6	23.36	21.52	20.92	25.28	28.66	26.93	18.6	26.47	40.6	999	999	999	999
68. Ancho del fruto	12.3	6.71	7.83	6.31	6.87	9.78	15.27	11.69	11.20	9.87	10.38	12.7	999	999	999	999
69. Largo de la semilla	3.39	2.24	2.43	2.18	2.9	1.82	2.31	2.33	2.32	3.4	1.96	3.32	999	999	999	999
70. Ancho de la semilla	1.53	1.2	1.16	1.0	1.55	0.88	1.17	1.18	1.15	1.5	1.03	1.69	999	999	999	999
71. Grosor de la semilla	1.19	1.03	0.96	0.98	1.35	0.69	0.92	0.88	0.87	1.29	0.84	1.36	999	999	999	999
72. Largo de la RHM	0.65	0.67	0.70	0.64	0.67	0.57	0.57	0.58	0.57	0.66	0.60	0.71	999	999	999	999
73. Relación ancho/largo de la semilla	0.77	0.53	0.47	0.45	0.53	0.48	0.50	0.50	0.49	0.44	0.52	0.80	999	999	999	999
74. Diámetro polínico	85.6	66.4	69.6	59.2	61.6	56.0	68.8	65.9	77.6	60.0	59.2	80.8	999	999	999	999
75. No. de aberturas polínicas	14	13	12	11	13	12	13	12	9	14	12	12	999	999	999	999
76. Grosor de la exina	4.0	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	3.2	4.0	999	999	999	999
77. Diámetro de la lúmina	2.4	1.0	2.8	2.4	2.8	2.4	1.0	1.0	1.0	2.8	1.0	1.0	999	999	999	999
78. Ancho del muro	1.2	1.2	0.8	1.2	1.2	1.2	1.4	1.2	1.4	1.2	1.2	1.0	999	999	999	999
79. Grosor de las columelas	1.0	1.4	1.0	1.4	1.0	0.8	0.8	0.8	0.8	1.0	1.0	1.2	999	999	999	999
80. Relación sexina/nexina	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	999	999	999	999

	UG2000	BR266	BR1079	JSM1501	BAR165	B02
1. Forma del tallo	0	0	0	0	0	0
2. Diámetro del tallo	6.5	12.0	8.0	10.5	999	9.0
3. Altura del tallo	5.0	11	4.5	6.5	6.5	6.0
4. No. de tubérculos	30	34	30	30	28	30
5. Relación altura/diámetro del tallo	0.76	0.91	0.56	0.62	0.65	0.66
6. Color aparente de la epidermis	0	0	0	0	0	0
7. Altura de los tubérculos	1.5	1.5	3.0	1.6	1.5	1.7
8. Ancho de la base de los tubérculos	3.0	3.2	3.5	3.0	2.5	2.0
9. Relación altura/ancho del tubérculo	0.5	0.47	0.85	0.53	0.64	0.85
10. Ancho del ápice del tubérculo	9.7	8.5	999	8.3	8.0	999
11. Largo del surco	1.38	1.5	2.0	1.2	1.0	999
12. Forma de la base del tubérculo	1	1	1	1	1	1
13. Forma del ápice del tubérculo	1	1	1	1	1	1
14. Forma del tubérculo en corte transversal	0	999	999	999	999	999
15. Posición del tubérculo con relación al eje de la planta.	0	0	0	0	0	0
16. Largo de la aréola	0.70	0.55	0.60	0.50	0.50	0.60
17. Ancho de la aréola	0.38	0.30	0.40	0.30	0.30	0.30
18. Relación largo/ancho de la aréola	1.84	1.8	1.5	1.6	1.6	2.0
19. Forma de la aréola	0	0	0	0	0	1
20. Posición de la aréola con relación al tubérculo	1	1	1	1	1	1
21. No. de espinas	8	8	8	8	8	9
22. Presencia de espinas subcentrales	0	0	0	0	0	

	UG2000	BR266	BR1079	JSM1501	BAR165	B02
23. Orientación de la espina inferior	0	0	0	0	0	0
24. No. de espinas laterales	6	6	6	6	6	6
25. Forma de espinas laterales	1	1	1	1	1	1
26. Arreglo de espinas laterales	0	0	0	0	0	0
27. No. de espinas apicales	2	2	2	2	2	2
28. Forma de la espina inferior	0	0	0	0	0	1
29. Largo de la espina lateral en corte transversal	1.39	999	999	999	999	999
30. Ancho de la espina lateral en corte transversal	1.30	999	999	999	999	999
31. Tipo de espina más corta	0	0	999	0	0	999
32. Largo de la espina apical	1.37	1.3	1.5	1.4	1.4	999
33. Largo de la espina lateral	2.0	1.7	1.8	2.0	2.0	1.2
34. Largo de la espina inferior	2.0	1.5	999	1.8	1.8	999
35. Grosor de la espina apical	0.70	0.60	999	999	999	999
36. Grosor de la espina apical	1.55	1.2	999	999	999	999
37. Grosor de la espina inferior	1.43	0.98	999	999	999	999
38. Consistencia de las espinas	0	0	0	0	0	0
39. Color de las espinas	1	1	1	1	1	1
40. Color de la flor	1	0	1	1	1	1
41. Ancho de la flor	60.75	65.5	50.0	65.5	60.0	50.0
42. Largo de la flor	51.8	52.5	999	57.4	57.0	999
43. Forma del ápice petaloide	1	1	1	1	1	999
44. Largo del pericarpelo	13.7	12.5	999	12.5	12.0	999

	UG2000	BR266	BR1079	JSM1501	BAR165	B02
45. Ancho del pericarpelo	5.1	5.3	999	6.0	5.5	999
46. Grosor de la pared del pericarpelo	1.57	1.6	999	999	999	999
47. Largo del ovario	4.5	4.6	999	999	999	999
48. Ancho del ovario	2.33	2.2	999	999	999	999
49. Ancho de la base del tubo receptacular	7.45	6.3	999	6.5	999	999
50. Ancho de la parte superior del tubo receptacular	14.70	16.8	999	20.5	999	999
51. Largo del tubo receptacular	9.10	11.8	999	11.7	999	999
52. Grosor de la pared del tubo receptacular	3.21	2.75	999	999	999	999
53. Largo de la columna	4.01	999	999	999	999	
54. Largo de la porción distal estéril	1.35	1.70	999	999	999	999
55. Largo del estilo que sobrepasa a los filamentos	3.5	3.43	999	999	999	999
56. Largo de las escamas	2.5	999	999	999	999	999
57. Color de la garganta	0	0	0	999	0	999
58. Color de los filamentos	0	0	0	0	0	999
59. Largo de los filamentos	7.90	7.5	999	7.5	7.0	999
60. Largo de las anteras	2.53	2.5	999	2.5	2.5	999
61. Color del estilo	0	0	0	0	0	0
62. Largo de estilo	20.32	25.0	25.0	20.5	20.0	999
63. No. de lóbulos del estigma	8	8	6	8	8	999
64. Largo de los lóbulos del estigma	4.11	4.5	999	5.0	4.5	999
65. Color de los lóbulos del estigma	0	0	0	0	0	0
66. Distancia del extremo basal al ovario	2.38	999	999	999	999	999



	UG2000	BR266	BR1079	JSM1501	BAR165	B02
67. Largo del fruto	21.43	33.5	32.0	999	999	30.0
68. Ancho del fruto	9.66	10.0	10.0	999	999	12.0
69. Largo de la semilla	2.57	3.5	2.3	999	999	2.0
70. Ancho de la semilla	1.33	1.5	1.0	999	999	0.8
71. Grosor de la semilla	1.27	999	999	999	999	999
72. Largo de la RHM	0.69	999	999	999	999	999
73. Relación ancho/largo semilla	0.51	0.43	0.43	999	999	999
74. Diámetro polínico	59.7	999	999	999	999	999
75. No. de aberturas polínicas	14	999	999	999	999	999
76. Grosor de la exina	3.2	999	999	999	999	999
77. Diámetro de la lúmina	2.8	999	999	999	999	999
78. Ancho del muro	1.2	999	999	999	999	999
79. Grosor de las columelas	1.0	999	999	999	999	999
80. Relación sexina-nexina	0	999	999	999	999	999