



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**POSGRADO EN CIENCIAS
BIOLÓGICAS**

FACULTAD DE CIENCIAS

Contribución al estudio taxonómico de
Mammillaria supertexta
y *M. dixanthocentron*
de la serie *Supertextae* (Cactaceae)

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO
DE

**MAESTRA EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA VEGETAL)**

P R E S E N T A

CARMEN PATRICIA NOVOA LARA

**DIRECTORA DE TESIS:
DRA. PATRICIA DOLORES DÁVILA ARANDA**



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.

DEDICATORIAS

A **Marianita** y **Arturo** quienes son parte esencial de mi vida.

A mis **hermanos** Mimi, Gaby, Pepe, Alonso, Beto, Mary, Lupita, Coco, Cruz, Luz y en especial a Ana (a ti que ya no estas con nosotros, siempre te llevare en mi corazón y en mis pensamientos), porque han estado conmigo en las buenas y en las malas, a todos los quiero mucho.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi profundo agradecimiento a la Dra. Patricia Dávila Aranda, por aceptarme como su alumna y dirigir esta tesis, así como darme la oportunidad de terminarla (después de tanto tiempo).

Al Dr. Salvador Arias Montes y la Dra. Alicia Enriqueta Brechú Franco, miembros del Comité Tutorial, por el seguimiento dado a la misma y sus importantes contribuciones.

A la Dra. Hilda Flores Olvera y al Dr. Oswaldo Téllez Valdés, quienes enriquecieron el manuscrito final con sus correcciones, observaciones y sugerencias.

Al Dr. Salvador Arias Montes por su ayuda incondicional que me brindó desde los inicios de esta tesis, por facilitarme literatura, por su asesoría y comentarios en la taxonomía del género *Mammillaria* (Cactaceae), por su tiempo y lo más importante por creer en mí.

A la Biól. Yolanda Hornelas Orozco del Servicio Académico de Microscopía Electrónica del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM por la toma de fotografías de las semillas.

A Ulises Guzmán por su ayuda en el trabajo de campo y por sus valiosos comentarios acerca de las Mammillarias.

A la M. en C. Susana Gama, por su ayuda y asesoría para el uso de programas de cómputo, así como la elaboración de mapas.

Al Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM, por su apoyo en infraestructura para realizar esta investigación, en especial al laboratorio de Cactáceas. A los herbarios MEXU (Herbario Nacional de México), US (Herbario

Nacional de los Estados Unidos) y K (Herbario de Kew), por los prestamos de ejemplares.

A Estela Sandoval del laboratorio de Anatomía del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM, por apoyarme con el foto microscopio donde se midieron las semillas.

A Arturo Becerra, por su amor y compañía. Por su gran apoyo moral para que yo terminara este trabajo y por recordarme a cada momento que todo lo que se empieza se tiene que terminar.

A mis compañeros del Jardín Botánico de la UNAM; a los que me han proporcionado información y ayuda, Gabriel Olalde, David Aquino y Daniel Sánchez y a los que de alguna manera me han brindado compañía y buenos deseos, Estela Sandoval, Gabriel Olalde, Dr. Quero, Susana Gama, Bárbara Estrada, Alejandra Escamilla.

A las familias Valenzuela Orozco (Churritos, David y Bruno); Delaye Pascual (Betty, Luis, Sofía y Camila); Bortolini Muñoz (Adriana, Luis y Ximena); Romero Sakurai (Yukiko, Marco y Toshimi), quienes en reuniones, me recordaban que tenía una tesis pendiente que terminar. Gracias por su gran amistad.

INDICE GENERAL

1. Resumen	1
2. Introducción	2
3. Antecedentes	5
3.1. La tribu Cactae y la subtribu Cactinae	5
3.2. El género <i>Mammillaria</i>	5
3.2.1. Descripción	6
3.2.2. Distribución	6
3.2.3. Historia de la clasificación	6
3.3. Serie <i>Supertextae</i>	10
3.3.1. Aspectos taxonómicos de <i>Mammillaria supertexta</i> , <i>M. lanata</i> , <i>M. dixanthocentron</i> y <i>M. flavicentra</i> .	16
3.3.2. <i>Mammillaria supertexta</i>	16
3.3.3. <i>M. lanata</i>	18
3.3.4. <i>M. dixanthocentron</i>	18
3.3.5. <i>M. flavicentra</i>	19
3.4. Micromorfología de la cubierta seminal	21
3.5. Análisis fenético	24
4. Objetivos	26
4.1. Objetivo general	26
4.2. Objetivos particulares	26
5. Materiales y métodos	27
5.1. Revisión de la literatura	27
5.2. Trabajo de herbario	27
5.3. Trabajo de campo	27
5.4. Trabajo de invernadero	29
5.5 Trabajo de laboratorio	29
5.5.1. Tamaño de las semillas	29
5.5.2. Micromorfología de la cubierta seminal	29

5.6. Análisis fenético	32
5.6.1. Análisis de conglomerados	33
5.6.2. Método de ordenación	33
6. Zona de estudio	37
7 Resultados	39
7.1. Descripción morfológica de las semillas maduras	39
7.1.1. Morfología general	39
6.1.2. Estructura primaria	39
6.1.3. Estructura de la pared periclinal	39
6.1.4. Región Hilo Micrópilo	40
7.2. Análisis fenético	49
7.2.1. Análisis de agrupamiento	49
7.2.2. Análisis de componentes principales	52
8. Discusión	57
9. Conclusiones	62
10. Clave para la identificación de las especies	64
11. Descripciones de las especies	65
12. Literatura citada	73

INDICE DE CUADROS Y FIGURAS

Cuadros

1 Resumen de la Historia Taxonómica del género <i>Mammillaria</i> y caracteres utilizados en el reconocimiento de especies	7
2 Clasificación del género <i>Mammillaria</i>	9
3 Historia Taxonómica de la serie <i>Supertextae</i> (= <i>Elegantes</i>) de la Sección <i>Subhydrochylus</i>	13
4. Comparación de caracteres morfológicos utilizados por diferentes autores.	20
5 Localidades de las 14 poblaciones de estudio	28
6 Caracteres, estado de carácter y su codificación	35
7 Tamaño de las semillas de las 14 poblaciones de estudio, incluyendo media, desviación estándar y coeficiente de variación.	40
8 Características generales de las semillas de las 14 poblaciones	41
9 Matriz de valores característicos	52
10 Matriz de vectores característicos	53

Figuras

1 Mapa de distribución de la serie <i>Supertextae</i> (Pilbeam, 1980).	10
2 Lectotipo de <i>Mammillaria supertexta</i> Mart. ex Pfeiff. que se encuentra en el herbario de Munich con el No. 116. 1987.	17
3 Lectotipos de (A) <i>M. dixanthocentron</i> y (B) <i>M. Flavicentra</i>	19
4 Topografía mostrando las distintas regiones que la conforman	31
5 Mapa de ubicación de las poblaciones de estudio.	38
6 Microfotografías de semillas. Población 1 y 2	42
7 Microfotografías de semillas. Población 3 y 4	43
8 Microfotografías de semillas. Población 5 y 6	44

9 Microfotografías de semillas. Población 7 y 8	45
10 Microfotografías de semillas. Población 9 y 10	46
11 Microfotografías de semillas. Población 11 y 12	47
12 Microfotografías de semillas. Población 13 y 14	48
13 Fenograma que muestra el agrupamiento entre las 14 poblaciones empleando el coeficiente de distancia. (Coeficiente de correlación cofenética= 0.85610)	50
14 Fenograma que muestra el agrupamiento entre las poblaciones empleando el coeficiente de correlación. (Coeficiente de correlación cofenética= 0.86104)	51
15 Representación de las poblaciones en un espacio bidimensional de caracteres conformado por un Análisis de Componentes Principales 1 vs 2.	55
16 Representación de las poblaciones en un espacio bidimensional de caracteres conformado por un Análisis de Componentes Principales. 1 vs 3.	56
17 Mapa de distribución de las especies de <i>Mammillaria</i> incluidas en este estudio.	61

Anexos

I Matriz básica de datos con 46 caracteres	80
---------------------------------------------------	----

1. RESUMEN

Se contribuye al estudio taxonómico de *Mammillaria supertexta* que incluye a *M. lanata*, así como a *M. dixanthocentron* y *M. flavicentra* que pertenecen a la serie *Supertextae* (Cactaceae) que se distribuyen en el Valle de Tehuacan-Cuicatlán. El trabajo se basó en un análisis morfológico de atributos vegetativos y reproductivos de material vegetal colectado en campo de 14 poblaciones. Con el análisis micromorfológico de la semilla mediante microscopía electrónica de barrido (MEB), se reportan por primera vez para las especies aquí estudiadas, caracteres tales como: características externas de la semilla (forma, simetría en forma lateral y relación longitud-ancho), apariencia de la testa (lustre), escultura de la testa (escultura multicelular), características de las células individuales (forma), límite de las células anticlinales (relieve del borde, curvatura de las células límite, ondulaciones y unión de las células), estructura de las células periclinales (relieve y microrelieve), región hilo micrópilo RHM (tamaño, orientación, posición relativo al margen de la testa, configuración y forma del complejo hilo-micrópilo). Estos caracteres dan una descripción extensa de la semilla de las especies estudiadas. También se realizó un estudio fenético de las 14 poblaciones utilizando un análisis de conglomerados y método de ordenación. Se emplearon 46 caracteres morfológicos, 17 vegetativos y 29 reproductivos para 14 OTUs. Los fenogramas de distancia y de correlación mostraron algunas diferencias en la asociación de los taxa. El análisis de componentes principales concuerda, en términos generales, con los agrupamientos construidos en los fenogramas y en los análisis de componentes principales definiendo cuatro especies: (P2, P4, P7) *Mammillaria supertexta*, (P3) *M. lanata*, (P1, P6, P13, P14) *M. dixanthocentron* y (P5, P8, P9, P10, P11, P12) *M. flavicentra*. Se presenta la clave de identificación de estas especies y las descripciones taxonómicas.

2. INTRODUCCIÓN

Las cactáceas son autóctonas del continente americano y se distribuyen principalmente en las zonas áridas y semi-áridas, aunque también se presentan en zonas tropicales y templadas (Bravo-Hollis, 1978). México es un país rico en cactáceas, en él se encuentra uno de los principales centros de diversidad para la familia, además de otros dos localizados en América del Sur (Arias, 1993), con 669 especies y 244 subespecies aceptadas, agrupadas en 63 géneros. De estos, 25 géneros, 518 especies y 206 subespecies son endémicos para México (Guzmán et al., 2003). En la familia Cactaceae al igual que en otras familias, existe una alta diversidad y complejidad taxonómica, tanto a nivel Infra como supragenérico (Arias, 1998). Frecuentemente se dice que la taxonomía de esta familia es un verdadero caos, pues debido a la diversidad y disimilitud de los sistemas de clasificación en uso, la nomenclatura es casi tan variable como autores hay (Sánchez-Mejorada, 1982). Desde Linneo hasta nuestros días la delimitación de géneros y especies ha variado de acuerdo al autor y sobre todo a las bases que se han tomado para su clasificación. Linneo (1753) reconoció 22 especies y él las unió en un sólo género al que nombró *Cactus*. A finales del siglo XIX, Schumann (1897-1898) hizo un recuento de 672 especies que habían sido descritas y las ordenó en 21 géneros. En el siglo XX, con base a un estudio integral de la familia, los norteamericanos Britton y Rose (1919-1923) reconocieron 1,235 especies, mismas que integraron en 124 géneros. Posteriormente, Backeberg (1958-1962) enumeró 220 géneros con más de 3,000 especies. El mismo autor en 1966, reconoció 3,100 especies agrupadas en 236 géneros. Varios años mas tarde Hunt (2006) reconoció 127 géneros con 1816 especies.

Estos sistemas de clasificación han ido evolucionando de acuerdo con el adelanto en el conocimiento del grupo respecto a la morfología, genética, fitoquímica, distribución geográfica, etc. (Sánchez-Mejorada, 1982).

Las Cactáceas representan un grupo vegetal con importante complejidad taxonómica y nomenclatural (Cota y Wallace, 1996). Esto se debe en parte, a que los procesos de hibridación y reproducción vegetativa en esta familia son bastante comunes. Sin embargo, hay autores como Sánchez-Mejorada, (1982); Guzmán et al. (2003), que señalan que el conocimiento taxonómico también se ve afectado por una serie de condiciones específicas que son:

1. La existencia de descripciones incompletas y sin localidad de colecta.
2. La existencia de múltiples descripciones de diversas formas o variantes de una misma especie, como especies distintas.
3. La falta de ilustraciones del tipo de muchas especies.
4. El desconocimiento de la distribución geográfica y variabilidad de las especies.
5. La escasez de material de herbario.

Con excepción de *Opuntia*, el género *Mammillaria* es probablemente el más diverso dentro de las cactáceas, ya que representa el 10% de las especies de toda la familia. La mayoría de los taxa que integran éste género, crecen en México (Craig, 1945; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Barthlott y Hunt, 1993). Si bien existe una clasificación infragenérica que permite reconocer subgéneros, secciones y series taxonómicas (Hut, 1977; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Lüty, 1995), es necesario un minucioso y extensivo estudio de campo, que permita obtener mayores conocimientos sobre la distribución, variabilidad y relaciones entre diferentes poblaciones, grupos de poblaciones y especies (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). Las especies de la serie *Supertextae*, al igual que las otras tres series que integran la sección *Subhydrochylus* del subgénero *Mammillaria* (Cuadro 2), presentan diversos problemas taxonómicos tales como la existencia de grupos confusos de difícil entendimiento (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991) y que requieren estudios detallados utilizando diferentes marcadores filogenéticos como por ejemplo de semillas, polen, componentes químicos y moleculares entre otros. Algunos de los complejos que integran la serie *Supertextae* son el de *M. supertexta* y *M. dixanthocentron* (Hunt, 1981, 1983, 1984,

1985, 1987); donde a *M. lanata* la relacionan con *M. supertexta* (Pilbeam, 1980; Anderson, 2001; Hunt, 2006) mientras que *M. flavicentra* parece estar más relacionada con *M. dixanthocentron* (Pilbeam, 1980; Hunt, 1981; Guzmán et al., 2003), aunque recientemente Hunt (2006), acepta a *M. flavicentra* como especie provisionalmente reconocida. Con el presente estudio se pretende contribuir al esclarecimiento de estos complejos, mediante un detallado estudio fenético.

3. ANTECEDENTES

3.1 La tribu *Cacteae* y la subtribu *Cactinae*

La tribu *Cacteae*, se distribuye principalmente en Norteamérica. Se caracteriza por tener especies terrestres, neófitas y caméfitas. Son preferentemente pequeñas pero las hay de tallas muy grandes. Su hábito es principalmente globoso y/o cilíndrico. Poseen costillas o tubérculos. La tribu a la vez se divide en cuatro subtribus: *Echinocactinae*, *Thelocactinae*, *Cactinae*, y *Coryphanthinae*. La subtribu *Cactinae* se caracteriza principalmente por incluir especies pequeñas (2 cm de altura y diámetro), hasta muy grandes (mayores de 2 m de altura o de 1 m de diámetro). Estas pueden ser subglobosas, globosas o cortamente cilíndricas hasta toneliformes o largamente columnares. Tienen costillas más o menos tuberculadas o a veces carecen de ellas y únicamente tienen tubérculos bien diferenciados. Sus aréolas son monomorfas y dimorfas. Las flores tienen el tubo receptacular desnudo o provisto de escamas carentes de lana axilar. El fruto es semiseco o carnoso y jugoso. Las semillas presentan la testa foveolada o reticulada, de color negro o castaño. El perispermo puede o no estar presente. En la subtribu *Cactinae* se ubica el género tipo de la familia, *Mammillaria* Haw. (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

3.2. El género *Mammillaria*

El nombre *Mammillaria* deriva del Latín *Mammilla*, pezón o tubérculos (Anderson, 2001). El reconocimiento de las especies de este género es complejo. Aún cuando ha habido exploraciones intensivas desde hace más de dos siglos, en este grupo se siguen encontrando taxa nuevos (Guzmán et al. 2003)

3.2.1 Descripción

Las especies de *Mammillaria* se pueden reconocer fácilmente por su corto crecimiento, son generalmente globosas, tuberculadas, solitarias y algunas forman colonias. Los tubérculos son usualmente cónicos, tienen espinación apical, carecen de surcos y tienen aréolas dimorfas bien definidas, donde las flores surgen de la base de los tubérculos. Algunas de las especies tienen savia lechosa, mientras que en otras es semilechosa o acuosa. Las flores nacen de las aréolas axilares más viejas, son pequeñas, campanuladas o en forma de embudo y tienen pericarpelos desnudos. Los frutos son parecidos a bayas alargadas, de blanco-amarillos a rojo brillante (Anderson, 2001).

3.2.2. Distribución

El género se distribuye desde el sur de los Estados Unidos hasta el norte de Sudamérica y en las Antillas. México es su principal centro de diversidad, con alrededor del 95% de las taxa que lo componen. Las especies de este género se encuentran creciendo desde los litorales hasta los 3000 msnm. La mayoría se encuentran en zonas áridas y subáridas, aunque algunas alcanzan las zonas templadas (Craig, 1945; Pilbeam, 1980; Gibson y Nobel, 1986; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

3.2.3 Historia de su clasificación

El nombre de *Mammillaria* fue propuesto por Adrian Hardy Haworth (1812), aún cuando este nombre había sido usado por primera vez por Stackhouse (1809), para referirse a un grupo de algas. Por lo cual, Britton y Rose (1923) propusieron el nombre de *Neomammillaria*. En 1930 el Congreso Internacional de Botánica aceptó el nombre de *Mammillaria* como *nomen conservanda* (Craig, 1945; Gibson y Nobel, 1986; Pilbeam, 1980).

Cuadro 1. Resumen de la Historia Taxonómica del género *Mammillaria* y caracteres utilizados en el reconocimiento de especies.

AUTOR	AÑO	NUMERO DE ESPECIES	PRINCIPALES CARACTERES
Pfeifer	1837	Más de 90	Espinas (tamaño,color) Tubérculos (forma, tamaño, color)
Lemaire	1839	No se menciona	Tubérculos (forma y tamaño)
Salm-Dick	1850	No se menciona	Tubérculos (arreglo)
Schumann	1898	No se menciona	Savia (acuosa, lechosa)
Britton y Rose	1923	150	Espinas (forma, tamaño) Savia (acuosa lechosa) Semilla (color)
Craig	1945	238	Espinas (forma, número) Savia (acuosa, lechosa) Tubérculos (tamaño, arreglo) Flor (tamaño) Tepalos internos y externos (color, tamaño) Lóbulos del estigma (número, color) Semilla (color)
Pilbeam	1980	210	Savia (acuosa, semilechosa y lechosa) Flor (forma, color) Semilla (color)
Hunt	1983 a 1987	164	Espinas (número, tamaño) Savia (acuosa, semilechosa y lechosa) Flor (forma) Semilla (tamaño, ornamento)
Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada	1991	223	Tallo (forma) Savia (acuosa, semilechosa y lechosa) Tubérculos (tamaño y consistencia) Espinas centrales y radiales (tamaño, forma, número) Flor (tamaño, color, forma) Tepalos internos y externos (color, tamaño) Lóbulos del estigma (número, color) Fruto (forma, color) Semilla (ornamento)
Lüthy	1995	148	Tallo (tamaño, forma) Savia (acuosa, semilechosa y lechosa) Tubérculos (forma, tamaño y consistencia) Espinas centrales y radiales (tamaño, forma, número) Flor (tamaño, forma,color) Semilla (tamaño, color, microestructura) Histología (hipodermis y epidermis) Contenido bioquímico (alcaloides) Cariología
Hunt	2006	163	Savia (acuosa y semilechosa) Flores (tamaño, color) Espinas Centrales (forma, tamaño) Tubérculos (con savia, sin savia, forma) Cuerpo (forma)

En el Índice Internacional de Nombres de Plantas (2004) aparecen más de mil binomios publicados de *Mammillaria*, la mayoría sin una previa descripción (Hunt, 1977). El número de especies varía de acuerdo con los diferentes sistemas de clasificación que existen (Cuadro 1).

En *Mammillaria*, como en el resto de las cactáceas, existen pocas propuestas filogenéticas. Para la familia Cactaceae existen algunas filogenias con base en secuencias de DNA del cloroplasto (Nyffeler, 2002; Arias et al. 2003; Edwards et al. 2005). De los estudios actuales en *Mammillaria* podemos mencionar el de Butterworth (2002), enfocado a la sistemática molecular de la tribu Cacteeae basada en el intron *rp/16* del DNA del cloroplasto. En este trabajo se incluyeron 66 especies de la tribu, de las cuales las especies de *Mammillaria* estudiadas fueron: *M. benekei*, *M. candida*, *M. decipiens*, *M. glassi*, *M. haageana*, *M. halei*, *M. jaliscana*, *M. karwinskiana*, *M. longimamma*, *M. magnifica*, *M. plumosa*, *M. poselgeri*, *M. senilis*, *M. voburnensis*, y *M. yaquensis*. En este estudio se comprobó la monofilia de la tribu Cacteeae donde se ubica el género *Mammillaria*, sin embargo, también se encontró que este género no es monofilético. Posteriormente Butterworth et al. (2004), hicieron un estudio filogenético del género *Mammillaria* usando el intron *rp/16* y el espaciador intergenético *psbA-trnH* del DNA del cloroplasto, utilizando 125 especies de cactáceas donde 113 son del género *Mammillaria*. Con este trabajo se confirmó que se trata de un género no monofilético. Sin embargo, La serie *Supertextae* (*M. albilanata*, *M. haageana*, *M. dixanthocentron*, *M. supertexta*, y *M. huitzilopochtli*), se recuperó como un grupo monofilético, aunque con un soporte bajo (63% de bootstrap).

La clasificación del género más reciente es la de Hunt (2006). En este trabajo la savia (acuosa, semilechosa y lechosa) es usada como un carácter muy importante para dividir al subgénero *Mammillaria* en varias secciones las cuales se subdividen a su vez en series (Cuadro 2).

Cuadro 2. Clasificación de Hunt (2006) del género *Mammillaria*.

SUBGÉNEROS	SECCIONES	SERIES
1.- <i>Ohemea</i>		
2.- <i>Dolichothele</i>		
3.- <i>Phellosperma</i>		
4.- <i>Chilita</i>		
5.- <i>Krainzia</i>		1.- <i>Longiflora</i>
6.- <i>Cochemia</i>		2.- <i>Herrerae+Pectinifera</i>
7.- <i>Mammilopsis</i>		
8.- <i>Mammillaria</i>	<i>Hydrochylus</i>	1.- <i>Lasiacanthae</i>
		2.- <i>Stylothelae</i>
		3.- <i>Proliferae</i>
		4.- <i>Sphacelatae</i>
		5.- <i>Decipiens</i>
		6.- <i>Leptocladodae</i>
		1.- <i>Heterochlorae</i>
		2.- <i>Rhodanthae</i>
		3.- <i>Polyacanthae</i>
		4.- <i>Supertextae</i>
<i>Mammillaria</i> (= <i>Galactochylus</i>)	1.- <i>Leucocephalae</i>	
	2.- <i>Mammillaria</i>	
	3.- <i>Polyedrae</i>	

3. 3. Serie *Supertextae*

El número de especies que integra la serie *Supertextae* varia, según el autor, entre 4 y 27 (Cuadro 3). La serie se distribuye desde el sur del Eje Volcánico hacia el sureste de México cruzando por Centro América (Guatemala y Honduras) y hasta el norte de Sudamérica (Colombia y Venezuela) (Hunt, 2006). En México se distribuye a través de los estados de Colima, Guerrero, Puebla, Oaxaca, Veracruz, Chiapas y Yucatán (Figura 1).

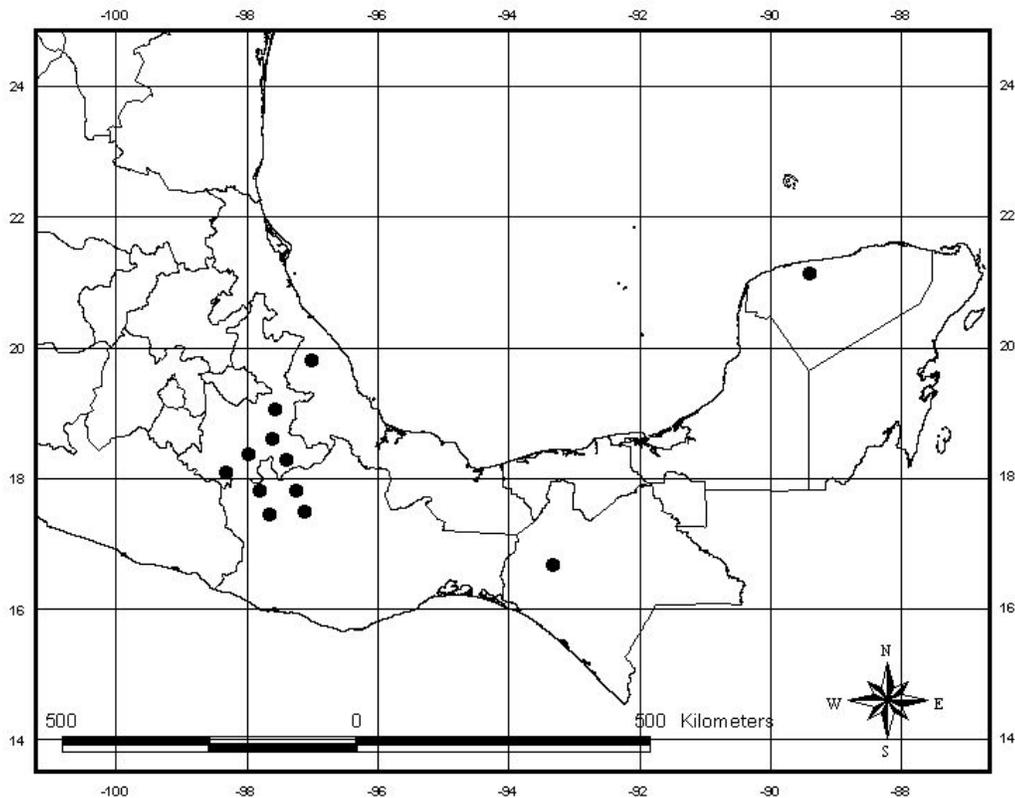


Figura 1. Mapa de distribución de la serie *Supertextae* en México.

Esta serie corresponde a la que previamente se conocía como *Elegantes* Schumann, y tipificada con el nombre de *Mammillaria elegans* DC., el cual según demostró Hunt (1977c), es inaplicable por ser dudoso, ya que no puede ser asociado con certeza a una especie, por falta de la existencia de un tipo, o de alguna ilustración que represente a la especie. Además, es altamente probable que el

material original hubiese sido colectado en el estado de Hidalgo, ya que Thomas Coulter, colectó todo su material que envió a De Candolle de dicho estado. Sin embargo, no existe ningún miembro de la serie antes mencionada en el estado de Hidalgo. Por todas estas razones se consideró como *nomen dubium*. Por otro lado, el nombre ha sido aplicado a diversas especies o grupos de especies muy distintos, convirtiéndose también en un *nomen confusum*. Por lo tanto, de acuerdo con el Artículo 22 del Código Internacional de Nomenclatura Botánica, el nombre de *Mammillaria elegans* DC., se rechazó y en virtud de ser el tipo de la serie *Elegantes* de Schumann, el nombre de la serie quedó automáticamente rechazado. (Hunt, 1977c; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

En sustitución del nombre *M. elegans* DC., Hunt (1977c), designó como especie tipo de esta serie a *M. supertexta*, por lo que el nombre aceptado para esta serie paso a ser *Supertextae*. En el Herbario de Munich (M) existe un dibujo original de *M. supertexta* y ante la ausencia de especímenes, Hunt (1977c) tomó esta figura como el lectotipo (Figura 2).

En 1995, Lüthy hizo un estudio fenético incluyendo 121 OTUs para el género *Mammillaria*, utilizando caracteres morfológicos, cariológicos, químicos y anatómicos (Cuadro1). De la serie *Supertextae* estudió *M. haageana*, *M. huitzilopochtli*, *M. dixanthocentron* y *M. albilanata* (Cuadro 3). Los caracteres más importantes que promovieron el agrupamiento de estas cuatro especies fueron: color del fruto, tipo de cristales cuticulares, tamaño y consistencia de los tubérculos, estructura de las células superficiales de las espinas, posición de las espinas en la serie externa, estructura de la hipodermis, tipo de látex y consistencia de la testa.

Por su parte, Butterworth (2004) en su estudio filogenético del género *Mammillaria* reconoce que *Supertextae* forma un clado separado del resto de las especies que integran a las secciones *Subhydrochylus* y *Mammillaria*, pero con un soporte bajo (63% bootstrap y con un decaimiento de 1 paso). También mencionó algunos atributos característicos de los miembros de esta serie que incluyen lo

siguiente: cortamente cilíndricos, con tubérculos pequeños, flores pequeñas, espinas centrales presentes o ausentes (erectas o curvadas), espinas radiales numerosas y tallo oscuro.

Las especies de la serie *Supertextae* comúnmente son difíciles de identificar ya que el intervalo de formas encontradas en los estados de Puebla y Oaxaca es muy amplio. De hecho, la variación en hábito, espinación y color de la flor representa un patrón complejo (Hunt, 1977; Pilbeam, 1980). Por lo tanto en este trabajo, se consideraron los complejos *M. supertexta* y *M. dixanthocentron* que son sólo algunos de esta serie cuyo preciso reconocimiento requieren la realización de un estudio fenético con base en evidencias morfológicas para poder dilucidar los límites taxonómicos de las especies.

Cuadro 3. Historia Taxonómica de la serie *Supertextae* (=Elegantes) de la sección *Subhydrochylus*, según algunos taxónomos relevantes. Las especies aceptadas aparecen numeradas y en **negritas**

Schuman (1898)	Pilbeam (1980)	Backeber (1984)	
1.- M. elegans <i>M. supertexta</i> <i>M. gemenispina</i> <i>M. canescens et.</i> <i>columnaris</i> <i>M. dyckiana</i> <i>M. acanthoplegma</i> <i>M. policephala</i> <i>M. klugei</i> <i>M. dealbata</i> <i>M. peacockii</i> <i>M. potosina</i>	1.- M. albilanata <i>M. fauxiana</i> 2.- M. columbiana <i>M. bogotensis</i> <i>M. columbiana</i> <i>var. Albescens</i> 3.- M. crucigera 4.- M. dixanthocentron <i>M. flavicentra</i> 5.- M. graessnerana <i>M. columbiana</i> 6.- M. haageana <i>M. acanthoplegma</i> <i>M. albidula</i> <i>M. collina</i> <i>M. conspicua</i> <i>M. dealbata</i> <i>M. donattii</i> <i>M. dyckiana</i> <i>M. meissneri</i> <i>M. elegans var.</i> <i>shmollii</i> 7.- M. huitzilopochtli 8.- M. reppenhagenii <i>M. tegelbergiana</i> 9.- M. ruestii <i>M. yucatanensis</i> 10.- M. supertexta <i>M. lanata</i> 11.- M. tegelbergiana 12.- M. yucatanenses	1.- M. crucigera <i>C. cruciger</i> <i>M. klugii</i> <i>M. formosa</i> 2.- M. celsiana <i>M. schaeferi</i> <i>M. tomentosa</i> <i>M. schaeferi</i> <i>longispina</i> <i>C. calcianus</i> <i>C. schaeferi</i> <i>M. celsiana</i> <i>longispina</i> <i>M. perringi</i> <i>N. celsiana</i> <i>M. lanífera</i> <i>M. muehlenpfordtii</i> <i>M. rodantha</i> <i>M. rodantha celsii</i> 3.- M. elegans <i>M. geminispina</i> <i>M. elegans minor</i> <i>M. elegans globosa</i> <i>M. elegans micracantha</i> <i>M. klugii</i> <i>M. micans</i> <i>M. splendens</i> <i>M. elegans klugii</i> <i>M. acanthoplegma</i> <i>decandollei</i> <i>M. acanthoplegma</i> <i>elegans</i> <i>C. elegans</i> <i>C. klugii</i>	<i>C. micans</i> <i>N. elegans</i> <i>M. elegans var.</i> <i>nigrispina</i> <i>M. dealbata</i> <i>M. haageana</i> <i>M. elegans</i> <i>schmollii</i> <i>M. peacockii</i> <i>M. dyckiana</i> <i>M. supertexta</i> <i>M. supertexta</i> <i>tetracantha</i> 4.- M. supertexta <i>M. supertexta</i> <i>dichotoma</i> <i>C. supertextus</i> <i>M. elegans</i> <i>supertexta</i> <i>M. supertexta var</i> <i>leucostoma</i> 5.- M. dyckiana <i>M. gemimispina</i> <i>tetracantha</i> <i>C. dyckianus</i> 6.- M. dealbata <i>M. elegans</i> <i>dealbata</i> <i>C. dealbatus</i> <i>M. parkinsonii</i> 7.- M. haageana <i>N. haageana</i> <i>M. diacantha</i> <i>nigra</i>

Continuación cuadro 3.

Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991)	Reppenhagen (1992)		Lüthy (1995)
1.- <i>M. hutzilopochtli</i>	1.- <i>M. elegans</i>	21.- <i>M. halbingeri</i>	1.- <i>M. albilanata</i>
2.- <i>M. lanata</i>	<i>M. acanthophlegma</i>	22.- <i>M. noureddineana</i>	<i>M. halbingeri</i>
3.- <i>M. albilanata</i>	<i>M. dealbata</i>	23.- <i>M. columbiana</i>	<i>M. noureddineana</i>
4.- <i>M. supertexta</i>	<i>M. dyckiana</i>	<i>M. bogotensis</i>	<i>M. reppenhagenii</i>
5.- <i>M. crucigera</i>	<i>M. san angelensis</i>	<i>M. hennisii</i>	<i>M. tegelbergiana</i>
6.- <i>M. dixanthocentron</i>	<i>M. elegans</i> var.	<i>M. soehlemannii</i>	2.- <i>M. columbiana</i>
7.- <i>M. vaupelii</i>	<i>ILupina</i>	<i>M. tamayonis</i>	3.- <i>M. eriacantha</i>
8.- <i>M. haageana</i>	<i>M. elegans</i> var.	<i>M. colombiana</i> var.	4.- <i>M. haageana</i>
9.- <i>M. collina</i>	<i>longicaudata</i>	<i>albescens</i>	<i>M. collina</i>
10.- <i>M. donati</i>	<i>M. elegans</i> var.	24.- <i>M. ruestii</i>	<i>M. conspicua</i>
11.- <i>M. san angelensis</i>	<i>teyuca</i>	<i>M. celciana</i> var.	<i>M. meissneri</i>
12.- <i>M. martinezii</i>	2.- <i>M. meissneri</i>	<i>guatemalensis</i>	5.- <i>M. supertexta</i>
13.- <i>M. fauxiana</i>	<i>M. elegans</i> var.	25.- <i>M. yucatanensis</i>	6.- <i>M. crucigera</i>
14.- <i>M. conspicua</i>	<i>schmollii</i>	<i>M. fobeana</i>	<i>M. tlalocii</i>
15.- <i>M. halbingeri</i>	3.- <i>M. haageana</i>	26.- <i>M. chilapensis</i>	7.- <i>M. dixanthocentron</i>
16.- <i>M. flavicentra</i>	<i>M. collina</i>	27.- <i>M. eriacantha</i>	8.- <i>M. huitzilopochtli</i>
17.- <i>M. tegelbergiana</i>	4.- <i>M. conspicua</i>		
18.- <i>M. reppenhagenii</i>	<i>M. conspicua</i> var.		
19.- <i>M. ruestii</i>	<i>vaupelii</i>		
20.- <i>M. yucatanensis</i>	5.- <i>M. monticola</i>		
	6.- <i>M. lanigera</i>		
	<i>M. lanigera</i> var.		
	<i>juxtflahuacensis</i>		
	7.- <i>M. donatii</i>		
	8.- <i>M. albidula</i>		
	9.- <i>M. lanata</i>		
	10.- <i>M. tlalocii</i>		
	11.- <i>M. huitzilopochtli</i>		
	12.- <i>M. crucigera</i>		
	<i>M. buchenau</i>		
	13.- <i>M. flavicentra</i>		
	14.- <i>M. dixanthocentron</i>		
	<i>M. dixanthocentron</i>		
	var. <i>rubripina</i>		
	15.- <i>M. supertexta</i>		
	<i>M. martinezii</i>		
	16.- <i>M. reppenhagenii</i>		
	17.- <i>M. albilanata</i>		
	<i>M. fauxiana</i>		
	18.- <i>M. igualensis</i>		
	<i>M. igualensis</i> var.		
	<i>palmillensis</i>		
	19.- <i>M. tegelbergiana</i>		
	20.- <i>M. ignota</i>		

Continuación cuadro 3.

Guzmán et al. (2003)	Hunt (2006)
<p>1.- M. albilanata <i>M. albilanata</i> subs. <i>albilanata</i> <i>M. albilanata</i> subs. <i>oaxacana</i> <i>M. albilanata</i> subs. <i>reppenhagenii</i> <i>M. albilanata</i> subs. <i>tegelbergiana</i></p> <p>2.- M. colombiana <i>M. colombiana</i> subs. <i>yucatanensis</i></p> <p>3.- M. crucigera <i>M. crucigera</i> subs. <i>crucigera</i> <i>M. crucigera</i> subs. <i>tlalocii</i></p> <p>4.- M. dixanthocentron <i>M. dixanthocentron</i> subs. <i>dixanthocentron</i> <i>M. dixanthocentron</i> subs. <i>flavicentra</i></p> <p>5.- M. ericantha</p> <p>6.- M. haageana <i>M. haageana</i> subs. <i>haageana</i> <i>M. haageana</i> subs. <i>acultzingensis</i> <i>M. haageana</i> subs. <i>conspicua</i> <i>M. haageana</i> subs. <i>elegans</i> <i>M. haageana</i> subs. <i>meissneri</i> <i>M. haageana</i> subs. <i>san-angelensis</i> <i>M. haageana</i> subs. <i>vaupelii</i></p> <p>7.- M. huitzilopochtli <i>M. huitzilopochtli</i> subs. <i>huitzilopochtli</i> <i>M. huitzilopochtli</i> subs. <i>niduliformis</i></p>	<p>1.- M. albilanata <i>M. oaxacana</i> <i>M. tegelbergiana</i> <i>M. reppenhagenii</i> <i>M. igualensis</i> <i>M. fauxiana</i></p> <p>2.- M. crucigera <i>M. tlalocii</i></p> <p>3.- M. colombiana <i>M. yucatanenses</i></p> <p>4.- M. dixanthocentron</p> <p>5.- M. flavicentra</p> <p>6.- M. haageana <i>M. schmolli</i></p> <p>7.- M. halbingeri</p> <p>8.- M. huitzilopochtli <i>M. niduliformis</i></p> <p>9.- M. supertexta <i>M. lanata</i> <i>M. martinezii</i></p>

3.3.1. Aspectos taxonómicos de *Mammillaria supertexta*, *M. lanata*, *M. dixanthocentron* y *M. flavicentra*

Mammillaria supertexta y *M. dixanthocentron* pertenecen a la serie *Supertextae* (Cuadro 3), guardando una relación estrecha con el resto de las especies que la componen. Estas dos especies se distribuyen en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y la Cuenca del Balsas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1993). Son tratadas como especies por varios autores como Pilbeam (1980), Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), Reppenhagen (1992), Lüthy (1995) Guzmán (2003) y Hunt (2006) (Cuadro 3). Adicionalmente *M. lanata* y *M. flavicentra* fueron descritas también para el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, sin embargo su reconocimiento a nivel de especie ha sido cuestionado. Algunos autores consideran que *M. lanata* está más relacionada con *M. supertexta* (Pilbeam, 1980; Anderson, 2001; Hunt, 2006) mientras que *M. flavicentra* parece estar más relacionada con *M. dixanthocentron* (Pilbeam, 1980; Hunt, 1981; Guzmán et al., 2003), aunque recientemente Hunt (2006), la acepta como especie provisionalmente reconocida.

3.3.2. *Mammillaria supertexta* Mart. ex Pfeiff.

Pfeiffer (1837) publicó esta especie a partir de una descripción inédita hecha por Martius, con base en una colecta de W. F. Karwinski. De acuerdo con Zucarini (1828), la localidad donde se colectó esta especie es San José del Oro, Hidalgo. Sin embargo, tomando en consideración que esta especie no se distribuye en el estado de Hidalgo, actualmente se cree que esta localidad corresponde al lugar donde fue colectada *M. vetula* Mart., la cual es la siguiente especie en la lista de Martius (1829). Por su parte, Lau (1979) colectó varias formas de esta especie en el área del Cañón de Tomellin, Oaxaca ubicado en el Valle Tehuacán-Cuicatlán. Por esto Hunt (1977c) lectotipificó el nombre utilizando una ilustración que se conserva en el herbario de Munich. (Figura 2). Varios autores describen esta especie utilizando una variedad de caracteres (Cuadro 4).



Figura 2. Lectotipo de *Mammillaria supertexta* Mart. ex Pfeiff. que se encuentra en el herbario de Munich con el No. 116. (Hunt, 1977c).

3.3.3. *Mammillaria lanata* (Britton & Rose) Orcutt.

Esta especie originalmente fue descrita como *Neomammillaria lanata* Britton & Rose (1923). Fue colectada por C. A. Purpus en 1907, cerca del río Santa Lucía, en los límites de Oaxaca y Puebla. El espécimen tipo consta de una flor y un tubérculo con 12 espinas radiales (Hunt, 1985). A partir del escaso material de herbario y al desconocimiento por muchos años de la localidad (Santa Lucía), la especie fue considerada como dudosa, o bien como sinónimo de *M. supertexta* (Arias et al., 1997; Anderson, 2001; Hunt, 2006). No obstante varios autores la reconocen como una especie diferente a *M. supertexta* (Britton y Rose 1923; Craig, 1945; Backeberg, 1970; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Reppenhagen, 1992 y Guzmán, 2003) y la describen utilizando diferentes caracteres (Cuadro 4).

3.3.4. *Mammillaria dixanthocentron* Backeb. ex Mottram

Backeberg (1963) describió este taxón con base en la colecta hecha por F. G. Buchenau en la localidad de Arroyo Verde, entre los estados de Puebla y Oaxaca, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Otero (1974) ubica la localidad de Buchenau al sur de Teotitlán del Camino Sin embargo, como Buchenau no preservó ningún espécimen entonces Mottram (1980) designó a la fotografía de Backeberg (1966) de "Das Kakteenlexikon", página 606 fig. 212 como el lectotipo (Figura 3A). Posteriormente, Backeberg (1966), amplió la descripción señalando la diferencia en las centrales, una superior y otra inferior. Varios autores describen esta especie utilizando una variedad de caracteres (Cuadro 4).

3.3.5. *M. flavicentra* Backeb. ex Mottram

Este taxón lo describió Backeberg (1963), a partir de una planta colectada por F.G. Buchenau, entre los estados de Puebla y Oaxaca, México. Buchenau no preservó espécimen, por lo que Mottram (1980) designó la fotografía de Backeberg (1966) en "Das Kakteenlexikon" pag. 606 fig.212 (Figura 3B), como el lectotipo.

Algunos autores aceptan a este taxón como especie (Backeberg, 1966; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991 y Reppenhagen, 1992). Por su parte, Hunt (1981, 1984), la reconoció como sinónimo de *M. dixanthocentron* .y mas tarde Hunt (2006), como especie provisionalmente reconocida. Varios autores describen esta especie utilizando una variedad de caracteres (Cuadro 4).



A

B

Figura 3. Lectotipos. **(A)** *M. dixanthocentron*. **(B)** *M. flavicentra*. Tomadas de Backeberg (1966), pág. 606.

Cuadro 4. Comparación de caracteres morfológicos utilizados por diferentes autores, para cuatro especies: **1.-** *M. supertexta*, **2.-** *M. lanata*, **3.-** *M. dixanthocentron* y **4.-** *M. flavicentra*

Autor	Cuerpo			Axilas	Aréolas	Tubérculos		
	Forma	Tamaño	Color			Forma	Tamaño	Color
Pfeiffer, 1837	1			1	1	1	1	1
Britton & Rose, 1923	2	2			2		2	2
Craig, 1945	1,2	1,2		1	1,2	1,2	1,2	1,2
Backeberg, 1970	2,3,4	1,3,4	2,3,4	2,3,4	3,4	1,3,4	3,4	
Pilbeam, 1980	2,3	1,3		3	2		2	
Hunt, 1983-87	1,2,3,4	1,3,4		1,3,4	1,2,3	4	1,2,3,4	1
Reppenhagen, 1988-1992	1,2,3,4	1,2,3,4		1,2,3,4	1,2,3,4	1,2,3,4	1,2,3,4	1,2,3,4
Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991.	1,2,3,4	1,2,3,4	4	1,2,3,4	1,2,3,4	1,2,3,4	1,2,4	1,2,3
Anderson, 2001	1,3,4	1,3,4	1	1,3,4		1,3,4	1,3	
Hunt, 2006	1,3,4	1,3,4		1,3,4	1,3	1,3,4	1,3,4	1

Autor	Series	Espinass radiales				Espinass centrales			
		Numero	Tamaño	Forma	Color	Numero	Tamaño	Forma	Color
Pfeiffer, 1837		1	1	1	1	1	1	1	1
Britton & Rose, 1923		2			2				
Craig, 1945	1,2	1,2	1,2.	1,2	2	1,2	1	1	1
Backeberg, 1970	2,3	1,2,3,4	2,3,4	1,3,4	1,3,4	1,3,4	1,2,3,4	4	1,3,4
Pilbeam 1980		1,2,3	1,3	1,3	1,2,3	1,2,3	1,3	1	1,3
Hunt, 1983-1987	3	1,2,3,4	1,3,4		1,2,3,4	1,2,3,4	1,2,3,4	3	1,3,4
Reppenhagen, 1988-1992	2	1,2,3,4	1,2,3,4	1,2,3,4	2,4	1,3,4	1,3,4.	1,3,4	3,4
Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991.	1,3,4	1,2,3,4	2,3,4	1,2,3,4	1,2,3,4	1,2,3,4	3	1,3,4	1,3,4.
Anderson, 2001		1,3,4	1,3,4	1,3	1,3,4	1,3,4	1,3,4		1,3,4
Hunt, 2006		1,4	1,4		1,4	1,4	1,4		1,4

Autor	Flor			Fruto			Semilla		
	Forma	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color	Forma	Tamaño	Color
Pfeiffer, 1837									
Britton & Rose, 1923		2	2						
Craig, 1945	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1,2	1	2
Backeberg, 1970		2,4	1,3,4	3,4	3,4	3,4			2,4
Pilbeam, 1980		1,2	1,2,3	2	2	2,3			2,3
Hunt, 1983-1987		2,4	2,3,4	2,3,4	3,4	3,4		3	2,3,4
Reppenhagen, 1988-1992	2,3,4	1,2,3,4	1,2,3,4	3	1,2,3,4	1,2,3,4	1,2,3,4	1,3,4	1,3,4
Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991.	2,3	1,2,3,4	1,2,3,4	2,3,4	2,3	2,3,4	2,3	3	2,3,4
Anderson, 2001		1,3,4	3,4	4	4	3,4			3,4
Hunt, 2006	1	1,4	1,4	4	4	4			

3. 4. Micromorfología de la cubierta seminal.

La morfología de la semilla tiene un amplio valor en los estudios taxonómicos en la familia Cactaceae. Buxbaum (1950-1953), realizó un estudio comparativo de la morfología de la semilla en diferentes subfamilias y tribus en Cactaceae, concluyendo que la diferenciación en tamaños, formas, y relieves de la cubierta seminal puede apoyar el reconocimiento de los taxa en diferentes niveles taxonómicos. Muchos taxónomos han encontrado que el estudio de la superficie de las semillas, así como de otras estructuras, mediante el microscopio electrónico de barrido (MEB) ha permitido reconocer caracteres relevantes de importancia taxonómica. Actualmente varias descripciones de especies de cactáceas se acompañan de fotos de semillas tomadas al MEB (Gregory, 1981), debido a que es una herramienta importante para resolver problemas taxonómicos en este grupo vegetal (Cole, 1975; Bracamontes, 1982).

Leuenberger (1974) indicó que la gran variedad de formas de la cubierta de la semilla originó el desarrollo de una terminología descriptiva. Este autor describió las modificaciones que se puedan presentar en el margen y en la textura celular y propuso que los tipos más frecuentes son: liso, escabroso, acostillado, rugoso o surcado.

Una de las principales contribuciones al conocimiento de las semillas de Cactaceae fue realizada por Barthlott y Voit (1979), quienes examinaron la micromorfología y la escultura de la superficie de la testa de la semilla de cerca de 900 especies de Cactaceae. Ellos reconocieron algunas de las características más importantes de las semillas (forma de las células de la testa, escultura de la pared, patrones cuticulares, etc.) y propusieron una terminología para la aplicación taxonómica de esas microestructuras. Mas tarde Barthlott y Voit (1988), propusieron la regionalización de la semilla y la unificación de algunos términos. Actualmente, en la familia Cactaceae se realizan estudios sobre la micromorfología de la semilla, cuyas características son muy importantes para esclarecer complejos taxonómicos.

Por ejemplo, Taylor (1983), realizó un estudio micromorfológico de las semillas de 31 especies de *Ferocactus*, para delimitar dos secciones dentro del subgénero *Ferocactus*. Kattermann (1994), realizó estudios de la testa de la semilla del género *Eriocyce*, en donde encontró diferencias anatómicas entre el lado dorsal y el apical y/o ventral; asimismo concluyó que la Región Hilo-Micrópilo (RHM), es diferente entre las especies, por lo que es importante en estudios taxonómicos. Elizondo et al., (1994) realizaron un estudio micromorfológico de las semillas de algunas especies de la tribu Cacteeae (Cactaceae), mediante el MEB. La información que presentaron es de gran importancia para la delimitación de los grupos taxonómicos, a partir del tamaño, posición del hilo y la estructura del relieve fino de la pared celular en la escultura secundaria. Más recientemente, Barthlott y Hunt, (2000), proporcionaron una compilación de la diversidad de esculturas de la superficie de las semillas en la subfamilia Cactoideae incluyendo la apariencia de la testa, el patrón celular de la testa, los límites de la célula anticlinal, la escultura de las paredes periclinales y la Región Hilo-Micrópilo (RHM).

Los atributos de la semilla han sido utilizados en las descripciones de algunas especies nuevas, por ejemplo: *Mammillaria laui* (Hunt, 1979), *Mammillaria rekoii* var. *leptacantha* var. *nov.* (Lau, 1983), *Mammillaria jamaicensis* (Areces-Mallea, 2001). De igual forma, estos caracteres se han usado, para completar descripciones ya realizadas, como en el caso de *Mammillaria hernandezii* (Glass y Foster, 1984).

Los caracteres de la semilla también se han utilizado en estudios sistemáticos para delimitar grupos taxonómicos mayores. Por ejemplo, Buxbaum (1951) propuso el subgénero *Mammilloidya*, con base en *Mammillaria candida* que presenta una semilla carente de orificios intracelulares. Asimismo, Hunt (1979), con base en el color de la semilla (negra/café) y la savia (acuosa, semilechosa y lechosa) reconoció series taxonómicas. También Lüthy (1995) utilizó características de la micromorfología de la semilla, como las células individuales (forma), límite de las células anticlinales (ondulaciones) y estructura de las células periclinales (microrelieve), para proponer una clasificación del género *Mammillaria*. Finalmente,

Dowell (2000), propuso cambios en la clasificación de cuatro subtribus (Cochemieinae, Pelicyphorinae, Escobarinae y Cactinae) de Cacteeae, con base en datos de la morfología y anatomía de la semilla. Por lo tanto, en el género *Mammillaria*, así como en muchas cactáceas, el estudio de los caracteres de las semillas abre la posibilidad de obtener información relevante desde una perspectiva taxonómica. Sin embargo, hasta ahora los estudios en la morfología de la semilla del género *Mammillaria* realizados con el MEB, no incluyeron muestras múltiples que permitieran conocer la variación de los caracteres.

3.5. Análisis fenético

La sistemática, siendo una de las disciplinas científicas más antiguas, ha experimentado en los últimos 57 años una verdadera revolución, debido al surgimiento de estudios numéricos de tipo cladístico y fenético. (Méndez-Larios y Villaseñor, 1997). La fenética surge en 1950 como resultado de la preocupación de los sistemáticos por la práctica intuitiva y poco precisa de su disciplina (Crisci y López, 1983).

A mediados del siglo XX, con la aparición de los ordenadores o computadores, Cain y Harrison (1960) y Sneath y Sokal (1973), empezaron a proponer métodos computarizados para cuantificar las similitudes y agrupar a los taxa con el uso de métodos cuantitativos. Las técnicas numéricas son la rama de la taxonomía que nos permite, mediante operaciones matemáticas, calcular la afinidad entre unidades taxonómicas con base al estado de sus caracteres (Méndez-Larios y Villaseñor, 1997)

La taxonomía fenética es un sistema de clasificación basado en la similitud total de los organismos clasificados (Sokal, 1986). Cain y Harrison (1960) definen las relaciones fenéticas como “arreglo por similitud total, con base en caracteres disponibles fuera de algún peso”. Además aspira al arreglo de Unidades Taxonómicas Operativas (OTUs), en una clasificación estable y conveniente (Sokal, 1986)

Según Crisci y López (1983), para el fenetismo es imposible llevar a cabo clasificaciones que expresen la filogenia, no cuestiona la teoría de la evolución ni la existencia de una genealogía de los organismos, simplemente excluye del proceso clasificatorio la información filogenética. El fenetismo no rechaza todos los conceptos no operacionales, lo que es imposible hacer, pero deja en claro que los conceptos operacionales deben ser predominantes en el proceso clasificatorio.

El enfoque fenético cobra mucha importancia en la familia Cactaceae, para resolver complejos taxonómicos. Algunos ejemplos de estudios de Cactaceae que han utilizado este enfoque son: Arias (1996), con *Pereskiopsis*, Chamberland (1997), con el complejo de *Echinocactus polycephalus*, Mosco y Zanovello (2000) con *Thelocactus*, y Schmalzel (2004) con *Coryphantha robustispina*. Para el género *Mammillaria* el único estudio fenético realizado, lo llevó a cabo Lüthy en (1995).

4. OBJETIVOS

4.1. OBJETIVO GENERAL

Realizar el estudio taxonómico de las especies *Mammillaria supertexta* (incluyendo *M. lanata*) y *M. dixanthocentron* (incluyendo *M. falvicentra*), de la serie *Supertextae* (Cactaceae), por medio de la delimitación de las especies, con base en un estudio morfológico que incluya atributos vegetativos y reproductivos.

4.2. OBJETIVOS PARTICULARES

- 1.- Realizar un análisis fenético del conjunto de atributos vegetativos y reproductivos, mediante el cual se puedan reconocer a las especies incluidas.
- 2.- Realizar descripciones morfológicas de cada una de las especies.
- 3.- Realizar una clave para la identificación de las especies.

5. MATERIALES Y METODOS

5.1. Revisión de la literatura

Para la realización de este estudio, se hizo una revisión bibliográfica, recopilando la información taxonómica relacionada con el género *Mammillaria* y particularmente de los complejos de *M. supertexta* y *M. dixanthocentron*, relevantes a la serie *Supertexta*.

5. 2. Trabajo de herbario

Se consultaron ejemplares herborizados de los siguientes herbarios: MEXU, K, y US.

5.3. Trabajo de Campo

Se realizaron cinco salidas de campo para muestrear el trayecto que va de Tehuacán, Puebla a Cuicatlán, Oaxaca (Cuadro 5). De acuerdo con la distribución reportada por Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), Reppenhagen (1991), Hunt (1981, 1984, 1987, 2006), Lau (1979), Backeberg (1970) y Britton y Rose (1923) y con base en la información obtenida en los ejemplares de herbario, se realizaron diferentes recorridos de campo en diferentes regiones del Valle Tehuacán-Cuicatlán, para la recolecta de ejemplares. Se escogieron las áreas de mayor densidad de individuos y se seleccionaron 14 poblaciones (Figura 5), cuya ubicación se presenta en el cuadro 5. En las cinco salidas al campo que se llevaron a cabo, se recolectaron 92 ejemplares en 14 localidades, los cuales se depositaron bajo condiciones de invernadero, en el Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM.

Cuadro 5. Localidades de las 14 poblaciones de estudio.

Población	No. de Colecta	Localidad	Estado	Altitud msnm	Tipo de vegetación
1	CPNL 120	Barranca Cao.1.5 Km al Noreste de Mpio. de San Juan de los Cues. Dto. de Teotitlán	Oaxaca	780	Bosque Tropical Caducifolio
2	CPNL 121	Entre Cuicatlán y Quiotepec, Km 3.2 después del entronque a Quiotepec. Mpio. de San Juan Bautista Quiotepec. Dto. Cuicatlán.	Oaxaca	725	Bosque Tropical Caducifolio
3	CPNL 122	Río Hondo cerca del Puente Calapa. Autopista Tehuacán-Oaxaca. Mpio. de San Jose Miahuatlán	Puebla	920	Bosque Tropical Caducifolio
4	CPNL 123	Entre Cuicatlán y Quiotepec, Km 20.Mpio. de San Juan Bautista Quiotepec. Dto. Cuicatlán	Oaxaca	530	Bosque Tropical Caducifolio
5	CPNL 124	Después de Quiotepec 1 Km antes del Mpio. San Juan Coyula. Dto. Cuicatlán.	Oaxaca	1250	Bosque de Encino
6	CPNL 125	Piedra de los 2 Compadres. 10 Km camino hacia el Mpio. Santa Maria Ixcatlán. Dto. Teotitlán	Oaxaca	1100	Bosque Tropical Caducifolio
7	CPNL 126	2 km al Norte de Coxcatlán. Mpio. de Coxcatlán	Puebla	1040	Bosque Tropical Caducifolio
8	CPNL 127	Cerro del Jicote. Mpio. de Magdalena Jicotlán. Dto. Coixtlahuaca.	Oaxaca	2250	Bosque de Encino
9	CPNL 129	Cerro de la Cruz. Mpio. De San Francisco Teopan. Dto. Coixtlahuaca	Oaxaca	1800	Bosque de Encino
10	CPNL 130	Cerro Verde, I. Allende. Mpio. Villa Tejupan de la Unión. Dto. Teposcolula	Oaxaca	2400	Bosque de Encino
11	CPNL 131	Pala. Mpio.de Coxcatlán.	Puebla	2500	Bosque de Encino
12	CPNL 132	10 Km camino a Huautla. Mpio. de Teotitlán del Camino. Dto. Teotitlán.	Puebla	1800	Bosque de Encino
13	CPNL 133	Al Sur de Tecomavaca Km 95-96. Mpio. De Santa Maria Tecomavaca. Dto. Teotitlán	Oaxaca	765	Bosque Tropical Caducifolio
14	CPNL 134	Km 15.5 camino a los Pápalos. Mpio. Concepción Pápalos. Dto. Cuicatlán.	Oaxaca	1755	Bosque de Encino

5.4. Trabajo de invernadero

Las plantas vivas colectadas se limpiaron y sus raíces se podaron. Posteriormente se colocaron en macetas con una mezcla de tepojal 60% y de tierra negra 40%. A cada uno se les colocó una etiqueta de identificación. Las plantas se regaron periódicamente. Se recolectaron flores y otras fueron polinizadas. De abril a mayo se recolectaron frutos de cada una de las poblaciones.

5.5. Trabajo de laboratorio

Se analizaron 46 caracteres morfológicos (correspondientes al tallo, tubérculo, aréolas, espinas, flor, tépalos, estigma, estambres, fruto y semilla) (Cuadro 6).

El registro de la longitud y diámetro de las estructuras se obtuvo con cinta métrica y un vernier.

5.5.1. Tamaño de las semillas

Con la ayuda del fotomicroscopio Carl Zeiss Axioscop del laboratorio de anatomía de apoyo a la investigación del Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM, se realizaron las mediciones de 100 semillas de cada población. De cada semilla se obtuvo la longitud y el ancho.

5.5.2. Micromorfología de la cubierta seminal

Se realizaron también las observaciones de la morfología de la semilla utilizando el MEB. Para este fin se escogieron 3 semillas de cada población, las cuales se lavaron y se limpiaron con un pincel con cerdas suaves. Posteriormente

se lavaron con agua destilada y se secaron a temperatura ambiente. Después, las semillas se fijaron en un portamuestras de aluminio con una cinta de carbón y se bañaron con oro en una ionizadora modelo 550 Emitech, durante 90 segundos, con una corriente de 15 miliamperios. Las muestras obtenidas se observaron en el MEB marca JOL, modelo JSM 35, del Instituto de Ciencias del Mar de la UNAM.

En el MEB, se tomaron fotografías de la semilla completa a 66X, 72X, 78X, 86X, 94X 100X y 110X; de la zona hilo micropilar a 120X, 160X, 180X, 200X y 220X; del plano lateral se hicieron acercamientos con aumento de 400X. El papel fotográfico utilizado fue Kodak tipo POLYMAX RC blanco y negro, a partir del cual se midió la longitud y ancho, así como la longitud y ancho de la RHM de las semillas (Figura 4). También se detectó el tipo de ornamentación de la pared periclinal y la ornamentación anticlinal de la testa de la semilla.

Para la descripción de la morfología y color de la semilla y la microestructura de la superficie de la testa, se siguió la terminología sugerida por Barthlott y Hunt (2000).

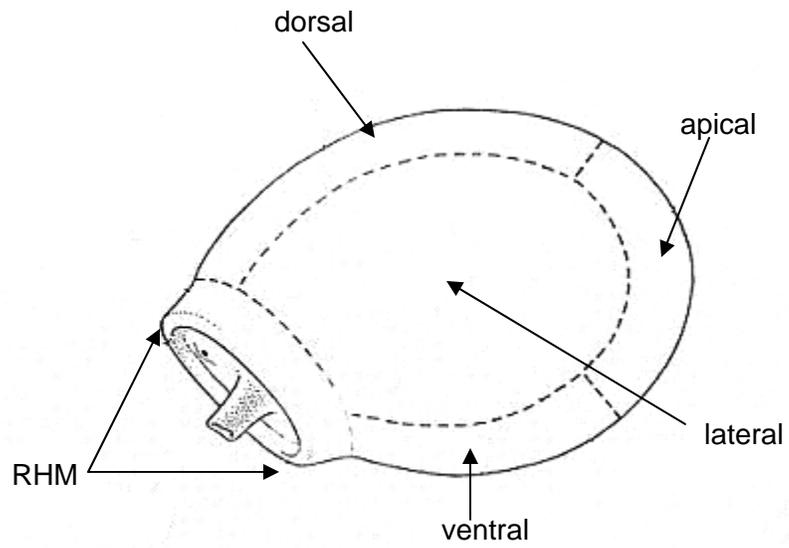


Figura 4. Topografía mostrando las distintas regiones que la conforman, (RHM) Región Hilo-Micropilo (Modificado de Bathlott y Hunt, 2000)

5.6. Análisis Fenético

Se realizó un análisis fenético para evaluar y comparar las similitudes entre las OTUs. En la elección de las 14 poblaciones u OTUs se tuvo cuidado en que se exhibiera el estado adulto de desarrollo.

En este estudio se aplicaron dos tipos de análisis numéricos complementarios: el análisis de conglomerados y la ordenación mediante análisis de componentes principales. Estos se realizaron mediante el programa “Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System” (NTSYS-pc), versión 2.02 (Rohlf, 1994). Estas técnicas se usaron para evaluar las similitudes entre las 14 poblaciones señaladas, en función de todo el conjunto de variables consideradas.

Se usaron 46 caracteres de tipo morfológico, 29 reproductivos y 17 vegetativos. Los datos se agruparon en 16 caracteres de doble estado o binarios, 9 cualitativos multiestado y 22 cuantitativos multiestado, 17 continuos y 4 discontinuos. Los caracteres cualitativos multiestados fueron codificados con base al razonamiento de una secuencia lógica de variación del carácter. En el caso de los caracteres cuantitativos continuos se utilizaron los promedios. El cuadro 6 muestra los caracteres y sus estados de carácter, así como la codificación de los caracteres. Para la realización del análisis fenético se procedió de la siguiente manera:

- Se construyó una matriz básica de datos (MBD) de 46 hileras por 14 columnas (Anexo I), en la cual las columnas corresponden a las poblaciones (OTUs) y las hileras a los caracteres. Para los datos desconocidos se utilizó el “999”.

- La MBD se estandarizó debido a la presencia de caracteres con diferentes escalas, por medio de la desviación estándar (por hileras), con el fin de expresar los datos con el estado de carácter en la misma unidad de medida y de esta manera hacer que cada uno de ellos contribuyera de igual forma entre las OTUs.

5.6.1. Análisis de conglomerados:

■ Se calculó el coeficiente de similitud entre OTUs mediante el SIMINT (Similarity for interval data), con los siguientes métodos: 1) Coeficiente de distancia taxonómica promedio (DIS) de Sokal (1961) y 2) Coeficiente de correlación (CORR), el momento producto de Pearson con el total de los 46 caracteres. Las matrices que se obtuvieron, nos indican la similitud o la correlación entre cada par de poblaciones y entre cada par de variables. En los dos casos se utilizó el modo Q (columnas), el cual cubre las relaciones entre los OTUs por medio del análisis de sus caracteres.

■ A las matrices obtenidas bajo el análisis de distancia y correlación se les aplicó un análisis de agrupamiento que sigue el método secuencial, aglomerativo, jerárquico y anidado (SAHN), empleando la técnica del ligamiento promedio o también conocida como la media aritmética no ponderada (UPGMA). Estos resultados se graficaron en los fenogramas (dendogramas) que se muestran en las figuras 13 y 14.

■ Se calculó el coeficiente de correlación cofenética, así, a partir de los fenogramas se construyó una matriz cofenética, con el programa Cophenetic Values, la cual se comparó con la matriz de similitud a través del programa Matriz Comparison y se obtuvo el índice o coeficiente de correlación (r). El uso de este coeficiente permite obtener un estimado de la forma de que cada técnica de agrupamiento traduce los valores de similitud.

5.6.2. Método de ordenación

■ Se llevó a cabo el análisis de componentes principales (PCA), el cual permite determinar dos aspectos básicos del grupo: las relaciones que hay entre las OTUs (columnas) y la variabilidad de los caracteres (hileras).

- A la matriz estandarizada de 46 caracteres se le aplicó el coeficiente de correlación por el modo R (hileras), el cual nos permite descubrir las relaciones entre los caracteres.

- A esta matriz se le aplicó el doble centrado (DC) y se analizó mediante el programa EIGEN. Se estimaron las matrices de valores y vectores característicos en tres dimensiones o componentes principales. La primera matriz (eigenvalores), indica el porcentaje de la variabilidad que explica cada uno de los componentes principales y la segunda matriz (eigenvectores), indica el peso de cada carácter en cada uno de los tres componentes principales.

- La matriz de eigenvectores se multiplicó por la matriz estandarizada para la proyección de las OTUs en un espacio bidimensional, para los componentes 1 vs 2 y 1 vs 3.

La representación de las poblaciones en un espacio bidimensional se usó para comparar los agrupamientos obtenidos en los fenogramas y las distancias mínimas entre las OTUs.

Cuadro 6. Caracteres, estados de carácter y su codificación.

CARÁCTER	ESTADOS	CODIFICACIÓN
1.- Longitud del tallo (Promedio) (cm)	-----	-----
2.- Diámetro del tallo (Promedio) (cm)	-----	-----
3.- Longitud del tubérculo (Promedio)(mm)	-----	-----
4.- Diámetro del tubérculo (Promedio) (mm)	-----	-----
5.- Forma del tubérculo en corte transversal	Circular	1
	Ligeramente ovalada	2
	Angulada	3
6.- Color del tubérculo	Verde	1
	Verde claro	2
7.- Forma de la aréolas	Ovalada	1
	Circular	2
8.- Número de espinas radiales	-----	-----
9.- Longitud de espinas radiales (Promedio) (mm)	-----	-----
10.- Forma de las espinas radiales	Acicular	1
	Subulada	2
11.- Color de las espinas radiales	Blanco	1
	Blanco translúcido	2
12.- Espinas centrales	Inconspicua	0
	Conspicua	1
13.- Número de espinas centrales	> 2	1
	> 4	2
	> 6	3
	> 7	4
14.- Longitud de las espinas sup. centrales (Promedio) (mm)	-----	-----
15.- Longitud de las espinas inf. centrales (Promedio) (mm)	-----	-----
16.- Forma de las espinas centrales	Acicular	1
	Subulada	2
17.- Color de las espinas centrales	Blanco	1
	Amarillo	2
18.- Forma de la flor	Infundibuliforme	1
	Campanulada	2
19.- Diámetro de la flor (Promedio) (mm)	-----	-----
20.- Longitud de la flor (Promedio) (mm)	-----	-----
21.-Color de los tépalos externos	Rosa pálido	1
	Rosa	2
	Rosa púrpura	3
22.- Longitud de tépalos externos (Promedio) (mm)	-----	-----
23.- Número de tépalos externos	-----	-----
24.- Forma de los tépalos externos	Lanceolada	1
	Oblonga	2

Cuadro No.6 Continuación

CARÁCTER	ESTADOS	CODIFICACIÓN
25.- Forma del ápice de los tépalos externos	Obtuso	1
	Acuminado	2
26.- Margen de tépalos externos	Entero	1
	Serrado	2
27.- Color de tépalos internos	Rosa pálido	1
	Rosa	2
	Rosa púrpura	3
28.- Longitud de tépalos internos (Promedio) (mm)	-----	-----
29.- Número de tépalos internos	-----	-----
30.- Forma de tépalos internos	Lanceolada	1
	Oblonga	2
31.-Forma del ápice de tépalos internos	Obtuso	1
	Acuminado	2
32.- Margen dentado del ápice de los TI	Ausente	0
	Presente	1
33.- Número de lóbulos del estigma	-----	-----
34.-Color del estigma	Amarillo	1
	Verde amarillento	2
	Púrpura	3
35.- Color de filamentos de estambres	Blanco	1
	Verde	2
	Amarillo	3
36.- Diámetro del fruto	-----	-----
37.- Longitud del fruto (Promedio) (mm)	-----	-----
38.- Color del fruto	Rosa	1
	Rojo	2
39.- Forma del fruto	Claviforme	1
	Cilíndrico	2
40.- Longitud de semillas (Promedio) (µm)	-----	-----
41.- Diámetro de semillas (Promedio) (µm)	-----	-----
42.- Ondulaciones de las células anticlinales	Tipo S	1
	Tipo U	2
43.- Microrelieve de las células periclinales	Lisa	1
	Verrucosa	2
44.- Largo RHM (Promedio) (µm)	-----	-----
45.- Ancho RHM (Promedio) (µm)	-----	-----
46.- Orientación de la RHM	Oblicua	1
	Basal	2

6. ZONA DE ESTUDIO

La provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán forma parte de la vegetación xerófita (Rzedowski, 1978) y se localiza en la parte sureste del estado de Puebla y noroeste del estado de Oaxaca, entre los 17° 39' y 18° 53' de la latitud norte y los 96° 55' y 97° 44' de longitud oeste. (Dávila et al., 1983). La superficie que cubre es de 490, 187 ha., y su altitud varía de 600 a 2, 950 msnm. (Ochoa, 2001). Fisiográficamente forma parte de la provincia Mixteca-Oaxaqueña y queda casi incluida en la cuenca alta del río Papaloapan, mismo que se origina en la Sierra de Juárez en el estado de Oaxaca y se infiltra por el noreste del valle recibiendo el nombre de Río Grande el cual trae aguas del cañón de Cuicatlán producto de los ríos Vueltas, Tomellin, Apoala y San Pedro (Ochoa, 2001). Posee varios valles internos, separados por numerosas serranías. Su clima es de tipo semiárido o estepario, con temperatura alta; el mes más frío está por arriba de los 18°C y la temperatura media anual es de 22° y aumenta a 24° en Cuicatlán. El promedio anual en la región del valle va de 250 a 500 mm y se presenta principalmente de mayo a octubre, con mayores posibilidades de precipitación entre junio y septiembre, con una canícula bien definida a mitad del periodo de lluvias (INEGI, 1981; Dávila et al, 1983; Enge y Whiteford, 1989).

El escenario árido del valle se debe principalmente al efecto de sombra orográfica que produce la Sierra Madre Oriental y a la desecación paulatina de los mantos freáticos. Los suelos y afloramientos geológicos de la zona resultan extremadamente diversos, son principalmente rocosos, calizos, salinos y yesosos. La región es típicamente caliza pues las rocas calcáreas cubren una gran parte de la misma; existen también yacimientos de yeso y otras sales solubles, por lo que las aguas de la zona poseen una salinidad muy elevada que repercute en la vegetación y los cultivos (Ochoa, 2001).

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán se caracteriza por la alta diversidad, alto grado de endemismo y por presentar diversas especies vegetales en peligro de

extinción (Dávila et al. 1993). Además presenta problemas en la caracterización de ciertas comunidades vegetales intermedias o diferentes a las típicamente descritas. En términos generales, según la clasificación de Rzedowski (1978) estas comunidades vegetales son: bosque tropical caducifolio, bosque espinoso, bosque de encino, bosque de pino-encino, pastizal y matorral xerófilo.

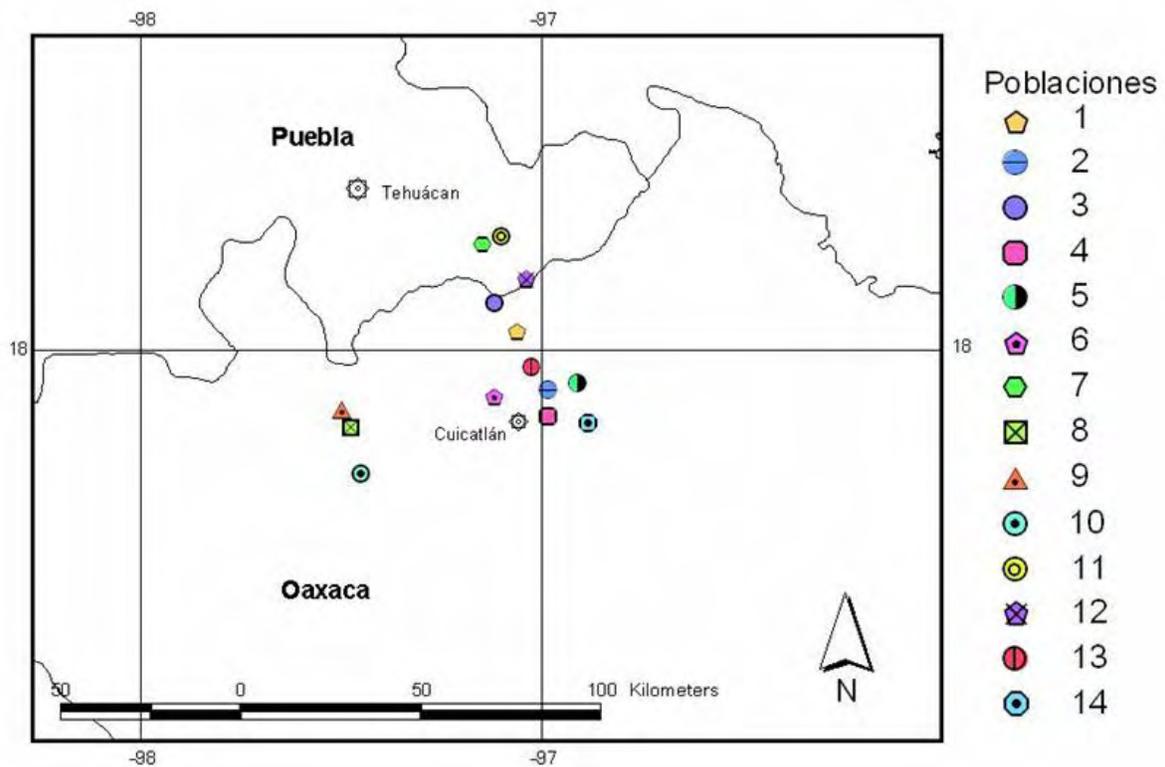


Figura 5. Mapa de ubicación de las poblaciones que se tomaron en cuenta para este estudio

7. RESULTADOS

7.1. Descripción morfológica de las semillas maduras

7.1.1. Morfología general

Las semillas de las 14 poblaciones son simétricas y la forma es del tipo Cereus (forma de almeja). El tamaño promedio fluctúa de 713.9 μm (0.7139 mm) en la población P2 hasta 1220 μm (1.220 mm) en las poblaciones P10 y P13, el ancho promedio varía de 410 μm (0.410 mm) en la población P1 hasta 635 μm (0.635 mm) en la población P13. El resto de las poblaciones estudiadas presentan semillas con tamaños intermedios por lo que son clasificadas entre pequeñas y muy pequeñas (Cuadro 7). El color de las semillas de las poblaciones estudiadas es café con la superficie semi-mate. La escultura multicelular es rugosa para todas las poblaciones.

7.1.2. Estructura primaria

El tamaño de las células son idénticas en todos sus lados (apical, lateral, base del hilo micrópilo, dorsal y ventral) (Figura 4). Su forma es alargada. El relieve de la pared anticlinal es acanalado y curvado irregularmente. Presenta ondulaciones de dos tipos: de tipo S las poblaciones P2, P5, P7 y P11 y de tipo U las poblaciones P1, P3, P4, P6, P8, P9, P10, P12, P13 y P14. La unión entre las células anticlinales es indiferenciada.

7.1.3. Estructura de la pared periclinal

En todas las regiones, la pared periclinal es concava. Sólo las poblaciones P2, P7, P10, P12, P13 y P14 presentan un microrelieve verrucoso.

7.1.4. Región Hilo Micropilar (RHM)

El tamaño es pequeño y la orientación del hilo-micropilo es de dos tipos: a) basal para la población P12 y b) oblicua para el resto de las poblaciones. La posición es superficial con una configuración hilo-micropilo juntos, formando un sólo complejo, pero separado por una banda de tejido esclerificado. La forma de la RHM es ovalada.

Cuadro 7. Tamaño de las semillas de las 14 poblaciones de estudio, incluyendo la media, desviación estándar y coeficiente de variación.

Población	Largo (μm)	Ancho (μm)
1	845.1 \pm 64.9 (498.5)	410 \pm 45.3 (373.3)
2	713.9 \pm 51.7 (374.3)	419 \pm 21.3 (108.5)
3	827.2 \pm 54.06 (353.5)	447.7 \pm 26.5 (148.7)
4	794.1 \pm 51.5 (333.8)	462.1 \pm 35.9 (280.3)
5	1133.8 \pm 115.3 (1173.1)	622.7 \pm 46.8 (352.4)
6	940.7 \pm 42 (187.5)	514.7 \pm 21 (86.1)
7	901.1 \pm 46.7 (241.9)	465.5 \pm 29.8 (190.7)
8	1170 \pm 67 (383.2)	612.9 \pm 36.6 (218.3)
9	1200.8 \pm 76.1 (483)	631.6 \pm 74 (875.8)
10	1220.6 \pm 134.2 (1472.6)	635.6 \pm 46.6 (341.2)
11	1033 \pm 78.1 (590.5)	585.23 \pm 35.5 (215.3)
12	1170 \pm 70 (587.3)	612 \pm 72 (423.1)
13	1220 \pm 101.5 (809.6)	630 \pm 42.8 (299.5)
14	1200 \pm 98.8 (786.8)	610.8 \pm 57.8 (566.6)

En el cuadro 8 se muestra un resumen de las características que presentan las semillas de las 14 poblaciones

Cuadro 8 Características comunes compartidas de las semillas de las 14 poblaciones.

Caracteres generales de las 14 poblaciones	
Forma	Almeja
Simetría	Simétrica
Color	Café
Lustre	Semi-mate
Estructura multicelular	Rugosa
Tamaño de la célula	Uniforme
Forma de la célula	Alargada, no isodiamétrica.
Relieve del borde de las paredes anticlinales	Acanalado
Curvatura de las células límite de las células anticlinales	Curvado irregularmente
Ondulaciones de las células anticlinales	Tipo S y tipo U
Unión de las células anticlinales	Indiferenciada
Relieve de las células periclinales	Concavo
Microrelieve de las células periclinales	Sin relieve y verrucoso
Orientación Regió Hilo-Micrópilo	Generalmente oblicua pero también basal
Posición RHM relativo al borde	Superficial
Configuración del hilo y micrólo	Juntos formando un solo complejo pero separada por una banda de tejido esclarificada
Forma del complejo HM	Ovalada

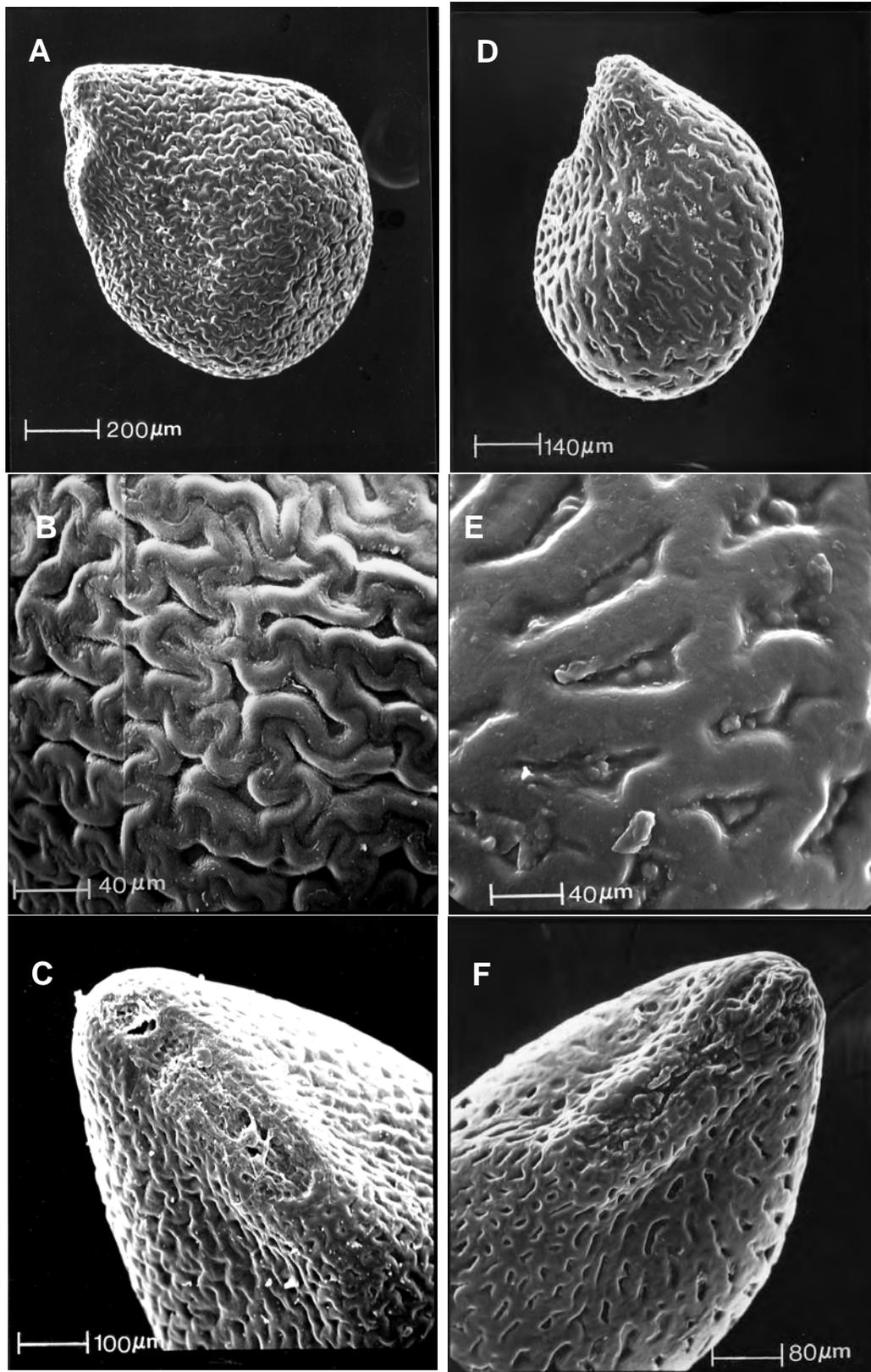


Figura 6 Microfotografías de semillas. Población 1 A: Semilla completa. B: Acercamiento de la región lateral. C: RHM. Población 2 D: Semilla completa. E: Acercamiento de la región lateral. F: RHM.

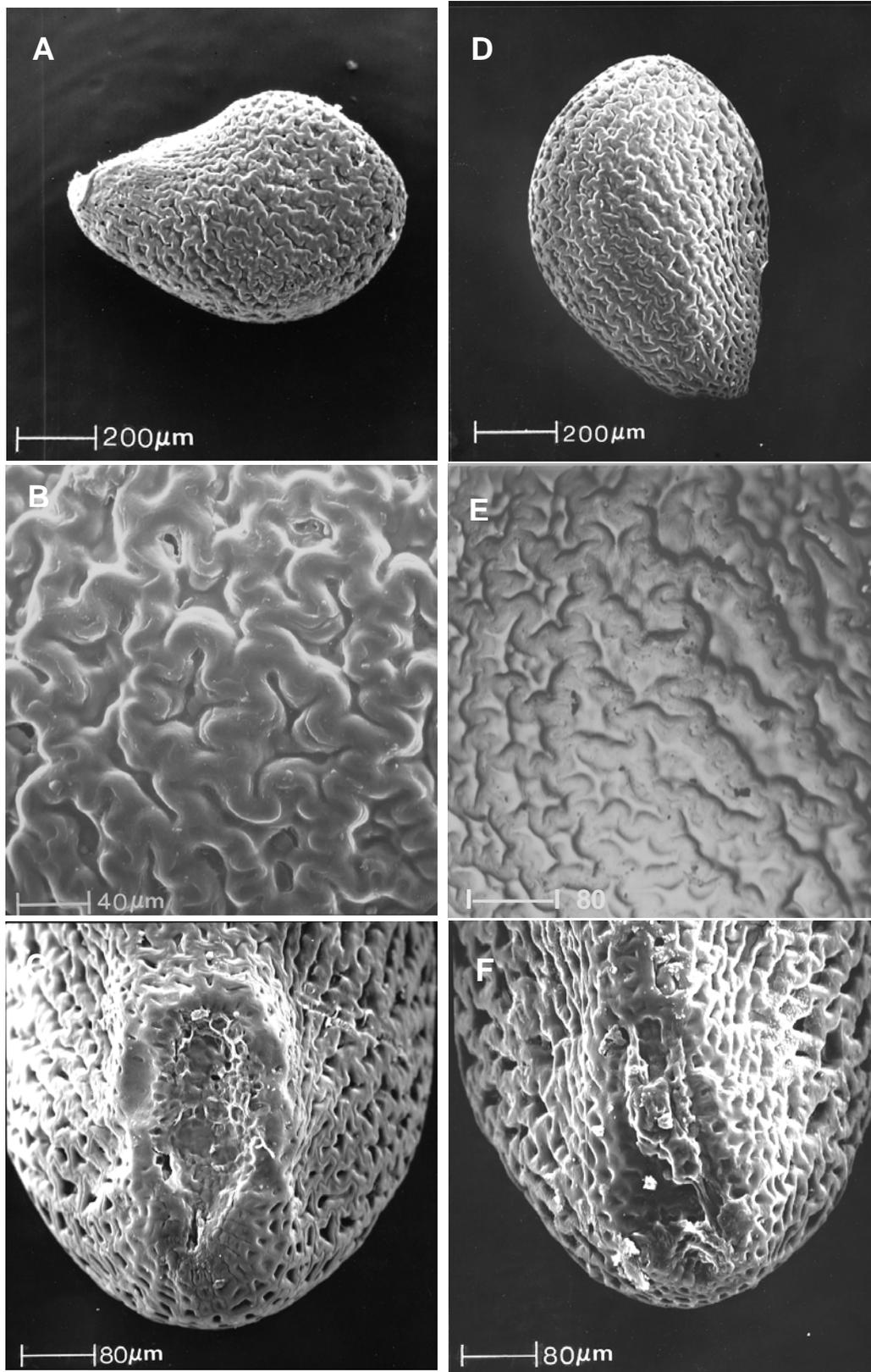


Figura 7 Microfotografías de semillas. Población 3 A: Semilla completa. B: Acercamiento de la región lateral. C: RHM. Población 4 D: Semilla completa. E: Acercamiento de la región lateral. F: RHM.

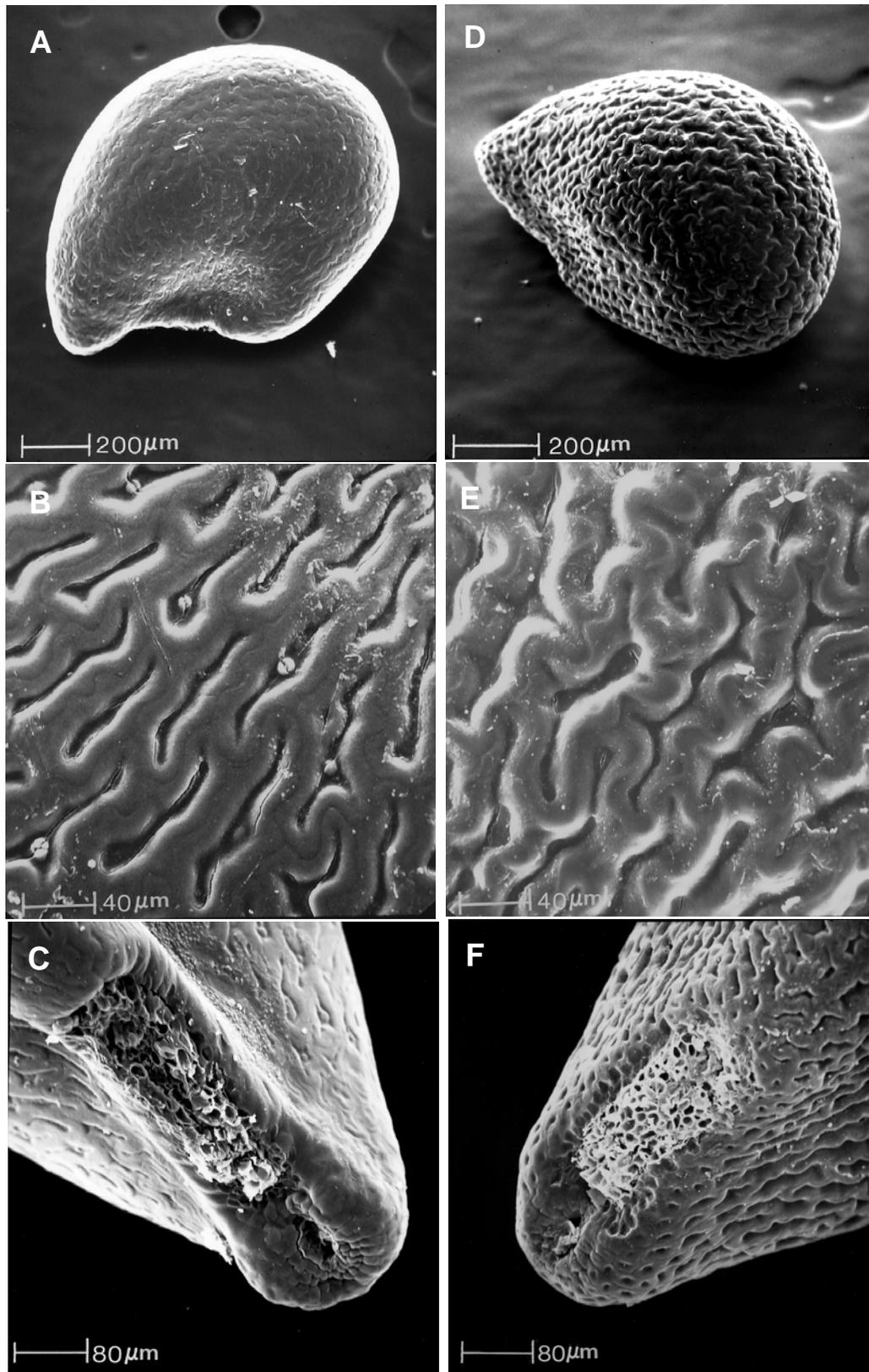


Figura 8 Microfotografías de semillas. Población 5 A: Semilla completa. B: Acercamiento de la región lateral. C: RHM. Población 6 D: Semilla completa. E: Acercamiento de la región lateral. F: RHM.

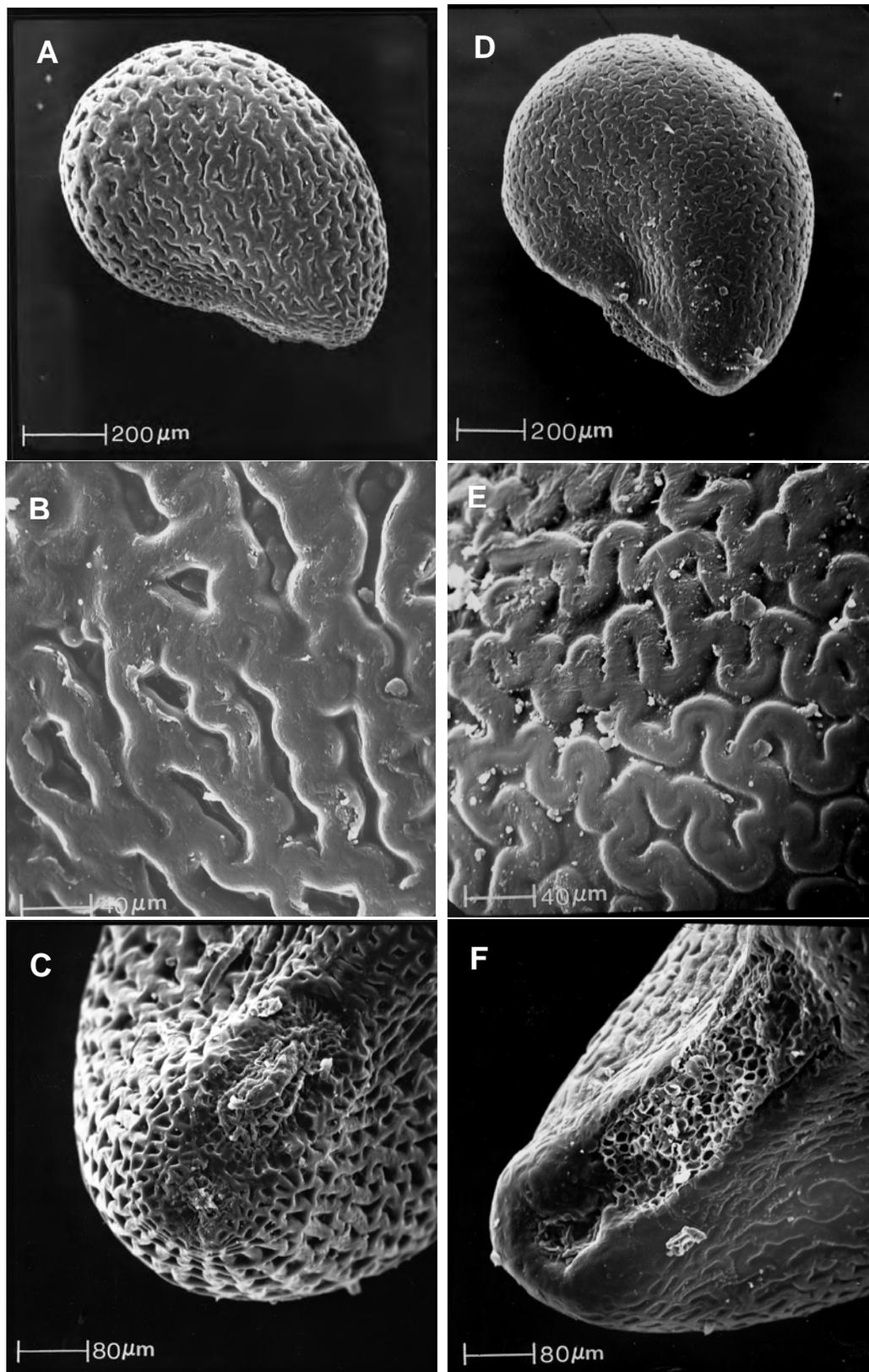


Figura 9 Microfotografías de semillas. Población 7 A: Semilla completa. B: Acercamiento de la región lateral. C: RHM. Población 8 D: Semilla completa. E: Acercamiento de la región lateral. F: RHM.

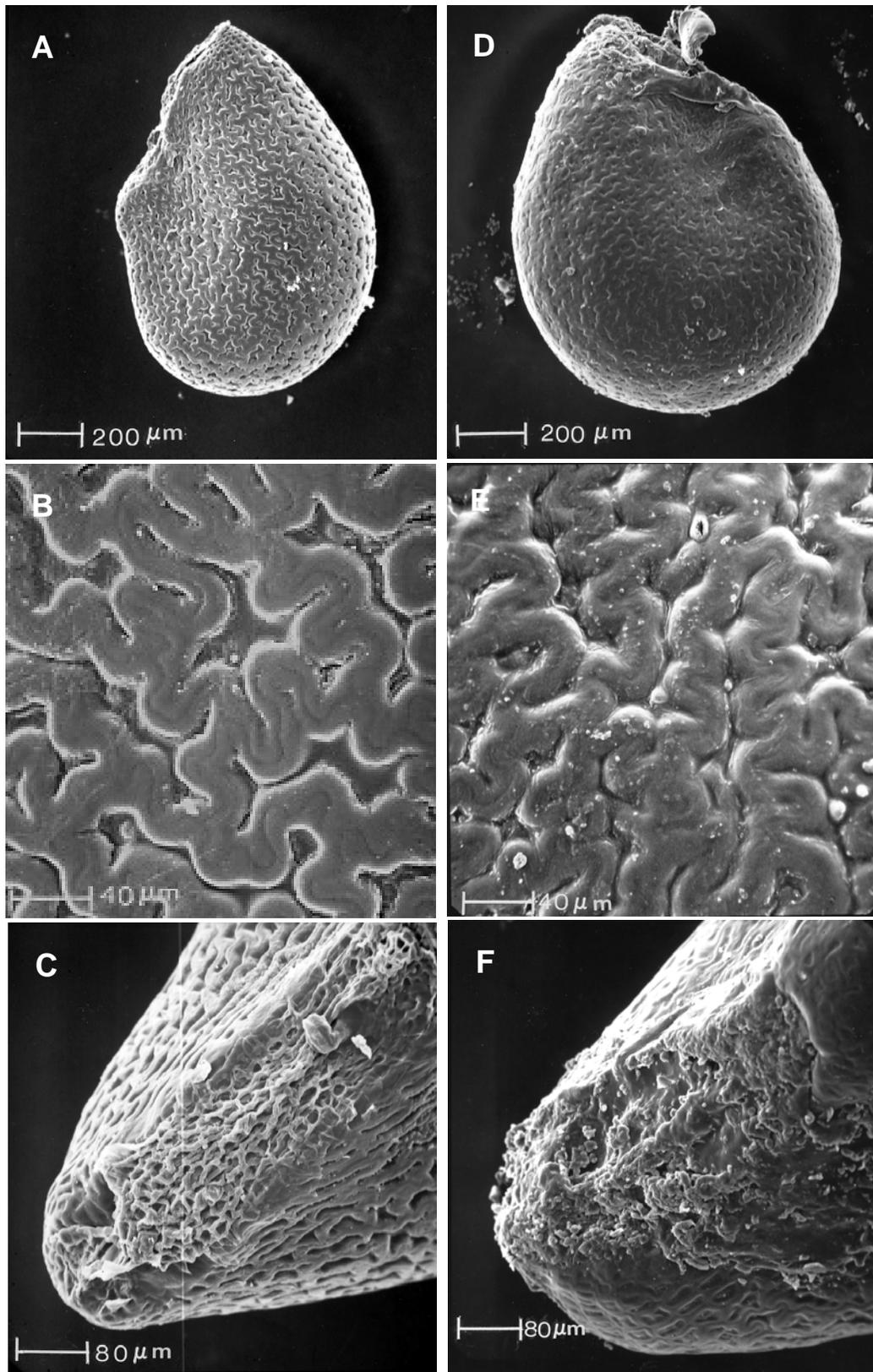


Figura 10 Microfotografías de semillas. Población 9 A: Semilla completa. B: Acercamiento de la región lateral. C: RHM. Población 10 D: Semilla completa. E: Acercamiento de la región lateral. F: RHM.

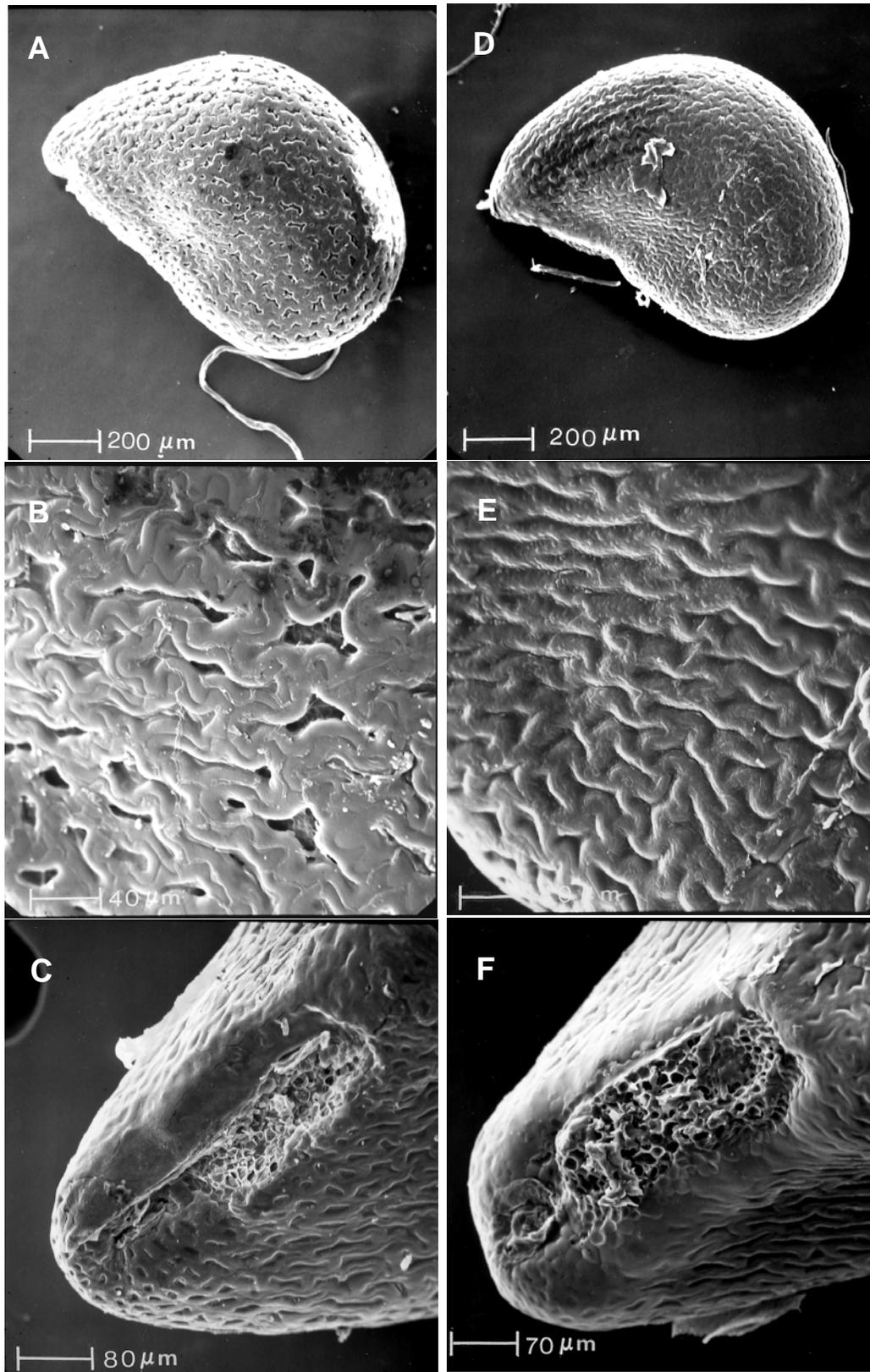


Figura 11 Microfotografías de semillas. Población 11 A: Semilla completa. B: Acercamiento de la región lateral. C: RHM. Población 12 D: Semilla completa. E: Acercamiento de la región lateral. F: RHM.

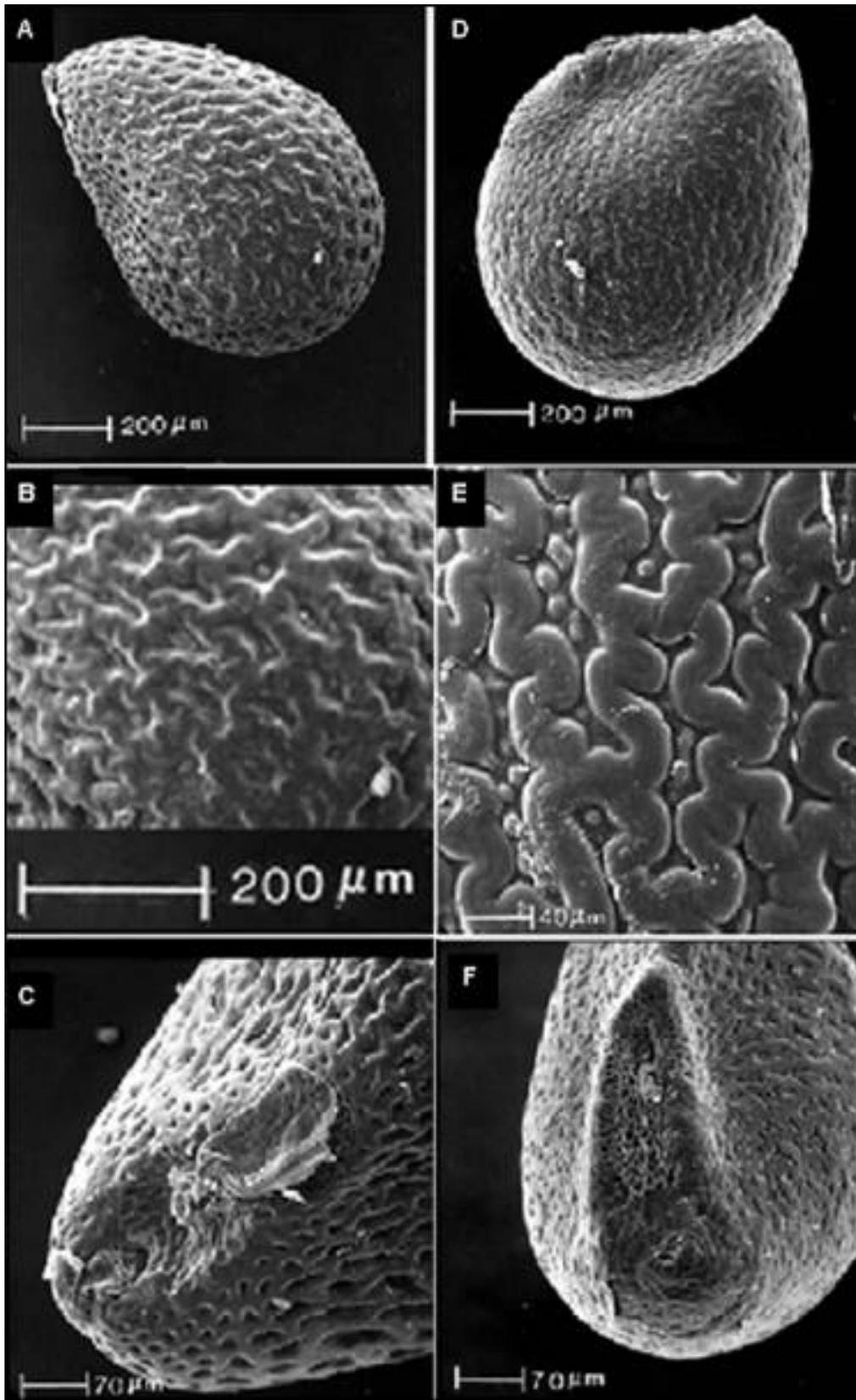


Figura 12 Microfotografías de semillas. Población **13** A: Semilla completa. B: Acercamiento de la región lateral (ampliación de la figura A conservando la misma escala). C: RHM. Población **14** D: Semilla completa. E: Acercamiento de la región lateral. F: RHM.

7.2. Análisis fenético

7.2.1. Análisis de agrupamiento

Con el análisis de conglomerados, se pretendió conocer la relación que existe entre las 14 poblaciones, de acuerdo con la similitud y disimilitud global dada por el conjunto de caracteres estudiados.

El fenograma que se obtuvo mediante el coeficiente de distancia (Figura.13), en un primer nivel muestra que se forman los grupos **A** y **B** (valor de similitud 1.78). El grupo **A** lo conforman las poblaciones P1, P6, P13, P14, P2, P4, P7, P5, P8, P9, P10, P11, y P12. Este agrupamiento se forma debido a la presencia de espinas centrales conspicuas, fruto claviforme, margen de los tépalos externos entero y estigma amarillo-verdoso o amarillento. El grupo **B** está formado sólo por la población P3 debido a que sus individuos son los únicos que presentan espinas centrales ausentes o inconspicuas, fruto cilíndrico, margen de los tépalos externos serrado y estigma púrpura.

En un segundo nivel el grupo **A** se divide en dos grupos **I** y **II** (valor de similitud 1.48). El grupo **I** se forma por las poblaciones P1, P6, P13, P14, P2, P4 y P7 y se caracteriza por presentar espinas superiores centrales pequeñas (1-5.5 mm longitud), flor infundibuliforme y tépalos internos lanceolados. A su vez el grupo **I** se divide en dos subgrupos **1** y **2** (valor de similitud 1.29). En el subgrupo **1** se concentran las poblaciones P1, P6, P13 y P14 (valor de similitud 1.11), el cual se caracteriza por presentar espinas centrales subuladas, espinas radiales aciculares y aréolas circulares. El subgrupo **2** lo forman las poblaciones P2, P4 y P7 (valor de similitud 1.09) y se caracteriza por presentar espinas centrales aciculares, flores con un diámetro de 5.2-5.3 mm, espinas radiales subuladas y aréolas ovaladas. El grupo **II** (valor de similitud 1.30) lo integran las poblaciones P5, P8, P9, P10, P11 y P12 debido a que presentan espinas superiores centrales grandes (4-9.9 mm de longitud), flor campanulada y tépalos internos oblongos. De este grupo se separa la

población P5 (valor de similitud 1.30) la cual se caracteriza por tener tallos mucho más pequeños, con un promedio de 6.1 X 5.7 cm., tubérculos en corte transversal unguados y fruto más ancho, con un diámetro promedio de 10 mm.

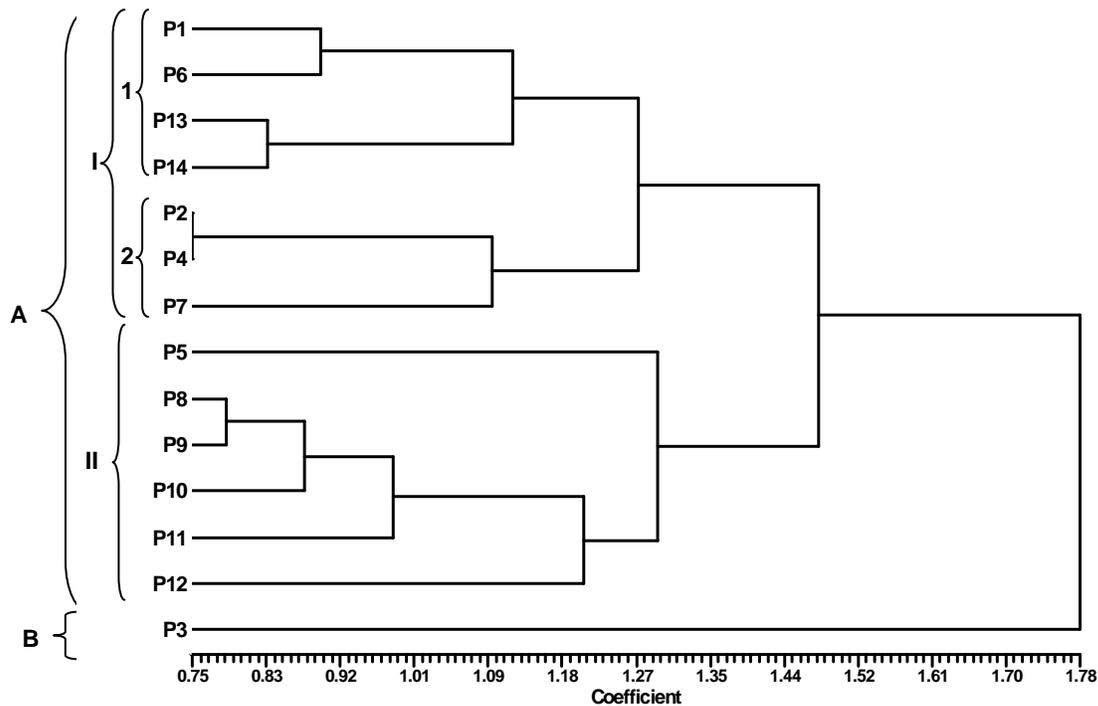


Figura 13. Fenograma empleando el coeficiente de distancia con los 46 caracteres cualitativos y cuantitativos (Coeficiente de Correlación Cofenética = 0.85610)

Por su parte, el fenograma obtenido mediante el coeficiente de correlación (Figura 14) muestra que se forman los grandes grupos **A y B** (valor de similitud - 0.23). En el grupo **A** lo conforman las poblaciones P1, P6, P13, P14, P2, P4, P7 y P3 (valor de similitud -0.08). Este agrupamiento se obtiene por la presencia de las espinas superiores centrales 1-5.5 mm de longitud (en la P3 son inconspicuas o ausentes), flor infundibuliforme y tépalos internos lanceolados.

En el grupo **A** (valor de similitud -0.08) se forman dos subgrupos. En el subgrupo **I** se ubican las poblaciones P1, P6, P13 y P14 (valor de similitud -0.04), que se caracterizan por tener espinas radiales aciculares, espinas centrales

subuladas y aréolas circulares. Las poblaciones P1 y P6 (valor de similitud 0.41) comparten el margen dentado en el ápice de los tépalos internos y carecen de microrelieves en las células periclinales. Las poblaciones P13 y P14 (valor de similitud 0.43) carecen de margen dentado en el ápice de los tépalos internos y el microrelieve de las células periclinales es verrucoso. El subgrupo II lo integran las poblaciones P2, P4, P7 y P3 (valor de similitud 0.22), que se caracteriza por tener las espinas radiales subuladas, las espinas centrales aciculares y la aréola ovalada. En este caso, la población P3 (valor de similitud 0.22) se separa por presentar espinas centrales inconspicuas o ausentes, el margen de los tépalos externos serrados y el fruto cilíndrico. Las poblaciones P2, P4 (valor de similitud 0.63, muestran que, las espinas inferiores centrales son muy pequeñas, pues llegan a alcanzar tan sólo 4 mm.

El grupo B está formado por seis poblaciones P5, P8, P10, P9, P11 y P12 que tiene en común las espinas superiores centrales de 4-9.9 mm de longitud, la flor campanulada y los tépalos internos oblongos.

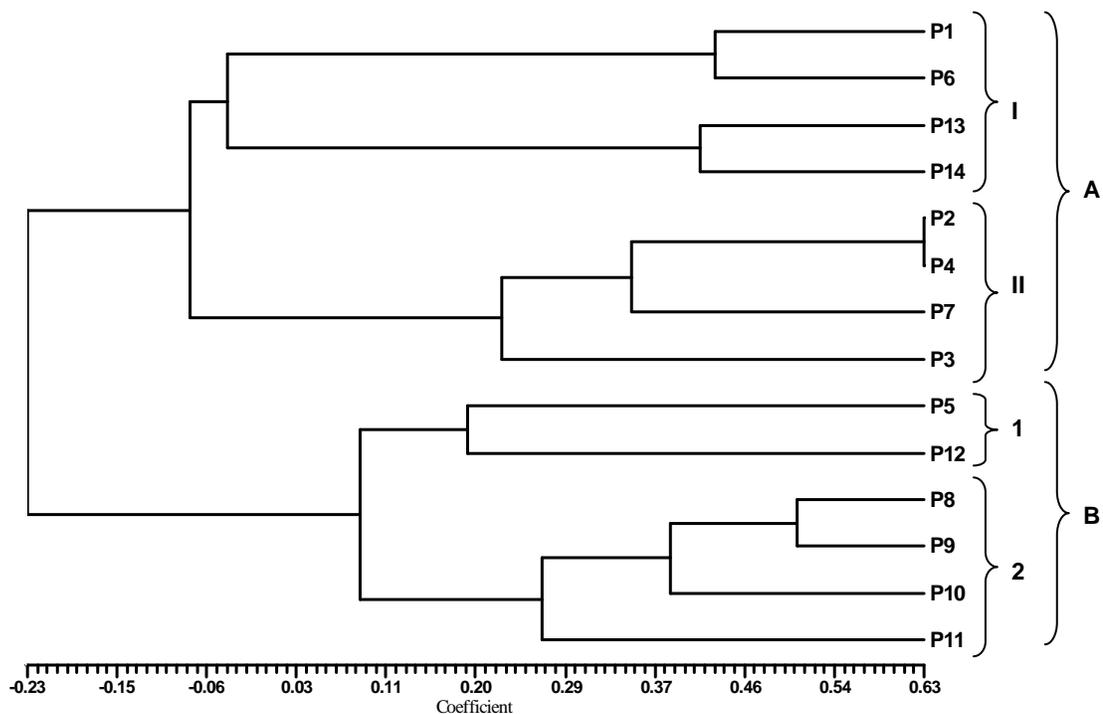


Figura 14. Fenograma empleando el coeficiente de correlación con 46 caracteres cualitativos y cuantitativos. (Coeficiente de Correlación Cofenética = 0.86104)

En el grupo **B** (valor de similitud 0.09) se forman dos subgrupos. En el subgrupo **1** se incluyen a las poblaciones P5 y P12 (valor de similitud 0.18), las cuales se asocian por presentar el ápice de los tépalos externos acuminado. Por su parte las poblaciones P8, P11, P9 y P10 (valor de similitud 0.27), se caracterizan por presentar el ápice de los tépalos externos obtuso.

7.2.2. Análisis de componentes principales

El análisis de componentes principales permitió conocer aquellos caracteres que más contribuyen a explicar la variabilidad de las poblaciones. Al construir la **Matriz de valores característicos (Eigen Values)**, (Cuadro 9), se aprecia que los tres primeros componentes principales explican casi el 61% de la variación que se presenta entre las poblaciones analizadas.

Cuadro 9. Matriz de Valores Característicos

Componente	Eigenvalue	Por ciento	Acumulativo
1	16.7315	36.37%	36.37 %
2	6.6069	14.36 %	50.73 %
3	4.5689	9.93 %	60.66%

En el cuadro 10 se muestra la Matriz de Vectores Característicos (Eigen Vectors). Se puede observar que de los 46 caracteres estudiados, seis de ellos contribuyen mayormente a explicar la variabilidad dentro del primer componente principal. En orden de importancia estos caracteres son: forma de las espinas radiales (carácter 10), color del tubérculo (carácter 6), color del fruto (carácter 38), margen de tépalos externos (carácter 26), forma del fruto (carácter 39) y color del estigma (carácter 34). En el segundo componente principal, los caracteres que más aportan a explicar la variabilidad son: espinas centrales (presencia/ausencia)

(carácter 12), longitud del tallo (carácter 1), microrelieve de las células periclinales (carácter 43), longitud de espinas radiales (carácter 9); forma del ápice de los tépalos externos (carácter 25). En el tercer componente principal, los caracteres con mayor peso fueron la forma del tubérculo en corte transversal (carácter 5), forma del ápice de tépalos internos (carácter 31), el margen dentado del ápice de los tépalos internos (carácter 32) y número de tépalos internos (carácter 29).

Cuadro 10 Matriz de Vectores Característicos

Carácter	Componentes Principales			Carácter	Componentes Principales		
	1	2	3		1	2	3
1	0.5238	0.7487	0.2401	24	-0.1181	-0.2681	0.2693
2	-0.2796	0.3197	0.2558	25	0.3433	-0.5358	-0.3018
3	-0.5954	0.1611	-0.0111	26	0.8636	-0.5324	-0.0567
4	-0.5493	0.4260	0.1158	27	-0.3922	-0.1041	0.3945
5	0.0459	-0.0433	-0.8662	28	-0.1574	-0.4254	0.1871
6	1.0379	0.1062	0.0859	29	-0.1298	-0.1064	0.5315
7	-0.5754	0.2024	-0.3521	30	-0.5124	-0.2680	0.1627
8	0.1669	-0.4278	0.3571	31	0.4042	0.2758	0.7997
9	-0.3212	0.5924	-0.0392	32	0.3929	0.3293	-0.7938
10	1.1859	0.0964	0.1809	33	0.1883	0.2709	-0.2799
11	-0.0930	-0.3338	-0.2961	34	0.8599	-0.2076	0.1779
12	-0.2532	0.8312	-0.1145	35	0.2928	0.2763	-0.3765
13	-0.3539	-0.4999	-0.0690	36	-0.4107	-0.0584	-0.1233
14	-0.4389	-0.4077	0.2302	37	-0.3518	0.3851	0.1969
15	-0.1118	0.0950	-0.0114	38	0.9026	0.4406	-0.1357
16	-0.4408	-0.0884	-0.3665	39	0.8636	-0.5324	-0.0567
17	-0.2056	-0.2325	-0.3102	40	-0.5369	0.2006	0.1073
18	-0.5124	-0.2680	0.1627	41	-0.5962	0.1184	-0.1009
19	-0.2248	-0.1273	-0.4905	42	0.2262	0.1826	-0.0902
20	-0.4843	-0.0330	0.1237	43	0.3845	0.7252	0.2668
21	-0.3468	-0.2639	0.2316	44	-0.4263	0.0007	-0.1563
22	-0.1788	-0.5132	0.1886	45	0.0616	-0.1006	0.1390
23	0.6387	-0.4076	-0.1349	46	0.1343	0.0009	0.0355

Las figuras 15 y 16 representan gráficas bidimensionales con la proyección de las OTUs en los componentes principales 1 vs 2 y 1 vs 3, respectivamente. En cada

una de las gráficas, la distancia entre las posiciones que ocupan las poblaciones es una medida de su similitud; entre más cercanos más similares y viceversa.

La figura 15 representa casi el **50.7%** de la variación total, es decir la suma de la variación que expresan los componentes principales 1 y 2. El primer componente ordena a las poblaciones de acuerdo con la forma de las espinas radiales, color del tubérculo, color del estigma, margen de tépalos externos, forma del fruto, color de las anteras de los estambres y forma del tallo. Las especies aparecen en tres grupos; el primero al lado derecho de la gráfica con valores positivos representados por las poblaciones P2, P4, P3 y P7; el segundo ubicado al centro con valores positivos y negativos representado por las poblaciones P1, P13, P6 y P14; el tercero a la izquierda con valores negativos representado por las poblaciones P5, P10, P12, P8, P11 y P9.

El segundo componente ordena a las especies de acuerdo a las espinas centrales, longitud del tallo, microrelieve de las células periclinales, longitud de espinas radiales, forma del ápice de los tépalos externos. En la parte superior de la figura 15 con valores positivos y negativos se encuentran trece poblaciones (P11, P12, P8, P7, P5, P9, P4, P10, P14, P6, P1, P2 y P13). En la parte inferior, con valores negativos se encuentra la población P3.

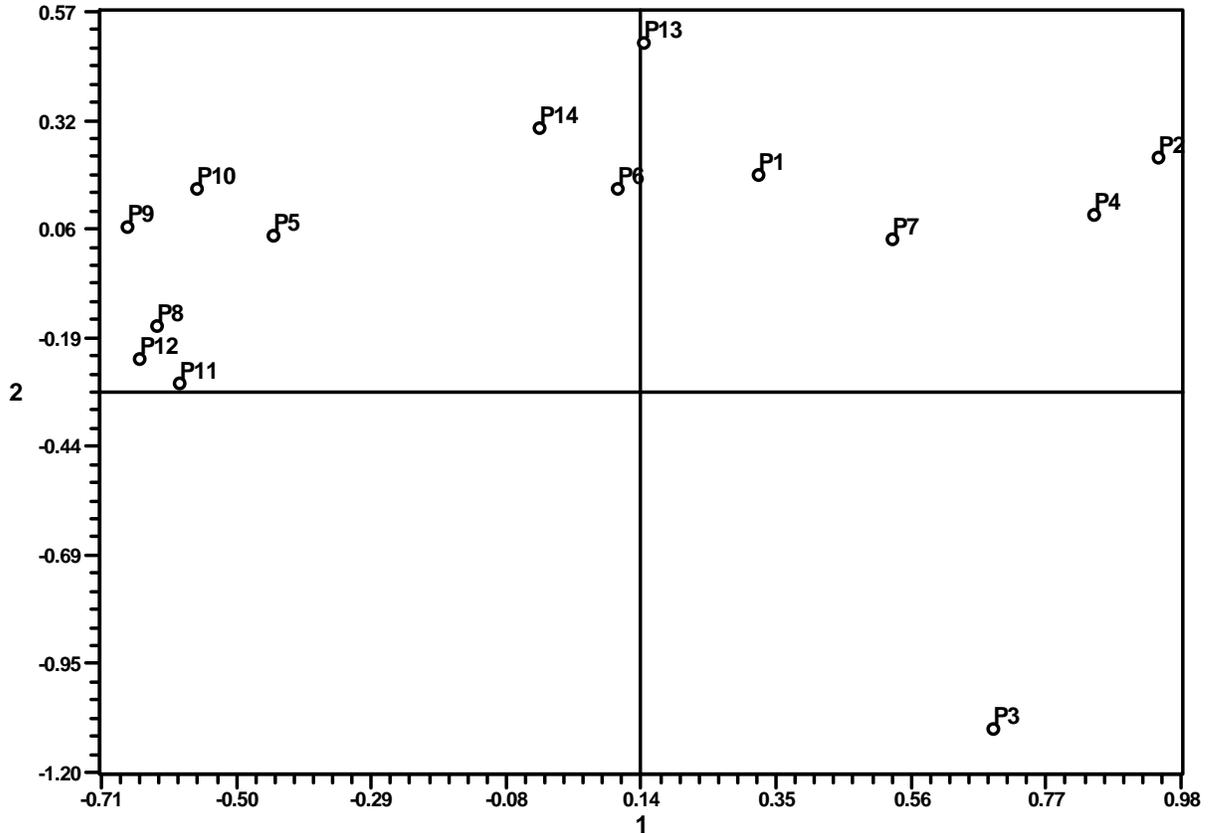


Figura 15 Representación de las poblaciones en un espacio bidimensional de caracteres conformado por un Análisis de Componentes Principales. 1 vs 2.

La gráfica de la figura 16 representa el **46.2%** de la variabilidad de las poblaciones bajo estudio. En el plano horizontal el primer componente principal separa a las poblaciones de acuerdo con los valores de los caracteres con mayor peso, los cuales ya fueron descritos. En el plano horizontal, el primer componente se comporta muy similar a la figura 15, donde las especies quedan separadas en los mismos tres grupos. En el plano vertical, el tercer componente principal ordena a las poblaciones de acuerdo al margen dentado del ápice de los tépalos internos, la forma del tubérculo en corte transversal; forma del ápice de tépalos internos y color de los tépalos internos. En la parte superior, con valores positivos y negativos, se encuentran doce poblaciones (P6, P3, P14, P12, P13, P8, P4, P2, P11, P19, P10 y P7). En la parte inferior, con valores negativos, se encuentran dos poblaciones (P1 y P5).

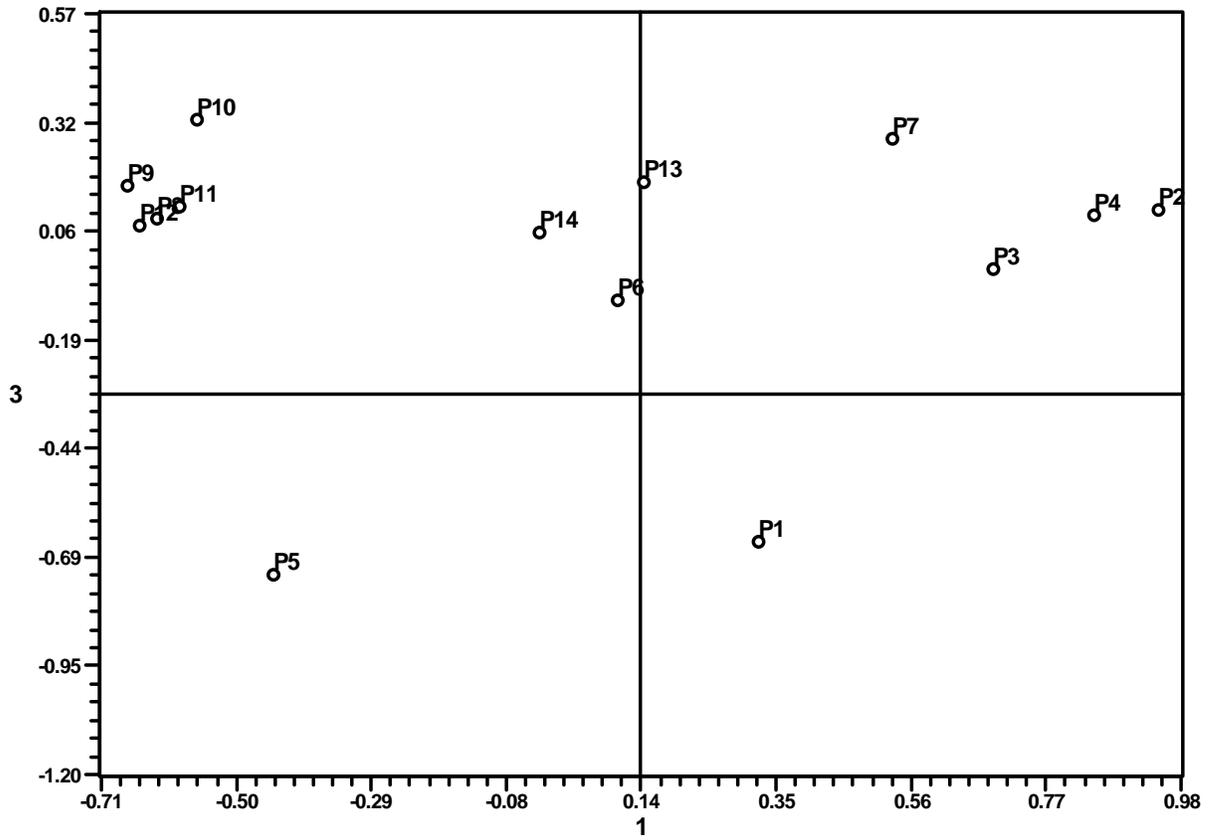


Figura 16 Representación de las poblaciones en un espacio bidimensional de caracteres conformado por un Análisis de Componentes Principales. 1 vs 3.

8. DISCUSIÓN

El género *Mammillaria* ha sido estudiado desde hace muchos años por diferentes autores, desde el punto de vista taxonómico con énfasis en sus caracteres morfológicos, entre los que podemos señalar a Haworth, (1812); Pfeifer, (1837); Salm-Dick, (1850); Schumann, (1898); Britton y Rose, (1923); Craig, (1945); Backeberg, (1963, 1966); Pilbeam, (1980); Hunt, (1983-1987); Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, (1991); Reppenhagen, (1992) y Hunt, (2006). Entre los que han empleado la morfología de semilla en estudios taxonómicos se encuentran Lüthy (1995), Dowell (2000) y Barthlott y Hunt (2000). Aun así, con los numerosos estudios en *Mammillaria*, la delimitación de especies en la serie *Supertextae* es dudosa, por lo que el presente estudio aporta nuevos elementos que ayudan a su delimitación en las especies incluidas en este estudio. Esta tesis es la primera en realizar un análisis numérico para *M. supertexta*, *M. lanata*, *M. dixanthocentron* y *M. flavicentra*.

A pesar de los muchos autores que han estudiado el género *Mammillaria* desde el punto de vista morfológico, las descripciones generadas han sido hasta ahora parciales habiendo generalmente utilizado caracteres vegetativos y pocas veces los de tipo reproductivo (flor, fruto y semilla). La mayoría de las descripciones de semilla que existen de las especies de la serie *Supertextae*, contienen información muy escasa que se reduce al color (Craig, 1945; Backeberg, 1966, Pilbeam, 1980; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991 y Reppenhagen, 1992) y pocos a la forma y tamaño (Craig, 1945 y Reppenhagen, 1992). Los resultados en este trabajo en cuanto al color, tamaño, forma y micromorfología de las semillas de las 14 poblaciones nos demuestra que los caracteres que se utilizaron, no reflejan gran variación entre ellas y también cabe mencionar que no fueron significativos para la delimitación de las especies en el análisis numérico. La descripción general de las semillas en este estudio coincide con lo reportado en Lüthy (1995) para la serie *Supertextae*, en los siguientes caracteres: apariencia de la testa (color), características de las células individuales (forma), límite de las células anticlinales (ondulaciones en forma de U), estructura de las células periclinales (microrelieve

verrugoso). Se podrían plantear futuros estudios a nivel de series, secciones y subgéneros en *Mammillaria* ya que estos pueden funcionar para su limitación, como fue para el subgénero *Mammilloidya* (Buxbaum, 1951).

En el estudio fenético al analizar el fenograma (Figura 14) y la gráfica de los Componentes Principales (Figura 16), de manera general se ordenan tres grupos de poblaciones. El primer grupo formado por las siguientes poblaciones (P2, P3, P4 y P7). El segundo grupo conformado con las poblaciones (P1, P6, P13 y P14) y el tercero con (P5, P8, P9, P10, P11 y P12). Pero al analizar el fenograma (Figura 13) y la gráfica de los Componentes Principales (Figura 15), se ve claramente que la población P3 se separa del resto de las poblaciones por lo que en este estudio se reconoce como especie diferente

El Análisis de Componentes Principales muestra que los caracteres cuantitativos de doble estado presentaron mayor peso en los tres componentes principales que los cualitativos multiestado, cuantitativos continuos y cuantitativos discontinuos. De los 15 caracteres señalados con mayor peso para los tres componentes principales, los reproductivos tuvieron mayor importancia que los vegetativos. Esto implica que varias estructuras reproductivas participan para separar a P3. De los caracteres vegetativos uno de alto valor (forma de las espinas radiales) contribuyen a agrupar a P2, P4 y P7.

En *M. lanata* las espinas centrales ausentes e inconspicuas, frutos cilíndricos, margen de los tépalos externos serrados y estigma color púrpura son los caracteres que la definen. Britton y Rose (1923) quienes describen esta especie, no brindan información sobre estos cuatro caracteres. En cuanto a las espinas centrales se coincide con lo reportado por Craig (1945), Pilbeam (1980), Hunt (1985), y Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), sólo que los últimos las reportan como espinas rudimentarias y en el caso de Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) también lo reportan como espinas centrales inconspicuas. Craig (1945), Pilbeam (1980) y Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), definen el fruto como globular-elongado y

en este trabajo se define como cilíndrico. El margen serrado de los tépalos externos coincide con lo reportado por Craig (1945), Reppenhagen (1992) y Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991). El estigma púrpura coincide con lo reportado con Craig (1945), Pilbeam (1980), Reppenhagen (1992) y Bravo-Hollis y Sanches-Mejorada (1991). La delimitación de esta especie en este estudio coincide con Britton y Rose (1923), Craig (1945); Backeberg (1970), Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), Reppenhagen (1992) y Guzmán et al. (2003).

La especie *M. supertexta* se define por presentar espinas radiales subuladas, espinas centrales aciculares y aréolas ovaladas. Pfeiffer (1837), en su corta descripción de *M. supertexta*, no menciona ninguno de estos tres caracteres. Las espinas centrales aciculares, coincide con Craig (1945) y Reppenhagen (1992). La forma ovalada de las aréolas de estas poblaciones, coincide con lo reportado por Craig (1945) y Reppenhagen (1992). En cuanto a la forma de las espinas radiales, en este trabajo, es la primera vez que se reporta como subulada.

En *M. dixanthocentron* las espinas radiales aciculares, las espinas centrales subuladas y las aréolas circulares son los caracteres que la definen. Backeber (1963,1966 y 1970) en sus descripciones para la especie dice que las espinas radiales son delgadas en forma de lanza, lo cual es semejante a la forma acicular, lo cual también apoya Bravo-Hollis (1991); sin embargo, no incluye información sobre la forma de las espinas centrales, ni de la aréola. En este trabajo es la primera vez que se reportan las espinas centrales subuladas. La forma circular de la aréola fue descrita anteriormente para *M. dixanthocentron* (Bravo-Hollis y Sánchez Mejorada, 1991; Reppenhagen, 1992). La delimitación de estas dos especies coincide con Pilbeam (1980), Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), Reppenhagen (1992), Lüthy (1995) Guzmán et al. (2003) y Hunt (2006).

La especie *M. flavicentra* se caracteriza por presentar flores campanuladas, 2-7 espinas centrales superiores centrales de 4-9.9 mm de longitud y tépalos internos oblongos. Backeberg (1963, 1966 y 1970) en sus descripciones, no incluye

información sobre la forma de la flor, sin embargo, esta forma campanulada si es señalada por Reppenhagen (1992). En cuanto al número de las espinas centrales es la especie que tiene más variación, aunque anteriormente sólo se habían reportado 4-6 espinas centrales (Backeber, 1966; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Reppenhagen, 1992; Anderson, 2001 y Hunt, 2006). La delimitación de esta especie en este estudio coincide con Backeberg (1966), Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) y Reppenhagen (1992). Por su parte, Hunt (1981, 1984), la reconoció como sinónimo de *M. dixanthocentron* y más tarde el mismo Hunt (2006) como especie provisionalmente reconocida.

De acuerdo a este análisis, se concluye en este trabajo, que el nombre apropiado para cada una de las agrupaciones son los siguientes: P3 *Mammillaria lanata*, P2, P4 y P7 *M. supertexta*, P1, P6, P13 y P14 *M. dixanthocentron* y por último P5, P8, P9, P10, P11 y P12 *M. flavicentra*. Con base al análisis fenético los tres componentes principales explican el 61% de la variación, aunque todos contribuyen a la identificación de las especies.

Mammillaria supertexta y *M. lanata* se distribuyen en el bosque tropical caducifolio, en donde su altitud varía de 530 a 1040 msnm. *M. dixanthocentron* se distribuye principalmente en el bosque tropical caducifolio en una altitud que varía de 765 a 1100 msnm, pero la población 14 se encontró en un bosque de encino a una altitud de 1755 msnm (Cuadro 5). *M. Flavicentra* se distribuye en zonas más altas, en el bosque de encino, a una altitud que varía de 1250 a 2500 msnm. En la figura 17 se muestra la distribución de las especies.

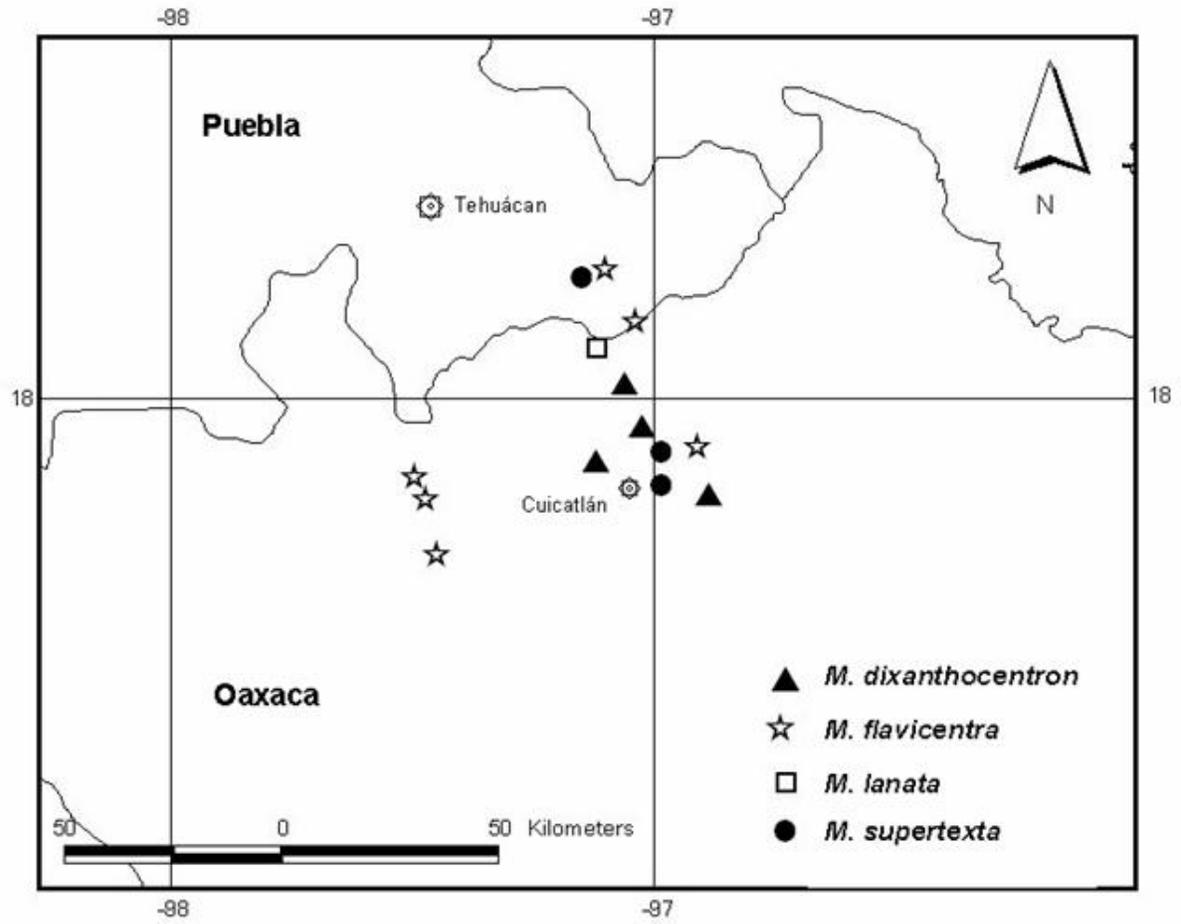


Figura 17. Mapa de distribución de las especies de *Mammillaria* incluidas en este estudio.

9. CONCLUSIONES

Este trabajo es el primero en considerar caracteres morfológicos de atributos vegetativos y reproductivos de las especies de este estudio, reunidas en un análisis fenético.

Con base en el análisis fenético se reconocen las siguientes especies: **1) *M. lanata*** que se diferencia de las demás por tener espinas centrales inconspicuas o ausentes, el margen de los tépalos externos serrado y el fruto cilíndrico; **2) *M. supertexta*** que presenta espinas radiales subuladas, espinas centrales aciculares y aréolas ovaladas; **3) *M. dixanthocentron*** se define por presentar espinas radiales aciculares, espinas centrales subuladas y aréolas circulares; **4) *M. flavicentra*** que presenta una flor campanulada, espinas centrales 2-7, espinas superiores centrales 4-9.9 mm de longitud y tépalos internos oblongos.

El Análisis de Componentes Principales ordena a las especies de acuerdo con varias estructuras reproductivas, tales como margen de los tépalos externos, forma del fruto, forma de la flor y tépalos internos, etc. Un grupo menor de caracteres vegetativos, participa en dicha ordenación de las especies, sin embargo, en este estudio se consideran además algunos caracteres de importancia taxonómica tales como espinas centrales, forma de las espinas radiales, forma de las espinas centrales y forma de las aréolas.

Los resultados del presente estudio sugieren que la morfología de las semillas no es importante en la identificación taxonómica a nivel de especies debido a que los atributos estructurales son homogéneos.

Se reporta por primera vez para las especies aquí estudiadas los siguientes caracteres de la micromorfología de la semilla: características externas de la semilla (forma, simetría en forma lateral y relación longitud-ancho), apariencia de la testa (lustre), escultura de la testa (escultura multicelular), características de las

células individuales (forma), límite de las células anticlinales (relieve del borde, curvatura de las células límite, ondulaciones y unión de las células), estructura de las células periclinales (relieve y microrelieve), región hilo micrópilo RHM (tamaño, orientación, posición relativo al margen de la testa, configuración y forma del complejo hilo-micrópilo).

Se elaboró una clave de identificación de las especies para facilitar su reconocimiento, tomando en consideración algunos de los caracteres más conspicuos de las especies. Así mismo, se presenta una descripción taxonómica para cada una de las especies.

10. CLAVE PARA LA IDENTIFICACIÓN DE LAS ESPECIES

- 1.- Espinas centrales ausentes, cuando presentes inconspicuas;
fruto cilíndrico; margen de los tépalos externos serrado;
estigma púrpura. ***M. lanata***
- 1.- Espinas centrales presentes, conspicuas; fruto claviforme;
margen de los tépalos externos entero;
estigma de amarillo a verde amarillento.
- 2.- Flor campanulada; espinas centrales 2-7; espina central superior 4-9.9 mm
de longitud. ***M. flavicentra***
- 2.- Flor infundibuliforme; espinas centrales 2-4; espina central superior
1-5.5 mm de longitud.
- 3.- Espinas radiales aciculares;
aréolas circulares. ***M. dixanthocentron***
- 3.- Espinas radiales subuladas;
aréolas ovaladas ***M. supertexta***

11. DESCRIPCIONES DE LAS ESPECIES

Mammillaria supertexta Mart. ex Pfeiff., Enum. Cact. 25, 1837; *Cactus supertextus* (Mart. ex Pfeiff.) Kuntze, Rev. Gen. Pl. 1:261, 1981. *Mammillaria elegans* DC., Mém. Mus. Hist. Nat. 17:3, 1828 var. *supertexta* (Mart. ex Pfeiff.) E. Schelle, Hand. Kakt. 261, 1907. Lectotipo (designado por Hunt, 1977c): dibujo, cat. no. 116 (M!).

Mamillaria martinezii Backeb., Cactus Paris 7:134, 1951. Holotipo: México, Oaxaca, cerca de la Mixteca, Schmoll s.n., s.f.

Planta simple o cespitosa, con el ápice ligeramente hundido. Tallo 4.8-16 cm de longitud y 4.5-7.5 cm de diámetro, globoso a cortamente cilíndrico. Tubérculos 4-7 mm de longitud y 3-6 mm de diámetro en la base, cónicos, verde claro, forma en corte transversal circular. Axilas con abundantes tricomas en la zona florífera. Aréolas ovaladas. Espinas radiales 14-22, 2-4.1 mm de longitud, subuladas, rígidas, blancas translúcidas a blancas. Espinas centrales 2 rara vez 4 cuando 2 dirigidas una hacia arriba y la otra hacia abajo cuando 4 se distribuyen en forma de cruz, la superior de 1-4.5 mm de longitud, la inferior de 3-13 mm de longitud, aciculares, rígidas, blancas o amarillas, a veces con las puntas oscuras o parduscas. Flores 10-14.1 mm de longitud y 5-6 mm de diámetro, infundibuliformes; tépalos externos 8-10, 7.2-12 mm de longitud, lanceolados, de rosa pálido a rosa, ápice obtuso, margen entero; tépalos internos 11-13, 10-13.5 mm de longitud, lanceolados, rosas, ápice acuminado; lóbulos del estigma 3 y 4, verde amarillentos; filamentos de los estambres blancos. Frutos 9-18 mm de longitud y 2.2-4 mm de diámetro, claviformes, rojos. Semillas 0.6-1 mm de longitud y 0.3-0.6 mm de diámetro, simétricas, con forma de almeja, cafés, con la superficie semi-mate, escultura multicelular rugosa; las células alargadas e idénticas en todos sus lados; relieve de la pared anticlinal acanalado y curvado irregularmente, con ondulaciones en forma de U y S; pared periclinal cóncava, con un microrelieve

verrucoso y liso; región hilo-micrópilo ovalada 0.300-0.350 mm de longitud y 0.085-0.160 mm de ancho, orientación hilo-micrópilo oblicua, la posición superficial, con una configuración hilo-micrópilo unidos, formando un solo complejo y separado por una banda de tejido esclerificado.

Ejemplares examinados: **México; Oaxaca;** Dto. s.d; Mpio. s.m; Loc. s.l.; 1909, Conzatti s.n. (US). Dto. Cuicatlán; Mpio. s.m.; Loc. De Almoloyas a Tomellin, nov/1912, Conzatti 12/383 (US). Dto. Cuicatlán; Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán; Loc Quiotepec., A. Lau 1158, (K). Dto. Cuicatlán; Mpio. s.m; Loc. s.l; 1950, Schmoll s.n. (MEXU). Dto. Cuicatlán; Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán; Loc. Cañón de Tomellin, F. Otero s.n. (MEXU). Dto. Cuicatlán; Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán; Loc. Cerca de 6 Km sobre el camino de San Juan Bautista a Santiago Quiotepec., U. Guzmán-Cruz et al. 883 (MEXU). Dto. Cuicatlán; Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán; Loc. Cañón de Tomellin. F.Otero s. n. (MEXU). Dto. Cuicatlán; Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán; Loc. A 8 Km al O. de Cuicatlán sobre el antiguo camino a Santiago Quiotepec, 17° 51' 21" N 96° 38' 43" W. 14/dic/2001, E. Martínez 332291 (MEXU). Dto. Cuicatlán; Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán; Loc. A 33 Km. al SE de Cuicatlán camino a Oaxaca, 17° 35" N 96° 56" W, 08/ene/2001, E. Martínez 33476 (MEXU). Dto. Teotitlán; Mpio. Santa María Ixcatlán; Loc. 13 Km. al NE de Santa María Ixcatlán., carretera federal 136, 11/dic/2003, R. García-Mendoza 262 (MEXU).

Mammillaria lanata (Britton & Rose) Orcutt, Cactography 7, 1926; *Neomammillaria lanata* Britton & Rose, Cact. 4:104, 1923; *Mammillaria elegans* DC., Mém. Mus. Hist. Nat. 17:3, 1828 var. *lanata* (Britton & Rose) B.Hofm., Informationsbrief Zentr. Albertsgem, 1986. Sintipo: México, [Límite Puebla y Oaxaca], C. A. Purpus s.n., 1907 (US).

Planta simple o cespitosa, con el ápice ligeramente hundido. Tallo 3.8-7.2 cm de longitud y 4.5-7.2 cm de diámetro, globoso a cortamente cilíndrico. Tubérculos 4-7 mm de longitud y 2-3 mm de diámetro en la base, cónicos, verde claro, forma en corte transversal circular. Axilas con abundantes tricomas en la zona florífera. Aréolas ovaladas. Espinas radiales 20-25, 1-3.5 mm de longitud, subuladas, semiflexuosas, blancas. Espinas centrales ausentes o inconspicuas. Flores 10-13 mm de longitud y 5.5-7.5 mm de diámetro, infundibuliformes; tépalos externos 12-13, 10.2-12 mm de longitud, lanceolados, rosas, ápice acuminado, margen serrado; tépalos internos 11-13, 12-13 mm de longitud, lanceolados, rosas, ápice acuminado; lóbulos del estigma 3, púrpuras; filamentos de los estambres blancos. Frutos 11-14 mm de longitud y 3-4 mm de diámetro, cilíndrico-alargados, rojos. Semillas 0.8-0.9 mm de longitud y 0.4-0.5 mm de diámetro; simétricas, con forma de almeja, café, con la superficie semi-mate, escultura multicelular rugosa; las células alargadas e idénticas en todos sus lados; relieve de la pared anticlinal acanalado y curvado irregularmente, con ondulaciones en forma de S; pared periclinal cóncava, con un microrelieve liso; región hilo-micrópilo ovalado, 0.325-0.350 mm de longitud y 0.165-0.170 mm de ancho, orientación hilo-micrópilo oblicua, en posición superficial, con una configuración hilo- micrópilo unidos, formando en un solo complejo y separado por una banda de tejido esclerificado.

Ejemplares examinados: **México; Puebla;** Mpio. San José Miahuatlán; Loc. Río Hondo, límite con el estado de Oaxaca., U. Guzmán-Cruz 1086 (MEXU). Mpio. Tepelmeme; Loc. En el puente Santa Lucía, autopista México-Oaxaca., 18° 05' longitud 97° 20' latitud., 08/may/2000, E. Peters 19 (MEXU)

Mammillaria dixanthocentron Backeb. ex Mottram, *Mammillaria Index* 24, 1980. Lectotipo (designado por Mottram 1980): figura 212 izquierda, *Bakeberg, Desc. Cact. Nov.* 3:8, 1963.

Mammillaria dixanthocentron Backeb. ex Mottram, *Mammillaria Index* 24, 1980 var. *rubripina* R. Wolf, *Kakten and Sukk.* 38:46, 1987. Holotipo: México, Oaxaca, Tecomavaca, R. Wolf 19/84, 6.dic.1984. (W).

Planta simple o cespitosa, con el ápice ligeramente hundido. Tallo 5-19.9 cm de longitud y 5-10 cm de diámetro, globoso a cortamente cilíndrico. Tubérculos 5.3-7.2 mm de longitud y de 3.3 a 6.7 mm de diámetro en la base, cónicos, verde claro, forma en corte transversal de ligeramente ovalada a circular. Axilas con tricomas en la zona florífera. Aréolas circulares. Espinas radiales 13-23, 2.5-5.4 mm de longitud, aciculares, rígidas, blancas translúcidas a blancas. Espinas centrales 2, 4 y rara vez 3, cuando 2 dirigidas una hacia arriba y la otra hacia abajo, cuando 4 se distribuyen en forma de cruz, la superior 1.5-5.5 mm de longitud, la inferior 2.9-15.2 mm de longitud, subuladas, rígidas, blancas o amarillas, a veces con las puntas oscuras o parduscas. Flores 11-13.5 mm de longitud y 6-9.5 mm de diámetro, infundibuliformes; tépalos externos 8-11, 8.2-12 mm de longitud, lanceolados, rosa pálido, rosa o rosa-púrpuras, ápice obtuso, margen entero; tépalos internos 10-13, 10.2-13.2 mm de longitud, lanceolados, rosa pálido, rosa o rosa-púrpuras, ápice acuminado y a veces obtuso; lóbulos del estigma 3 y 4, amarillos a verde amarillentos; filamentos de los estambres blancos, amarillos y verdes. Frutos 14-24 mm de longitud y 36.7 mm de diámetro, claviformes, rojos. Semillas 0.6-1.2 mm de longitud y 0.4-0.6 mm de diámetro, simétricas con forma de almeja, cafés, con la superficie semi-mate, escultura multicelular rugosa; células alargadas e idénticas en todos sus lados, relieve de la pared anticlinal acanalado y curvado irregularmente, con ondulaciones en forma de U; pared periclinal cóncava, con un microrelieve verrucoso y liso; región hilo-micropilo ovalado, 0.341-0.437 mm de longitud y 0.125-0.150 mm de ancho, orientación hilo-micropilo oblicua, con posición superficial y una configuración hilo-

micrópilo unidos, formando un solo complejo y separado por una banda de tejido esclerificado.

Ejemplares examinados: **México; Oaxaca;** Dto. Coixtlahuaca; Loc. Al E. de Concepción Buena Vista, 30/mar/1988, S. Arias 472 (MEXU). Dto. Coixtlahuaca; Mpio. San Juan Bautista Coixtlahuaca; Loc. 11 Km. antes de San Cristóbal Suchixtlahuaca, camino de Santiago Tejupan a San Juan Bautista Coixtlahuaca, 17° 42' N 97° 22' O, 22/oct/90, S. Gama 42 (MEXU). Dto. Coixtlahuaca.; Mpio. San Miguel Tulancingo; Loc. Cerro verde entre Santiago Tejupan y San Cristóbal Suchixtlahuaca., 17° 43' N 97° 23' O, 04/dic/1992, U. Guzmán-Cruz 939 (MEXU). Dto. Dto. Cuicatlán; Mpio. Santa María Pápalo; Loc. Pápalos 2100 msnm, 16/oct/1920, C. Conzatti 4089 1/2 (US). Dto. Cuicatlán; Mpio. Santa María Pápalo; Loc. Pápalos 2100 msnm., 17/oct/1920, C. Conzatti 4088 ½ (US). Dto. Cuicatlán; Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán; Loc. Tomellin cañón., 1976, A. Lau 060 (K). Dto. Cuicatlán; Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán; Loc. Km 94 de la carretera federal Teotitlán-Cucatlán, 19/sep/1986, S. Arias 263 (MEXU). Dto. Cuicatlán; Mpio. Santa María Tecomavaca; Loc. Carretera 135, entre Santa María Tecomavaca y San Juan Bautista Cuicatlán 24/oct/1990, U. Guzmán-Cruz 828 (MEXU). Mpio. Santo Domingo Tonalá; Loc. Puente de Tonalá, 28/ago/1991, S. Gama 79 (MEXU). Dto. Cuicatlán. Mpio. Santa María Pápalo., Loc. Cerca de Concepción Pápalo, Camino a San Juan Bautista Cuicatlán a Concepción Pápalo., 31/jul/1991, S. Gama et al. 84 (MEXU). Dto. Cuicatlán; Mpio. San Juan Bautista Cuicatlán; Loc. Aproximadamente 10 Km del camino de Cuicatlán a Santa María Pápalo, 05/ago/1995, S. Arias 853 (MEXU). Dto. Teotitlán; Mpio. Teotitlán del Camino. Loc. Teotitlán del Camino, 1968, H. Bravo s.n. (MEXU). Dto. Teotitlán; Mpio. Teotitlán de Flores Magón; Loc. Pendientes yesosa, 10 Km. más allá de Teotitlán del Camino sobre la carretera a Tomellin, 900 msnm, 6/oct/1974, D. Hunt 8840 (K). Dto. Teotitlán; s.l., 13/ago/1987, L. Scheinvar 5097^a (MEXU) Dto. Teotitlán; Mpio. Santa María Ixcatlán; Loc. 2 Km al E de Santa María Ixcatlán, 23/oct/1990, S. Arias 886 (MEXU). Dto. Teotitlán. Mpio. San Juan de los Cues; Loc. ½ Km al E de San Juan de los Cues, 09/ago/1990, S. Arias 793 (MEXU). Dto.

Teotitlán; Mpio. San Juan de los Cues; 1 Km al NE de San Juan de los Cues, 21/sep/1991, S. Arias 947 (MEXU). Dto. Teotitlán; Mpio. San Juan de los Cues; Loc. Paraje Piedra Parada, 9 Km al N de San Juan de los Cues, 18° 08' N 97° 04' O, 28/oct/1991, S. Gama 88 (MEXU). Dto. Teotitlán; Mpio. San Juan de los Cues; Loc. 0.5 Km al E de San Juan de los Cues, 18° 05' N 97° 04' O, U. Guzmán-Cruz 739 (MEXU). **Puebla**; Mpio. Coxcatlán; Loc. s.l., ago/1969, F. Buchenau s.n. (MEXU). Mpio. Coxcatlán; Loc. Near Coxcatlán on Cerro Agujereado and in the adjacent Valley Puebla, jul/1961, Smicht et al 3599 (MEXU). Mpio. Coxcatlán; Loc. Km 10 de la carretera Teotitlán del Camino-Huautla de Jiménez, 13/jul/1990, U. Guzmán-Cruz 774 (MEXU).

Mammillaria flavicentra Backeb. ex Mottram, *Mammillaria Index* 31, 1980; *Mammillaria dixanthocentron* Backeb. ex Mottram, *Mammillaria Index* 24, 1980 var. *flavicentra* (Backeb. ex Mottram) Repp., *Gatt. Mammillaria* 22, 1987; *Mammillaria dixanthocentron* Backeb. ex Mottram, *Mammillaria Index* 24, 1980 subsp. *flavicentra* (Backeb. ex Mottram) U. Guzmán, *Cact. Syst. Init.* 16:18, 2003. Lectotipo (designado por Mottram 1980): figura 212 derecha, Backeberg, *Desc. Cact. Nov.* 3:8, 1963.

Planta simple o cespitosa, con el ápice ligeramente hundido. Tallo 5-19 cm de longitud y de 4.2-13 cm de diámetro, globoso a cortamente cilíndrico. Tubérculos 5.9- 8.3 mm de longitud y 4-8 mm de diámetro en la base, cónicos, verdes, forma en corte transversal circular, rara vez angulada. Axilas con tricomas en la zona florífera. Aréolas circulares. Espinas radiales 14-29, 3-7 mm de longitud, aciculares, rígidas, blancas translúcidas. Espinas centrales 2-7, la superior 4-9.9 mm de longitud, la inferior 4.6-13 mm de longitud, subuladas, rígidas, amarillas, a veces con las puntas oscuras o parduscas. Flores 13-16.7 mm de longitud y 6-10 mm de diámetro, campanuladas; tépalos externos 8-12, 9.8-16.6 mm de longitud, lanceolados, a veces oblongos, rosa-púrpuras, ápice obtuso, a veces acuminado, margen entero; tépalos internos 12-17, 10.8-16.2 mm de longitud, oblongos, rosa-púrpuras, ápice acuminado, a veces obtuso; lóbulos del estigma 3, 4 o 5, amarillos a verde amarillentos; filamentos de los estambres blancos, amarillos y verdes. Frutos 13-125 mm de longitud y 4-9 mm de diámetro, claviformes, rosa-púrpuras a rojos. Semillas 0.9 a 1.3 mm de longitud y 0.6-0.7 mm de diámetro, simétricas, con forma de almeja, cafés, con la superficie semi-mate, escultura multicelular rugosa; células alargadas e idénticas en todos sus lados, relieve de la pared anticlinal acanalado y curvado irregularmente, con ondulaciones en forma de U y S; pared periclinal cóncava, con microrelieve verrucoso y liso; región hilo-micrópilo ovalado, 0.386-0.590 mm de longitud y 0.125-0.180 mm de ancho, orientación hilo-micrópilo oblicua, de posición superficial, con una configuración hilo-micrópilo unidos, formando un solo complejo y separado por una banda de tejido esclerificado.

Ejemplares examinados: **México; Oaxaca;** Dto. Coixtlahuaca; Mpio. San Francisco Teopan; Loc. Al E. del pueblo de Magdalena Jicotlán, 20/oct/1990, S. Arias s.n. (MEXU) Dto. Teposcolula; Mpio. Villa Tejupan de la Unión; Loc. Cerro Verde al NE de Tepelmeme, ago/1969, Buchenau s.n. (MEXU)

12. LITERATURA CITADA

- Anderson, E. F.** 2001. The cactus family. Timber Press, Portland, Oregon.
- Areces-Mallea, A. E.** 2001. A new specie of *Mammillaria*, serie *Supertextae* (Cactaceae) from Jamaica. Cactus and Succulentent Journal (U.S.) 73:35-41.
- Arias, S.** 1993. Cactáceas: Conservación y diversidad de México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 44: 109-115.
- _____ 1996. Revisión taxonómica del género *Pereskiopsis*. Tesis de Maestria Facultad de Ciencias. Division de estudios de posgrado UNAM.
- Arias, S., S. Gama L. y L. U. Guzmán C.** 1997. Cactaceae A.L.Juss. Fasc. 14. en Dávila A., P. D. et al. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología. U.N.A.M. México, D. F. 146 pp.
- Arias M., S.** 1998 La Sistemática de Cactáceas de México, breve recuento y perspectivas. Bol. Soc. Bot. México. 63:153-165.
- Arias, S., T. Terrazas and K. Cameron.** 2003. Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereeae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. Systematic Botany: 28:547–557.
- Backeberg, C.** 1958-1962. Die Cactaceae. Hamdbuch der Kakteen Kunder. Vols 1-6. Veb Gustav Fisher Verlag. Jena.
- _____ 1963. Descr. Cact. Nov. (et Comb. nov.) III.
- _____ 1966. Das Kakteenlexikon. Veb Gustav Fisher Verlag. Jena. 742. pags.
- Barthlott, W. y G. Voit.** 1979. Mikromorphologie der Samenschalen und Taxonomie der Cactaceae: ein raster-elektronenmikroskopischer Überblick. Pl. Syst. Evol. 132: 205-229.
- Barthlott, W.** 1979. Botanical aspects, Descriptions & Cultivation. Cacti. Stanley Thornes LTD. 249 p.
- _____ 1988. Über die systematischen Gliederungen der Cactaceae. Beitr. Biol. Pflanzen 63:17-40.
- Barthlott, W. y D. Hunt.** 2000. Seed diversity in the Cactaceae subfamily Cactoideae. Succ PI Res 5:1-173.

Bracamontes, R. M. 1982. El Microscopio Electrónico de Barrido como herramienta para el estudio de las Cactáceas. *Cact. Suc. Mex.* 27: 36-41.

Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. Vol.I, segunda edición. U.N.A.M. México, D. F.

Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada R. 1991. Las Cactáceas de México. Vol. 2-3. UNAM. México, D. F.

Britton, N. L. y J. N. Rose. 1919-1923. The Cactaceae. 4 Vols. Carnegie Institution, Publ.248, Washington D. C.

Buchenau, F. 1964. *Mammillaria dixanthocentron*. *Cact. Suc. Mex.* 9: 48-49.

Butterworth, Ch. A. et al. 2002. Molecular Systematics of Tribe Cacteeae (Cactaceae: Cactoideae): A Phylogeny Based on rpl16 Intron Sequence Variation *Systematic Botany* , 27(2): pp. 257–270.

Butterworth, Ch. A. and R. S. Wallace. 2004. Phylogenetic studies of *Mammillaria* (Cactaceae) Insights from chloroplast sequence variation and hipótesis testing using the parametric bootstrap. *American Journal of Botany* 91(7):1086-1098.

Buxbaum, F. 1950-1955. Morphology of cacti. Abbey Garden Press, Pasadena. 223 pags.

_____ 1950. Polyphyletic origin of the genus *Mammillaria*. *Cact. Succ. J. Gr. Brit.* 12: 76-78.

_____ 1958. The phylogenetic división of the subfamily Cereoideae. *Cactaceae. Madroño.* 14:177-206.

Cain, A. J., y G. A. Harrison. 1960. Phyletic weighting. *Proc. Zool. Soc. London* 135:1-31

Chamberland, M. 1997. Sistematics of the *Echinocactus policephalus* Complex (Cactaceae). *Systematic Botany* 22(2):pp. 303-313.

Cole, G. T. y H. D. Behnke 1975. Electron microscopy and plant sistematic. *Taxon* 24(1):3-15.

Cota, H. Y Wallace, R. S. 1996. La citología y la sistemática molecular en la familia Cactaceae. *Cact. Suc.Méx.* 41:27-43.

Craig, R. T. 1945. The *Mammillaria* Handbook. Abbey Garden Press. Pasadena. 390 pags.

Crisci, J. V. y M. F. López Armengol. 1983. Introducción a la teoría práctica de la taxonomía numérica. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos Washington, DC. 132 p.

Crisci, J. V. et al. 1994. Programas de computación en sistemática y biogeografía histórica: revisión crítica y criterios para su elección en Llorente B., J. y Luna V. I. (eds.) Taxonomía Biológica. 207-225. Ediciones Científicas Universitarias. Fondo de cultura económica. Impreso en México.

Davila, P., et al. 1993. Listados Florísticos de México. X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología. UNAM.

De Candolle, A. P. 1828. Revue de la Famille des Cactées. Mém. Mus. Hist. Nat. 17: 1-119.

Dirección General de Planeación. Subdirección de Cartografía y Presentación. 1987. Atlas Cultural de México. Oaxaca. Cartográfico II. Secretaría de Educación Pública. Instituta Nacional de Antropología e Historia. Grupo Editorial Planeta.

Dirección General de Planeación. Subdirección de Cartografía y Presentación. 1987. Atlas Cultural de México. Puebla. Cartográfico II. Secretaría de Educación Pública. Instituta Nacional de Antropología e Historia. Grupo Editorial Planeta.

Doweld, A. B. 2000. An outline of the phyogenetic system of classification of the tribe Cacteeae (Cactoideae-Cactaceae). Part 4: Cochemieinae, Pelecyphorinae, Escobariinae & Cactinae]. Succulents 3(1-2): 12-35. [In Russian, abstract in English].

Edwards E. J., R. Nyffeler y M. J. Donoghue. 2005. Basal cactus phylogeny: implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form1. American Journal Botany; 92:1177-1188.

Enge, K. I. y S. Whitford. 1989. The keepers of water and earth: Mexican rural social organization and irrigation. University of Texas. Press. Austin. 222 p.

Gibson, A. C. y P. S. Nobel 1986. Cactus Primer. Harvard University Press. Cambridge. 286 p.

Glass, C. y R. Foster. 1984. *Mammillaria hernandezii* and ITS seed. Cactus and Succulent Journal. 56: 110.

Guzmán, U., S. Arias, y P. Dávila. 2003. Catalogo de Cactáceas Mexicanas. U.N.A.M. y CONABIO, México, D. F. 315 Pags.

Gregory, F. 1981. References to scanning electron microscope photographs of seeds of Cactaceae. The Cactus and Succulent Journal of Great Britain Volume 43(4) 114-116.

Haworth, A.H. 1812. Synopsis Plantarum Succulentarum. R. Taylor & Soc. pag. 177.

Herskovitz, M. A. y E. A. Zimmer. 1997. On the evolutionary origins of the cacti. Taxon 46: 217-232.

Hunt, D. 1971. Schumann and Buxbaum Reconciled. Cactus and Succulent Journal of Great Britain. 33: 53-72.

_____ 1977. The clasificación of *Mammillaria*. The herbarium, Royal Botanic Gardens, Kew. Nat. Cactus and Succulent Journal of Great Britain. 32:75-81.

_____ 1977a. Schumann and Buxbaum Recompiled (1). Cactus and Succulent Journal of Great Britain 39:37-40.

_____ 1977b. Schumann and Buxbaum Recompiled (2). Cactus and Succulent Journal of Great Britain 39:71-74.

_____ 1977c. Schumann and Buxbaum Recompiled (3). Cactus and Succulent Journal of Great Britain 39:97-100.

_____ 1979. Recent *Mammillaria* Discoveries. The Cactus and Succulent Journal of Great Britain 41(4):95-110.

_____ 1981. Revised Classified List of the genus *Mammillaria*. Recompiled. Cactus and Succulent Journal of Great Britain 43 (2/3):41-48.

_____ 1983. A New Review of *Mammillaria* Names A-C. Bradleya. 1: 105-128.

_____ 1984. A New Review of *Mammillaria* Names D-K. Bradleya. 2: 65-96.

_____ 1985. A New Review of *Mammillaria* Names L-M. Bradleya. 3: 53-66.

_____ 1987. A New Review of *Mammillaria* Names S-Z. Bradleya. 5: 17-48.

_____ 1983. The Conservation Status of Mexican *Mammillarias*: a preliminary assessment. Cact. and Succ. J. Gr. Brit. 44: 87-88.

_____ 2006. The New Cactus Lexicon. Con la asistencia de Nigel Taylor, Graham, Charles. Printed in England.

INEGI 1981. Carta topográfica, 1:250 000. Oaxaca, E 14-9. Instituto Nacional de Estadística, Geográfica e Informática (INEGI). Mex.

Kattermann, F. 1994. Eriosyce (Cactaceae): the genus revised and amplified. Succ. Pl. Research.

Kohlmann B., C. 1994. Algunos aspectos de la taxonomía numérica y sus usos en México. en Llorente B., J. y Luna V., I. (eds.). *Taxonomía biológica*. 95-116. Ediciones Científicas Universitarias. F.C.E. México, D.F.

Lau, A. B. 1979. Mammillarias of Tomellin Canyon, Oaxaca, México. Cact. Succ. J. Gr. Brit. 41: 61-66.

_____ 1983. *Mammillaria rekoii* var. *leptacantha* var. nov. Cactus and Succulent Journal American 55:69-70.

Lemaire, C. 1839. Cactearum Genera Nova Speciesque Novae. Lutetiae Parisiorum. Paris. 92-102

Leuenberger, B. E. 1974. Testa surface characters of Cactaceae. Preliminary results of a scanning electron microscope study. Cact. Succ. J. (Los Angeles) 46(4):175-180.

Linnaeus, C. 1753. Species Plantarum. L. Salvius, Stockholm.

Marshall, T. W. y T. Methven, B. 1941. Cactaceae. Abbey Garden Press, Pasadena. U.S.A. 220 p.

Martius, C. 1828. Hort. Reg. Monac. pag. 128.

_____ 1832. Beschreibung einiger Neuen Nopaleen. Nova Acta Acad. Caes. Leop.-Carol. German. Nat. Cur. 16: 322-362.

Mauseth, J. D. 1990. Continental drift, climate and the evolution of cacti. Cact. Succ. J. (Los Angeles) 62: 302-308.

Méndez-Larios, I. y Villaseñor R., J. L. 1997. Breve guía para el uso de NTSYS-pc en estudios de taxonomía numérica. Instituto de Biología UNAM. Departamento de Botánica.

Miranda, F. 1948. Datos sobre la Vegetación en la Cuenca Alta del Papaloapan. Anales Inst. Biol. México 19 (2):334-364.

Mosco, A. y Zanovello, C. 2000. A phenetic análisis of the genus *Thelocactus* Bradleya 18 Pags 45-70.

Mottram, R. 1980. *Mammillaria* Index. Thornsberg. London.

Nyffeler, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. *American Journal of Botany*.

Ochoa, V. 2001. Geomorfología, clima y vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán Puebla-Oaxaca. México. Tesis. Facultad de Ciencias. UNAM. México

Pilbeam, J. 1980. *Mammillaria A Collector's Guide* Universe Books New York. 150 p.

Pfeiffer L. 1837. *Enumeratio Diagnostica Cactearum*. Berolini, Sumtibus Ludovici Oehmigke 192 pags.

Reppenhagen, W. 1992. *Die Gattung Mammillaria*. Monographie. Vol 2. 811 pags.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. D.F. 432 pp.

Rohlf, F. J. 1993. NTSYS-pc Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System. Versión 1.80. Department of Ecology and evolution State University of New York Stony Brook, NY 11794-5245.

Salm-Dyck, J. 1850. *Cactaeae in Horto Dyckensi Cultae Anno 1849*. Henry & Cohen. Bonn. 266 pags.

Sánchez-Mejorada, E. 1982. Consideraciones Generales sobre la Clasificación de las Cactáceas. *Cac. Suc. Mex.* XXVII, Pags. 3-9.

Schmazel, R. J. et al. 2004. Morphometric Variation in *Coryphantha robustispina* (Cactaceae). *Systematic Botany* 29 (3): 553-568

Schumann, K. 1897-8. *Gesamtbeschreibung der Kakteen*. Neudamm, Neumann. 832 pags.

Sneath, P. H. y R. R. Sokal. 1973. *Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical clasification*. W. H. Freeman and Co., San Francisco. 359 p.

Sokal, R. R. 1986. Phenetic Taxonomy: Theory and Methods *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:423-42.

Stackhouse, 1809. *Mém. Soc. Nat. Moscou* 2: 55, 74. (Citado en Rickett; H.W. & F.A.Stafleu. 1960. *Nomina Generica Conservanda et Rejicenda Spermatophytorum* IV. *Taxon* 9: 67-68).

Stuessy, T. F. 1990. *Plant taxonomy. The systematic evaluation of comparative data*. Columbia University Press. New York. 514 p.

Taylor N. P. y J. Y. Clark. (1983) Seed-morphology and classification in Ferocactus subg. Ferocactus. *Bradleya* 1:3–16.

The International Plant Nomen Index, 2004. <http://www.ipni.org> (accessed 1 March 2004).

Villaseñor, J.L., P. Dávila y F. Chiang. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol. Soc. Bot. México.* 50:135-149.0

Wallace, R. S. y A. C. Gibson, 2002. Evolution and Systematics. In S. Nobel, *Cacto Biology and uses.* University of California press.

Zuccarini, Joseph G. (1828). *Plantarum novarum vel minus cognitarum quae in Horto Botánico Herbario que Regio Monacensiservantur.* Extract Part III "Cactaceae". "Uebverbreitung und bennutzung der Cacteen". In *Allg. Gart. Zeigt,* 5:73-74

Anexo I. Matriz básica de datos con 46 caracteres. (Hileras=caracteres y Columnas=OTUs)

	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9	P10	P11	P12	P13	P14
1	9	9	8	9	6	11	13	8	8	13	8	9	10	10
2	6	6	6	6	6	8	6	8	8	10	7	7	7	7
3	6	5	6	6	7	6	6	7	7	7	7	7	7	7
4	4	4	3	4	6	5	4	5	6	6	6	6	6	5
5	2	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1
6	1	2	2	2	1	2	2	1	1	1	1	2	1	1
7	2	1	1	1	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2
8	15	18	22	18	18	17	18	19	19	18	26	26	16	20
9	4	4	2	3	4	4	4	4	5	4	4	4	4	4
10	1	2	2	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1
11	2	1	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2
12	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
13	2	1	999	2	3	2	1	4	3	2	3	3	1	2
14	2	2	999	3	6	4	3	7	7	6	8	6	4	3
15	7	4	999	4	8	12	10	9	9	9	12	7	11	8
16	2	1	999	1	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2
17	2	1	999	1	2	2	2	2	2	2	2	2	1	2
18	1	1	1	1	2	1	1	2	2	2	2	2	1	1
19	8	5	7	5	8	8	5	7	8	7	8	9	6	7
20	13	11	10	10	13	13	14	16	15	15	15	15	11	12
21	1	1	2	2	3	2	2	3	3	3	3	3	1	3
22	11	9	13	9	11	11	11	14	14	13	13	14	10	9
23	11	10	12	9	9	10	10	10	9	10	12	9	9	9
24	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	2	1	1
25	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1
26	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
27	1	2	2	2	3	2	2	3	3	3	3	3	2	3
28	11	11	13	10	13	13	13	15	13	13	15	16	11	10
29	11	12	13	13	12	13	13	15	15	16	17	12	12	13
30	1	1	1	1	2	1	1	2	2	2	2	2	1	1
31	1	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2
32	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
33	4	5	3	3	4	4	3	3	3	4	4	5	3	4
34	2	2	3	2	1	1	2	2	2	1	2	2	2	2

Continuación. Anexo I

	P1	P2	P3	P4	P5	P6	P7	P8	P9	P10	P11	P12	P13	P14
35	2	1	1	1	3	1	4	2	1	1	1	1	1	3
36	3	4	4	3	10	3	3	5	6	5	7	8	7	6
37	16	15	13	10	14	14	15	19	24	21	19	22	23	21
38	2	2	2	2	1	2	2	1	2	1	2	1	2	2
39	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
40	845	714	827	794	1134	940	901	1170	1200	1220	1033	1170	1220	1200
41	551	419	475	462	623	515	476	613	632	636	585	612	630	611
42	2	1	2	2	1	2	1	2	2	2	1	2	2	2
43	1	2	1	1	1	1	2	1	1	2	1	2	2	2
44	437	350	325	300	450	377	350	500	590	425	400	386	373	341
45	125	85	165	110	125	150	160	125	175	180	135	159	136	127
46	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1