



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

Filogenia del género *Aporocactus* (Cactaceae)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. ISaura ROSAS REINHOLD

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES

INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO

INSTITUTO DE BIOLOGIA, UNAM

DRA. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO

FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, Cd. Mx.

Enero, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión del Subcomité por Campo de Conocimiento de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 10 de octubre de 2016, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **ROSAS REINHOLD ISAURA** con número de cuenta **304029426** con la tesis titulada **"FILOGENIA DEL GÉNERO APOROCACTUS (CACTACEAE)"**, realizada bajo la dirección del **DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES**:

Presidente: DRA. MARÍA HILDA FLORES OLVERA
Vocal: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA
Secretario: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO
Suplente: DR. DAVID SEBASTIAN GERANDT
Suplente: DR. DANIEL SÁNCHEZ CARBAJAL

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

A T E N T A M E N T E
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 14 de diciembre de 2016.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

Agradecimientos

Agradezco al posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la formación y apoyo recibido.

A CONACYT por la beca que me permitió continuar con mis estudios. Al proyecto Los géneros de Hylocereeae y Echinocereeeae (Cactacea) IN 208315, DGAPA-PAPIIT que financió esta investigación.

Al Dr. Salvador Arias, por el apoyo y el conocimiento que me brindó, por los consejos y las pláticas que tan útiles para el proyecto y para mi formación académica.

A mi comité tutor, la Dra. Teresa Terrazas y a la Dra. Martha Martínez por los consejos ofrecidos durante el desarrollo de esta investigación, por las ideas compartidas que permitieron que esto fuera posible.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por todo lo que me ha dado durante tantos años de formación académica.

Al Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM.

Agradecimientos a título personal

Agradezco a mi familia por todo el apoyo durante estos dos años de trabajo. A mi mamá por estar siempre, por las charlas, por todo el amor y la comprensión, por la motivación para seguir aprendiendo y por la inspiración para trabajar siempre por lo que se quiere. A mis hermanos, Balam y Amaranta por ser mis mejores amigos, cómplices y ejemplos de vida. A mi papá, por la mejor infancia que pude haber tenido, por las largas caminatas en el campo, donde aprendí a amar a las plantas. A mis abuelos Michel y Joëlle, porque a pesar de la distancia siempre han estado ahí presentes, por todas las cartas y consejos, por el amor y el apoyo y por toda esa sabiduría que me han transmitido.

A mis compañeros del laboratorio Héctor y Jorge, porque las largas conversaciones, discusiones y apoyo, forman parte de este trabajo, por todo el tiempo que pasamos resolviendo los problemas y las dudas que surgieron durante el proceso de esta tesis. Cristian amigo y compañero, gracias por todo el apoyo en campo, en el laboratorio y en el invernadero pero sobre todo por la amistad.

A Raxel, mi amigo y hermano gracias por todo el amor y comprensión, nunca lo olvido.

A Sara, Rebeca y Rita, mis amigas del alma.

A Alejandra, Pati y Aglae por las tarde de café y las risas.

A todos los que están y han estado ahí siempre, David, Amozu, Hugo, Omar, Arturo, Alex, Aldo, Javier, Dana, Trina, Yunuen, Felipe, Quetzal, Matute, Ángela, Darío, Chalo por todas las noches de risas y aventuras.

Agradezco a mis sinodales, la Dra. Sonia Vázquez, la Dra. Hilda Flores, al Dr. Daniel Sánchez y al Dr. David Gernandt por los comentarios y observaciones que realizaron a este trabajo.

Al Dr. Fernando Chang por el apoyo en la traducción de los protólogos del Latín al Español.

A la Dra. Lidia Cabrera y al laboratorio de Sistemática Molecular Botánica II del Instituto de Biología, UNAM por permitirme llevar a cabo todos los experimentos necesarios para esta tesis.

¡A todos, gracias!

A Ingrid

Índice

1. Introducción	1
2. Antecedentes	3
2.1. Cactáceas y taxonomía.....	3
2.2. Filogenias en Cactaceae	4
2.3. La subfamilia Cactoideae.....	5
2.4. La tribu Hylocereeae	6
2.5. Historia taxonómica de <i>Aporocactus</i>	7
2.6. Las especies del género <i>Aporocactus</i>	9
3. Objetivos	14
3.1. Objetivo general.....	14
3.2. Objetivos particulares	14
4. Materiales y métodos	15
4.1. Revisión de literatura y ejemplares de herbario.....	15
4.2. Trabajo de campo.....	15
4.4. Trabajo de laboratorio	16
4.4.1. Definición de grupo hermano y grupo externo.....	16
4.4.2. Extracción de ADN y amplificación por PCR.....	18
4.5. Análisis filogenético.....	19
4.6. Obtención de caracteres morfológicos	20
4.7. Análisis combinado	20
4.8. Optimización de caracteres morfológicos.....	21
5. Resultados	22
5.1. Análisis filogenético con datos moleculares	22
5.2. Análisis combinado.	27
5.3. Optimización de caracteres morfológicos.....	29
6. Discusión y conclusiones	33

Aportación de los datos moleculares a la filogenia	33
El género <i>Aporocactus</i>	34
Las especies del género <i>Aporocactus</i>	34
Los géneros hermanos de <i>Aporocactus</i>	35
Distribución de <i>Aporocactus</i> y síndromes de polinización	36
Aportación de caracteres morfológicos	37
Especies aceptadas.....	38
7. Bibliografía	41
8. Anexos	47
Anexo I.....	47
Anexo II.....	49

Resumen

Aporocactus es un género con una historia taxonómica complicada, como la mayoría de las cactáceas. Inicialmente Lemaire erigió el género *Aporocactus* en el siglo XIX, con base en *Cactus flagelliformis* L. Aunque los taxónomos del siglo XX reconocieron *Aporocactus* como género, fue hasta inicios del siglo XXI que lo transfieren al género *Disocactus*. Por otro lado, la relación de *Aporocactus* con los géneros de la tribu Hylocereeae se mantenía incierta. Además, para complementar su problemática taxonómica, el número de especies que lo integran también fue ambiguo, ya que se reconocen entre dos y cinco. El propósito de esta tesis es desarrollar un análisis filogenético que permita resolver si *Aporocactus* es un género monofilético, conocer su relación con los miembros de la tribu Hylocereeae y examinar el número de especies que lo integran. Se realizaron los análisis filogenéticos empleando los métodos de Máxima Parsimonia (MP) e Inferencia Bayesiana (IB), con base en secuencias moleculares de cuatro marcadores del ADN de cloroplasto (*rpl16*, *trnL-trnF*, *psbA-trnH* y *trnQ-rps16*), más 39 INDELS codificados. Los resultados permitieron reconocer a *Aporocactus* como un grupo monofilético, hermano de los géneros *Hylocereus*, *Selenicereus* y *Weberocereus*, y que no está relacionado directamente con *Disocactus*. La incorporación de 22 terminales de *Aporocactus* permiten reconocer sólo dos especies, con una distribución geográfica alopátrica: *A. flagelliformis* y *A. martianus*. Un análisis de optimización de 14 caracteres morfológicos permitió reconocer que *Aporocactus* tiene una única sinapomorfia: la desintegración temprana de la madera. La flor de color púrpura-magenta y simetría zigomorfa son las autapomorfias de *A. flagelliformis*; mientras que la flor de color rojo y la simetría actinomorfa son características que presenta *A. martianus*. Por otra parte el color del pericarpelo, la antesis diurna, el número de series de filamentos y la forma de las espinas resultaron ser homoplasias de la tribu Hylocereeae.

Palabras clave: cactus epifitos, *Disocactus*, especies, Hylocereeae, marcadores moleculares.

Abstract

Aporocactus, like most cacti genera, has a complicated taxonomic history. In the 19th century Lemaire erected the genus *Aporocactus* based on *Cactus flagelliformis* L. Although taxonomists of the 20th century recognized *Aporocactus* as a genus, it was in the beginning of the 21st century when it was transferred to *Disocactus*. On the other hand, the position of *Aporocactus* among the genera of the tribe Hylocereeae was unknown. To worsen the taxonomic problems, the number of species that make up the genus is also ambiguous, with two to five species recognized by different authorities.

The aim of this thesis is to conduct a phylogenetic analysis to determine whether *Aporocactus* is a monophyletic group, explore its relationship with members of the tribe Hylocereeae, and examine the number of species in the genus. Phylogenetic analyses were performed using Maximum Parsimony (MP) and Bayesian Inference (BI) based on molecular sequences from four cpDNA markers (*rpl16*, *trnL-trnF*, *psbA-trnH* and *trnQ-rps16*) and 39 associated INDELS. *Aporocactus* was recovered as monophyletic, sister to the genera *Hylocereus*, *Selenicereus* and *Weberocereus*, and it is not closely related with *Disocactus*. The incorporation of 22 terminals of *Aporocactus* recovered only two species, *A. flagelliformis* and *A. martianus*, each with an exclusive geographic distribution. An optimization analysis of 14 morphological characters identified a single synapomorphy for *Aporocactus*, the early disintegration of wood, whereas the purple-magenta flower and zygomorphic symmetry are synapomorphies of *A. flagelliformis*, and the red flowers and actinomorphic symmetry are characteristics for *A. martianus*. The color of the pericarpel, diurnal anthesis, the number of series of filaments and the shape of the thorns are homoplasious in tribe Hylocereeae.

Key words: *Disocactus*, epiphytic cacti, Hylocereeae, molecular markers, species.

1. Introducción

La familia Cactaceae es nativa del continente americano, distribuyéndose desde Canadá hasta Argentina, en climas áridos y semiáridos, pero también se puede localizar en climas templados y templados subhúmedos (Bravo-Hollis 1978). Está conformada por las subfamilias Cactoideae, Pereskioideae, Maihuenioideae y Opuntioideae (Hunt *et al.* 2006). Cactoideae es la más diversa de las cuatro subfamilias, al contar con el mayor número de géneros y especies (>80% de la familia) (Barthlott y Hunt 1993) y una gran diversidad de formas de crecimiento y hábitos (Vázquez-Sánchez *et al.* 2012).

Cactaceae presenta múltiples conflictos taxonómicos. De ahí surge la necesidad de la creación de un consenso que permita el establecimiento de criterios claros para alcanzar un mejor entendimiento en la taxonomía del grupo, ya que, el número preciso de géneros y especies comprendidos es incierto, a pesar de la popularidad del grupo (Butterworth *et al.* 2002; Crozier 2005). Una primera aproximación a un consenso fue presentada por Hunt *et al.* (2006), en *The New Cactus Lexicon*, quienes reconocen cuatro subfamilias y siete tribus, con 1438 especies y 378 subespecies, distribuidas en 127 géneros.

La sistemática molecular ha resuelto preguntas sobre evolución, filogenia y clasificación en diferentes grupos de cactáceas, ya que proporciona datos independientes a los morfológicos (Wallace 1995). Por ejemplo, Nyffeler (2002) realizó un estudio filogenético de la familia Cactaceae con base en marcadores moleculares (*trnL-trnF* y *trnK-matK*), incluyendo varios representantes de cada subfamilia. Sus resultados confirman la propuesta taxonómica de cuatro subfamilias, tres de las cuales son monofiléticas (Cactoideae, Opuntioideae y Maihuenioideae) y una parafilética (Pereskioideae). Otros trabajos buscaron evaluar la monofilia de algunos géneros utilizando marcadores moleculares. Por ejemplo, Arias *et al.* (2005) realizaron un análisis filogenético del género *Peniocereus* (A. Berger) Britton & Rose, el cual resultó ser polifilético, mostrando nuevamente que entre las cactáceas existe convergencia de las formas de crecimiento y morfología, por lo que se tienen que replantear las relaciones filogenéticas entre los grupos taxonómicos que permitan conocer su evolución, sus relaciones de parentesco, así como un mejor reconocimiento de los géneros.

Un caso que representa la problemática señalada, es el género *Aporocactus* Lem. Este taxón, al igual que otros, ha sido controversial en su reconocimiento taxonómico y

actualmente no existe un estudio sobre sus relaciones filogenéticas. Algunos análisis moleculares corroboran su pertenencia a la tribu Hylocereeae y parcialmente lo relacionan con los géneros *Disocactus* Lindl., *Hylocereus* (A. Berger) Britton & Rose, *Selenicereus* (A. Berger) Britton & Rose y *Weberocereus* Britton & Rose (Nyffeler 2002; Hernández-Hernández *et al.* 2011).

Tampoco existe claridad en el número de especies discernibles en este género. Por ejemplo, tanto Britton & Rose (1920), como Bravo-Hollis (1978), refieren cinco especies: *Aporocactus flagelliformis* L. (Lem.), *A. martianus* (Zucc.) Britton & Rose, *A. conzatti* Britton & Rose, *A. flagriformis* (Zucc. ex Pfeiff.) Lem. y *A. leptophis* (DC.) Britton & Rose. Por otro lado, Bauer (2003) únicamente reconoce las dos primeras, pero como un grupo incluido en *Disocactus*. Hunt *et al.* (2006) retoman este criterio y solo consideran dos especies como parte de *Disocactus*. Hay que destacar que estos autores únicamente realizaron comparaciones morfológicas para diferenciar a las especies.

Recientemente, Cruz *et al.* (2016) realizaron un estudio filogenético del género *Disocactus* y encontraron que *Aporocactus* no está relacionado con *Disocactus*. A partir de estas evidencias se desarrolló la presente investigación con la intención de generar un análisis filogenético que permita corroborar las relaciones filogenéticas dentro de la tribu Hylocereeae, así como una primera aproximación sobre el número de especies que integran a *Aporocactus*.

2. Antecedentes

2.1. Cactáceas y taxonomía

Las cactáceas son muy conocidas por sus hermosas flores y por sus formas vegetativas extraordinarias, pero también son notables por los problemas taxonómicos y nomenclaturales que presentan (Gibson *et al.* 1986) provocando una gran cantidad de nombres en sinonimia (Bárceñas *et al.* 2011), dificultando su clasificación.

Actualmente Hunt *et al.* (2006) reconocen cuatro subfamilias Cactoideae, Opuntioideae, Pereskioideae y Maihuenioideae. Cactoideae es la subfamilia más grande, representada por las tribus Cacteae (25 géneros), Cereeae (15), Echinocereae (25), Hylocereeae (seis), Notocacteae (siete), Rhipsalideae (cuatro) y Trichocereae (23). Opuntioideae es la segunda subfamilia más grande, seguida de Pereskioideae y Maihuenioideae.

Los 250 años de historia de la taxonomía y sistemática de las cactáceas, como en todas las familias de plantas, ha sido dominada por el uso de caracteres estructurales para asignar especies a un determinado género (Wallace y Gibson 2002). Por ejemplo, cuando Linneo publicó *Species plantarum* (1753), clasificó todas las cactáceas en el género *Cactus*, con 22 especies. Los taxones asignados fueron cactáceas columnares, epífitas, globosas y formas pequeñas (Gibson *et al.* 1986). Actualmente se tomó la decisión de dividirlos en géneros distintos. Incluso se han podido clasificar en subfamilias y tribus diferentes, ya que se cuenta con nuevas herramientas para identificar y clasificar a las cactáceas. Sin embargo, aún existen muchos problemas para asignarlas a los diferentes grupos, ya sea género, especies, o tribus, debido a que muchas cactáceas se parecen por convergencia evolutiva y paralelismos en las estructuras vegetativas y reproductivas (Wallace y Gibson 2002; Korotkova *et al.* 2010).

Por otra parte, definir los límites de las especies es complicado en varios grupos de cactáceas, ya que las poblaciones de una especie pueden variar considerablemente en su morfología debido a la plasticidad fenotípica y a la respuesta de las condiciones ambientales. Consecuentemente, la interpretación de caracteres morfológicos es frecuentemente un problema. Aunado a esto, muchas especies han sido descritas a partir de un solo individuo (Korotkova *et al.* 2010; Korotkova, 2011).

A pesar de todas las dificultades mencionadas, la gran mayoría de las clasificaciones actuales de Cactaceae están basadas principalmente en morfología (Ritz *et al.* 2007). La

falta de hipótesis filogenéticas robustas que permitan reconocer relaciones y establecer una clasificación más estable han dificultado el progreso en los estudios evolutivos y reconocimiento de géneros (Crozier 2005).

2.2. Filogenias en Cactaceae

El interés de la sistemática moderna es tener certeza de que cada taxón, por arriba del nivel de especie es monofilético en el sentido estricto y se refleja en la filogenia (Gibson *et al.* 1986), además de estudiar el origen y la evolución de la biodiversidad. La sistemática molecular ha mostrado tener potencial para dilucidar problemas nomenclaturales de la familia a niveles de género (Bárceñas *et al.* 2011). Estos métodos moleculares, desarrollados durante los últimos 20 años, otorgan una fuente de datos que permite reevaluar las hipótesis de morfología y anatomía tradicionales, permitiendo establecer hipótesis robustas sobre las relaciones filogenéticas de los linajes de este grupo (Nyffeler 2002; Nyffeler y Eggli 2010). Las filogenias de géneros son de las más interesantes, pero probablemente también de las más difíciles debido a que para resolverlas se requiere de un conjunto de secuencias que otorguen suficiente resolución entre parientes cercanos (Korotkova 2011).

Algunos análisis filogenéticos recientes de Cactaceae revelan que es necesario revisar y reevaluar propuestas de clasificación ampliamente establecidas y mantenidas en la familia (Nyffeler y Eggli 2010). Por ejemplo, recientemente se reconoció a través de filogenias moleculares a *Blossfeldia liliputana* Werderm., como el hermano del resto de las especies de Cactoideae (Butterworth 2006). Este resultado es significativo, ya que revela que las formas de crecimiento pequeñas (como la de esta especie) no necesariamente representan una diversificación reciente. Este ejemplo muestra como la incorporación de técnicas moleculares y métodos analíticos rigurosos pueden impactar en la clasificación de las especies. En particular, las secuencias de ADN del cloroplasto y la comparación de secuencias codificantes y no codificantes, proveen una fuente independiente de información comparativa para la reconstrucción relativa de relaciones genealógicas (Wallace y Gibson 2002; Borsch y Quandt 2009; Nyffeler y Eggli 2010).

Recientemente, se han realizado diferentes estudios para probar las relaciones filogenéticas entre los grupos taxonómicos utilizando principalmente marcadores moleculares de cloroplasto como por ejemplo: *Peniocereus* (Arias *et al.* 2005), *Mammillaria* Haw. (Butterworth 2003), la tribu Rhipsalideae (Calvente *et al.* 2011), *Pfeiffera* (Korotkova *et al.* 2010), *Pachycereus* (A. Berger) Britton & Rose (Arias *et al.*

2003), *Echinopsis* Zucc. (Shlumpbeger y Renner 2012), *Gymnocalycium* Pfeiff. (Deamaio *et al.* 2011), *Rebutia* K. Schum. (Ritz *et al.* 2007), *Echinocereus* Engelm. (Sánchez *et al.* 2014) y *Disocactus* (Cruz *et al.* 2016), por mencionar algunas. Gracias a estos métodos, la mayor parte de los grandes linajes en Cactaceae han sido identificados en filogenias moleculares. Pero al mismo tiempo, se ha encontrado que la mayoría de las tribus y los géneros, como se han definido tradicionalmente, no son monofiléticos.

Aunque, por ahora, diversos estudios han aportado información sobre sus relaciones filogenéticas, generando bases para las clasificaciones que éstas reflejen, la familia se mantiene insuficientemente comprendida (Korotkova 2011). Por otra parte, las filogenias han mostrado que es difícil estimar afinidades entre las cactáceas utilizando únicamente caracteres moleculares o morfológicos (Wallace y Gibson 2002), mientras que una combinación de datos servirá para proveer mejores estimaciones de las relaciones y ayudará en la producción de clasificaciones más robustas que incorporen hipótesis evolutivas (Wallace y Gibson 2002).

2.3. La subfamilia Cactoideae

Cactoideae es una subfamilia que vive en hábitats diversos, como desiertos, selvas y bosques húmedos. Posee formas de crecimiento globosas, columnares, trepadoras y epífitas, entre otras. Una de sus principales características morfológicas es la ausencia de hojas o la presencia de éstas pero muy reducidas. Además, es la subfamilia más diversa de las cuatro subfamilias que componen a Cactaceae, incluyendo a casi 80% de las especies (Anderson 2001; Hunt *et al.* 2006). Constituye un grupo monofilético bien caracterizado (Anderson 2001; Nyffeler 2002; Hernández-Hernández *et al.* 2011; Bárcenas 2011), basándose, tanto en caracteres morfológicos como moleculares (Nyffeler 2002; Nyffeler y Eggli 2010, Hernández-Hernández *et al.* 2011; Bárcenas 2011). Utilizando técnicas moleculares, hoy se sabe que todas las Cactoideae examinadas a la fecha tienen una delección en el extremo 5' de la región *accD* y tienen pérdida del intrón en el gen plastídico *rpoC1*, una delección de aproximadamente de 740

bp, la cual soporta la ancestría común de todos los miembros de esta subfamilia (Wallace 1995; Wallace y Cota 1995).

Cactoideae está compuesto por dos grandes clados: Cacteeae y el núcleo Cactoideae, que incluye a los miembros de las tribus Pachycereeae, Hylocereeae, Browningieae, Trichocereae, Cereae, Rhipsalideae, y Notocacteeae, mientras que *Blossfeldia* es el

hermano de ambos clados (Nyffeler 2002; Butterworth 2006; Bárcenas *et al.* 2011; Hernández-Hernández *et al.* 2011).

El núcleo Cactoideae I (Hernández-Hernández *et al.* 2011), comprende a los géneros columnares del Norte y Sudamérica *Austrocactus* Britton & Rose y *Corryocactus* Britton & Rose, así como a Leptocereae, Echinocereae, Pachycereae, Browningieae y dos grupos epífitos: *Pfeiffera* Salm-Dyck e Hylocereae. Las relaciones entre el núcleo Cactoideae I están pobremente resueltas y con un bajo soporte; como resultado, no existe nomenclatura consistente para los subclados (Bárcenas *et al.* 2011; Hernández-Hernández *et al.* 2011; Korotkova 2011). El núcleo Cactoideae II incluye todos los miembros Sudamericanos del núcleo Cactoideae, así como miembros de la tribu Rhipsalideae, aunque en las filogenias se reconocen bien, los soportes que presentan son bajos (Hernández-Hernández *et al.* 2011).

Uno de los principales problemas para resolver los grupos internos de la subfamilia Cactoideae (tribus y géneros) es la elección de los linajes como grupo externo (Wallace y Gibson 2002) y los análisis con un muestreo incompleto, por lo tanto es recomendable utilizar más de un grupo externo para resolverlos y además de incluir el mayor número de terminales posible.

2.4. La tribu Hylocereae

Entre las formas de crecimiento más interesantes conocidas en cactáceas, se encuentran las epífitas y trepadoras de los bosques tropicales (Korotkova 2011). Con base en el conocimiento sobre su diversidad, se ha determinado que las cactáceas epífitas tienen dos grandes centros de diversidad, el primero es el bosque húmedo del sureste de Brasil y Bolivia, mientras que el segundo se encuentra en el bosque de Centroamérica y sureste de México (Anderson 2001). Además, cada uno de esos centros de diversidad corresponde a un grupo taxonómico (Barthlott y Hunt 1993; Anderson 2001): la tribu Rhipsalideae en Sudamérica, con pocas especies en Centroamérica (Eggli *et al.* 2008) y la tribu Hylocereae en el sureste de México y Centroamérica. Esta última tribu comprende los géneros *Pseudorhipsalis* Britton y Rose, *Disocactus* (incluido *Aporocactus*), *Epiphyllum* Haw., *Hylocereus*, *Selenicereus* y *Weberocereus*, con un número aproximado de 64 especies (Barthlott y Hunt 1993; Bauer 2003).

Mientras las cactáceas terrestres están razonablemente bien estudiadas, las epífitas son menos conocidas (Eggli *et al.* 2008), sobre todo en sus relaciones de parentesco, ya que

son pocos los trabajos que se han centrado en este grupo en particular. Los que existen se enfocan principalmente a las especies de Sudamérica (Korotkova *et al.* 2010; Korotkova *et al.* 2011; Calvente 2012). No obstante, la filogenia del género *Disocactus* (Cruz *et al.* 2016) es el primer trabajo que incluye cactáceas epífitas de la tribu Hylocereeae, por eso, es necesario realizar estudios que complementen el conocimiento sistemático de esta tribu.

El número de géneros reconocidos en la tribu Hylocereeae es controversial, en parte porque muchos taxa fueron propuestos con conocimiento limitado (Anderson 2001). Sin embargo, con base en algunas filogenias moleculares, que incluyen miembros de esta tribu, se sabe que ésta es monofilética (Nyffeler 2002; Bárcenas *et al.* 2011, Hernández-Hernández *et al.* 2011).

Los caracteres morfológicos que distinguen a la tribu Hylocereeae son: tallos trepadores o epífitos, con raíces aéreas, tallos con pocas costillas o aplanados; flores laterales, blancas, rosas o rojas, areolas del pericarpelo glabras o con espinas; fruto indehiscente; semillas con hilo y micrópilo fusionado (Anderson 2001). Britton y Rose (1920) consideraron a este grupo como miembro de la tribu Cereeae y reconocieron nueve géneros: *Hylocereus*, *Wilmattea* Britton y Rose, *Selenicereus*, *Mediocactus* Britton y Rose, *Deamia* Britton y Rose, *Weberocereus*, *Werckleocereus* Britton y Rose, *Aporocactus* y *Strophocactus* Britton y Rose.

2.5. Historia taxonómica de *Aporocactus*

Lemaire (1860), erigió el género *Aporocactus* a partir de un ejemplar descrito previamente por Linneo (1753) como *Cactus flagelliformis*. Los caracteres principales utilizados para describirlo son: “Tubo del perigonio alargado robusto o delgado, cilíndrico bicurvado, densamente o escamoso, setífero gradualmente, en el ápice del limbo muy corto o grande, oblicuamente dilatado abriéndose bilabiado, con segmentos cortos, escasamente extendidos o/y también por arriba obovedados (provistos de pequeños apéndices escamosos enarcados en el tubo de la corola) incurvados. Estambres subnumerosos, densamente fasciculados, erectos excertos desiguales (los superiores más largos), en el tubo insertos gradualmente y a partir de ahí unidos en la base con él, enseguida libres. Estilo sobresaliente, con el estigma radiado. Baya pequeña, redonda, jugosa escamoso-setígera o aculeolada, semillas. Arbustos erectos, cilíndricos, delgados pero muy robustos y rígidos en la base, ahora ramosos, o delgados, cilíndricos, flexibles

y reptantes, muy ramificados, multicostillados; con flores escasas, muy grandes, creciendo en América austral y septentrional...” (Lemaire 1860: p. 68).

Por su parte, Britton y Rose (1920) reconocieron al género *Aporocactus*, considerando como caracteres diagnósticos los tallos delgados, alargados y rastreros o péndulos; flores infundibuliformes, zigomorfas, con el tubo [receptacular] encorvado, limbo [perianto] algo oblicuo y estambres exertos; frutos globosos, pequeños, rojizos y espinas setosas. Bravo-Hollis (1978) retoma la diagnosis realizada por Britton y Rose (1920); sin embargo, ella menciona algunos datos de distribución geográfica que no aparecen en las dos descripciones anteriores, así como un rango altitudinal mayor en el que se pueden encontrar y tipos de vegetación en que se ubican estas plantas (Tabla 1). *Aporocactus* es un género endémico de México y se distribuye en los estados de Guanajuato, Hidalgo, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí y Veracruz (Bravo-Hollis 1978; Britton y Rose 1920; Guzmán *et al.* 2007, Rosas-Reinhold Obs. Pers.). Habita en bosques mesófilos y bosques de *Quercus* maduros. Entre los análisis filogenéticos realizados a nivel de la familia, sólo se ha incluido una terminal del género (p.e. Nyffeler 2002; Bárcenas *et al.* 2011; Hernández-Hernández *et al.* 2011).

Una propuesta de clasificación diferente fue realizada por Barthlott (1991), quien transfirió a *Aporocactus* como subgénero de *Disocactus*, con base en un conjunto de caracteres en común, como las flores coloridas y diurnas, muy características de *Disocactus*. Anderson (2001) siguió esta propuesta, mientras que Bauer (2003) lo considera como “grupo”, sin ofrecer alguna categoría infragenérica ni argumentos sobre su inclusión en *Disocactus*. Más recientemente, Hunt *et al.* (2006) mantienen a *Aporocactus* como parte de *Disocactus*, argumentando que *Disocactus* incluye casi todas las flores diurnas de colores, como las conocidas en *Aporocactus*.

Entre las filogenias realizadas para determinados géneros también se han incluido terminales de *Aporocactus* (Wallace 1995), (*Mammillaria* Crozier 2005), (*Peniocereus* Arias *et al.* 2005), (*Disocactus* Cruz *et al.* 2016), las cuales han recuperado parcialmente a *Aporocactus* dentro de la tribu Hylocereeae, pero no se resuelven las relaciones filogenéticas de este género con los otros miembros de la tribu y por la tanto su posición dentro de ésta permanece incierta. Recientemente, Cruz *et al.* (2016) realizaron una filogenia de *Disocactus* a partir de seis marcadores moleculares, donde se incluyeron cuatro terminales de *Aporocactus*; los resultados revelan que *Aporocactus* aparece como

clado hermano de *Hylocereus*, *Selenicereus* y *Weberocereus*, con un soporte moderado, indicando que no es miembro de *Disocactus*.

2.6. Las especies del género *Aporocactus*

El número de especies que conforman al género *Aporocactus* es incierto. Algunos autores han considerado cinco (Britton y Rose 1920; Bravo-Hollis 1978), mientras otros sólo consideran dos (Bauer 2003; Hunt *et al.* 2006) (Tabla 1). La primera especie fue descrita por Linneo (1753) como *Cactus flagelliformis* y fue definida con los caracteres morfológicos de una cactácea pequeña, trepadora, poliangular, con flor purpúrea. En el protólogo no se indica la localidad tipo y sólo se menciona su distribución en “América Calurosa”; sin embargo, se especula que el ejemplar proviene de Hidalgo, aunque por su distribución, la planta podría provenir también de los estados de Guanajuato, Querétaro, Puebla o Veracruz (Bravo-Hollis 1978; Guzmán *et al.* 2007). No hay evidencia de un holotipo designado, pero existe un ejemplar en el herbario LINN con el número 633.2 (Fig. 1A), no enunciado en el protólogo. Bauer (2003), designó un epitipo proveniente del Parque Nacional de los Mármoles, Hidalgo (Fig. 1B), y Mottram (2011) designó como lectotipo una ilustración de Ehret (1770) (Fig. 1C).

La segunda especie descrita fue *Cereus leptophis* por De Candolle (1828). Posteriormente Britton y Rose (1920), la transfieren al género *Aporocactus*. Hunt *et al.* (2006) consideran que se trata de un sinónimo de *A. flagelliformis*. El protólogo de *C. leptophis* no señala la localidad tipo, pero el ejemplar fue colectado por Thomas Coulter, probablemente en el estado de Hidalgo, donde trabajó durante su estancia en México, según lo documentó Coville (1895). El carácter diagnóstico de *A. leptophis* es el tallo tres veces más delgado que *A. flagelliformis*. En el protólogo también se describen algunos caracteres de la flor: de color rojo vivo, entremezclado con tintes tornasoles. El holotipo es una ilustración en blanco y negro, donde se puede apreciar la planta con una flor (Fig. 1D).

Cereus martianus fue descrita por Zuccarini (1832), y posteriormente transferida por Britton y Rose (1920) al género *Aporocactus*. En el protólogo se señalan como caracteres diagnósticos las flores laterales, infundibuliformes, sépalos y pétalos numerosos; sin embargo, no incluye información sobre el color de la flor. No hay referencia de la localidad tipo y en la descripción del neotipo (Bauer 2003), no se otorgan características claras que permitan diferenciarla; sin embargo, en la lámina que representa el neotipo (Fig. 2E y 2F) se aprecia una flor actinomorfa, color rosado, con pericarpelo verde,

además de un fruto globoso, verde, con aréolas y espinas, permitiendo reconocer con mayor facilidad a la especie. La localidad del neotipo es en San Juan del Estero, Oaxaca. Zuccarini describió *Cereus flagriformis* (in Pfeiffer 1837) y fue transferida al género *Aporocactus* por Britton y Rose (1909). En el protólogo los caracteres que identifican a la especie son muy vagos, ya que todos hacen referencia al tallo y a las espinas, la única referencia que se hace sobre las flores es el tamaño; sin embargo, es en la descripción ampliada que hace Pfeiffer (1839), con caracteres más concretos, donde ya se describen las flores. La principal característica que la diferencia de las otras especies, según este autor, es el color rojo carmín de la flor, con bordes azulados y flor zigomorfa (Fig. 2G). La localidad tipo es en San José del Oro, México.

Britton y Rose (1920), describieron *A. conzattii*, distinguiéndola de las otras cuatro por las flores con tubo casi erecto, rojo, rodeado de pocas escamas ovadas, en las axilas con lana corta y blanca; segmentos del perianto interiores color rojo ladrillo; filamentos numerosos, blancos; flores que abren durante dos días, manteniéndose abiertas por las noches. El protólogo incluye una fotografía en blanco y negro del ejemplar tipo (Fig. 2H). Esta especie es considerada sinónimo de *A. martianus* por Hunt *et al.* (2006).



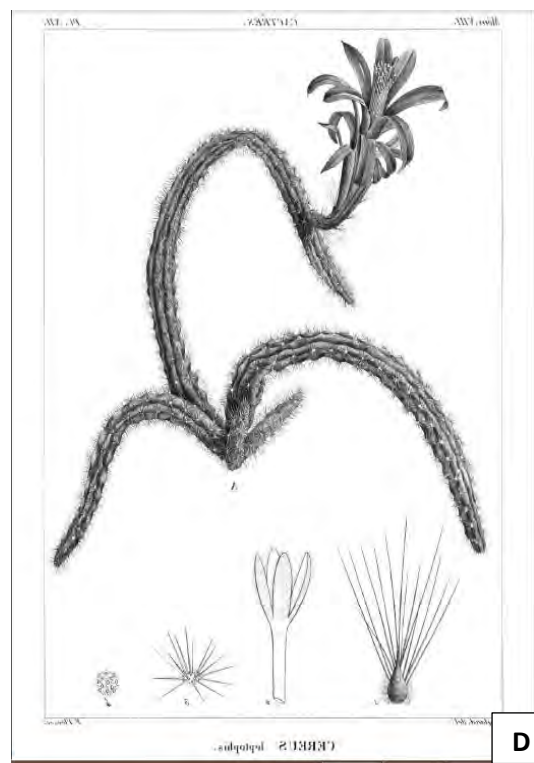
A



B



C



D

Figura 1. Imágenes de los tipos postulados para *Aporocactus*. A) Ejemplar de *Cactus flagelliformis*, C. Linneus s.n., s.f., no asignado como material original en el protólogo (LINN 633.2). B) Epitipo de *Disocactus flagelliformis*, Lautner, L00/241, 8 de feb. 2002, Parque Nacional de los Mármoles, al norte de la Cuesta Colorada, Hidalgo, designado por Bauer (2003) (ZSS 022701). C) Lectotipo de *Cactus flagelliformis* ilustración de Ehret (1748), designado por Mottram (2013). D) Holotipo de *Cereus leptophis*, De Candolle (1828) ilustración de Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle (1828).



Figura 2. Imágenes de los tipos postulados para *Aporocactus* (continuación). E) Neotipo de *Disocactus martianus*, ilustración de Curtis's Botanical Magazine (1839) designado por Bauer (2003). F) Neotipo de *Disocactus martianus*, Lautner 1331, s.f, Oaxaca, 1500m, México (ZSS-022702) designado por Bauer (2003). G) Ilustración de *Aporocactus flagriformis*, en Pfeiffer y Otto (1839). H) Holotipo de *Aporocactus conzattii*, Casiano Conzatti, s.n., 1912, Cerro San Felipe, Oaxaca, en Britton y Rose, 1920.

Tabla 1. Principales caracteres morfológicos asignados a las especies de *Aporocactus* consideradas por algunos autores.

Autor	<i>Aporocactus flagelliformis</i>	<i>A. flagriformis</i>	<i>A. leptophis</i>	<i>A. martianus</i>	<i>A. conzatti</i>
Britton y Rose (1920); Bravo-Hollis (1991)	Flor púrpura, segmentos exteriores del perianto angostos, ápices apiculados	Flor púrpura, segmentos exteriores oblongos, ápice acuminado	Tallos muy delgados	Segmentos acuminados	Segmentos agudos
Bauer (2003); Hunt et al. (2006)	Flores rosas a magenta, zigomorfas, estambres insertos en dos zonas			Flores rojas, más o menos actinomorfas, estambres insertos en una sola zona	

3. Objetivos

3.1. Objetivo general

Examinar si *Aporocactus* es un género monofilético y explorar el número de especies que lo integran, así como su relación con los géneros de la tribu Hylocereeae.

3.2. Objetivos particulares

1. Conocer las relaciones de *Aporocactus* con otros géneros de Hylocereeae y su monofilia a partir de un análisis filogenético de cuatro marcadores moleculares del cloroplasto.
2. Analizar los caracteres informativos que permitan delimitar las especies que integran al género *Aporocactus* a partir del análisis filogenético,
3. Optimizar un conjunto de caracteres morfológicos, a partir de los linajes apoyados por el análisis molecular.

4. Materiales y métodos

4.1. Revisión de literatura y ejemplares de herbario

Se revisó literatura especializada sobre la familia Cactaceae y de la tribu Hylocereeae, principalmente las referencias al género *Aporocactus* y *Disocactus*, para conocer las similitudes y diferencias entre estos géneros. Las referencias utilizadas fueron: Britton y Rose (1920), Bravo-Hollis (1978), Anderson (2001), Bauer (2003), Hunt *et al.* (2006), Cruz *et al.* (2016). Además se revisó literatura relacionada con filogenias moleculares principalmente las que incluyeran algunos miembros de la tribu Hylocereeae tales como Nyffeler (2002), Hernández-Hernández *et al.* (2011), Korotkova *et al.* (2011), Cruz *et al.* (2016). También se revisaron los protólogos de cada una de las especies descritas para reconocer los caracteres diagnósticos.

Además, se revisaron todos los ejemplares de *Aporocactus* que se encuentran en el Herbario Nacional (MEXU), con el propósito de evaluar la presencia de todos los caracteres señalados en los protólogos, así como su ubicación geográfica. Se realizó una búsqueda de los tipos nomenclaturales (incluyendo neotipos y lectotipos) en catálogos disponibles en línea como: University of Zurich, Zurich Herbaria (www.herbarien.uzh.ch) y The Linnean Society of London, Linnean Collection (www.linnean-online.org) así como JStore Global Plants (www.plants.jstor.org), Plant illustrations (www.plantillustrations.org), Botanicus (www.botanicus.org) y Tropicos (www.tropicos.org).

4.2. Trabajo de campo

Con base en los registros de procedencia de los ejemplares de herbario y en los protólogos, se realizaron cuatro salidas al campo para la colecta de ejemplares de *Aporocactus*, al estado de Hidalgo, Querétaro, Oaxaca, Puebla y Veracruz. Se colectaron tallos y en caso de haberlos, flores y frutos. Con un tallo de cada planta se realizó un ejemplar de herbario para depositar en MEXU y otra rama se plantó en el invernadero templado del Jardín Botánico del Instituto de Biología, de la Universidad Nacional Autónoma de México (JB-IB, UNAM) (Tabla 2). A cada tallo se le tomó una pequeña muestra de tejido, que fue deshidratado en sílica gel y almacenada en congeladores a -20°C para posteriores extracciones de ADN.

4.4. Trabajo de laboratorio

4.4.1. Definición de grupo hermano y grupo externo

Se definió el grupo hermano a partir de los resultados obtenidos en filogenias anteriores (Tabla 3) (Wallace 1995; Nyffeler 2002; Arias *et al.* 2005; Hernández-Hernández *et al.* 2011; Bárcenas *et al.* 2011; Cruz *et al.* 2016). Se incluyeron en total 57 terminales, de las cuales 22 corresponden a *Aporocactus*. Las 34 terminales restantes corresponden al grupo hermano representado por los géneros que integran la tribu Hylocereeae: *Hylocereus*, *Selenicereus*, *Weberocereus*, *Disocactus*, *Pseudorhipsalis*, *Epiphyllum*, *Acanthocereus* y *Strophocactus*. Se utilizó a *Strophocactus chontalensis* (tribu Echinocereeae) para enraizar los árboles y se buscó incluir en el estudio el mayor número de muestras provenientes de las diferentes áreas de distribución de *Aporocactus*, así como de todos los estados donde fueron colectadas.

Tabla 2. Lista de especies incluidas en el análisis molecular y morfológico, con *voucher* y procedencia. Grupo interno incluye nombres asignados previamente. Grupo externo incluye los nombres actualmente aceptados.

Taxón	Colector y núm. de colecta	Localidad (país, estado, sitio)
Grupo interno (nombres asignados a priori)		
<i>Aporocactus konzattii</i>	I. Rosas 008	MX: Oax., Ixtlán, Nvo. Zoquizoquiapan
<i>Aporocactus konzattii</i>	I. Rosas 009	MX: Oax., Ixtlán, Nvo. Zoquizoquiapan
<i>Aporocactus konzattii</i>	I. Rosas 010	MX: Oax., Ixtlán, Calpulalpam de Méndez
<i>Aporocactus konzattii</i>	I. Rosas 011	MX: Oax., Ixtlán, Calpulalpam de Méndez
<i>Aporocactus konzattii</i>	I. Rosas 012	MX: Oax., Ixtlán, Calpulalpam de Méndez
<i>Aporocactus konzattii</i>	I. Rosas 013	MX: Oax., Ixtlán, San Miguel Amatlán
<i>Aporocactus konzattii</i>	I. Rosas 014	MX: Oax., Ixtlán, San Miguel Amatlán
<i>Aporocactus konzattii</i>	I. Rosas 007	MX: Oax., Ixtlán, Nvo. Zoquizoquiapan
<i>Aporocactus flagelliformis</i>	I. Rosas 022	MX: Ver., Huyacocotla
<i>Aporocactus flagelliformis</i>	I. Rosas 023	MX: Hgo., Zacualtipán
<i>Aporocactus flagelliformis</i>	I. Rosas 024	MX: Hgo., Zacualtipán
<i>Aporocactus flagelliformis</i>	I. Rosas 025	MX: Hgo., Zacualtipán
<i>Aporocactus flagelliformis</i>	I. Rosas 026	MX: Hgo., Zacualtipán
<i>Aporocactus flagelliformis</i>	I. Rosas 030	MX: Qtro., Pinal de Amoles
<i>Aporocactus flagelliformis</i>	I. Rosas 031	MX: Qtro., Pinal de Amoles
<i>Aporocactus flagelliformis</i>	I. Rosas 032	MX: Qtro., Pinal de Amoles
<i>Aporocactus flagelliformis</i>	I. Rosas 033	MX: Qrto., Landa de Matamoros
<i>Aporocactus flagelliformis</i>	S. Arias 1221	MX: Hgo., Metztlán
<i>Aporocactus flagelliformis</i>	M. A. Cruz 01	MX: Ver., Tatatila
<i>Aporocactus flagriformis</i>	I. Rosas 002	MX: Hgo., Zimapán
<i>Aporocactus flagriformis</i>	I. Rosas 003	MX: Hgo., Zimapán
<i>Aporocactus flagelliformis</i>	S. Arias 1225	MX: Hgo., Zimapán
<i>Aporocactus leptophis</i>	I. Rosas 027	MX: Hgo., Zimapán
<i>Aporocactus leptophis</i>	I. Rosas 028	MX: Hgo., Zimapán
<i>Aporocactus leptophis</i>	I. Rosas 029	MX: Hgo., Zimapán
<i>Aporocactus martianus</i>	I. Rosas 015	MX: Oax., Nochixtlán, Santiago Apoala
<i>Aporocactus martianus</i>	I. Rosas 016	MX: Oax., Nochixtlán, Santiago Apoala
<i>Aporocactus martianus</i>	I. Rosas 017	MX: Oax., Nochixtlán, Santiago Apoala
<i>Aporocactus martianus</i>	S. Arias 1230	MX: Oax., Etna, San Jerónimo Sosola
<i>Aporocactus martianus</i>	S. Arias 2207	MX: Oax., Cuicatlán, Cuyamecalco Villa de Zaragoza
<i>Aporocactus martianus</i>	M. A. Cruz 02	MX: Ver., Chiconquiaco
<i>Aporocactus martianus</i>	M. A. Cruz 09	MX: Oax., Puerto la Soledad
<i>Aporocactus martianus</i>	M. A. Cruz 13	MX: Oax., Santiago Nacaltepec
Grupo hermano		
<i>Hylocereus ocamponis</i>	S. Gama 104	MX: Guerrero
<i>Hylocereus purpusii</i>	U. Guzmán 1095	MX: Oaxaca
<i>Hylocereus monacanthus</i>	B. Hammel 26600	CR: Heredia
<i>Hylocereus stenopterus</i>	B. Hammel 22282	CR: Heredia
<i>Hylocereus undatus</i>	H. Arreola 1369	MX: Jalisco
<i>Hylocereus costaricensis</i>	B. Hammel 22001	CR: Puntarenas
<i>Hylocereus escuintlensis</i>	M. Véliz 20047	GT: Escuintla
<i>Hylocereus guatemalensis</i>	S. Arias 1161	GT: Guatemala
<i>Hylocereus calcaratus</i>	B. Hammel 18394	CR: San José
<i>Hylocereus minutiflorus</i>	M. Véliz 20175	GT: Izabal
<i>Selenicereus grandiflorus</i>	U. Guzmán 1365	MX: Veracruz
<i>Selenicereus atropilosus</i>	H. J. Arreola 1473	MX: Jalisco
<i>Selenicereus dorschianus</i>	S. Arias 2218	MX: Jalisco

<i>Selenicereus wercklei</i>	B. Hammel 25999	CR: Guanacaste
<i>Selenicereus vagans</i>	S. Arias 1832	MX: Sinaloa
<i>Selenicereus spinulosus</i>	S. Arias 1448	MX: Nuevo León
<i>Selenicereus hamatus</i>	S. Arias 2171	MX: Veracruz
<i>Selenicereus inermis</i>	B. Hammel 24274	CR: Puntarenas
<i>Selenicereus donkelarii</i>	S. Arias 1089	MX: Yucatán
<i>Weberocereus glaber</i>	H. Bravo 5614	MX: Chiapas
<i>Weberocereus tunilla</i> subsp. <i>tunilla</i>	B. Hammel 22442	CR: Cartago
<i>Weberocereus tunilla</i> subsp. <i>biolleyi</i>	B. Hammel 25603	CR: Alajuela
<i>Weberocereus imitans</i>	B. Hammel 26140	CR: San José
<i>Weberocereus frohningiorum</i>	B. Hammel 22419	CR: San José
<i>Epiphyllum phyllanthus</i>	B. Hammel 22377	SR:
<i>Epiphyllum thomsonianum</i>	B. Hammel 22020	PA: Cocle
<i>Epiphyllum chrysocardium</i>	S. Arias 1708	MX: Chiapas
<i>Pseudorhipsalis amazonica</i>	B. Hammel 24524	PA: Colón
<i>Pseudorhipsalis himantoclada</i>	B. Hammel 22076	CR: San José
<i>Disocactus bififormis</i>	M. Véliz 19901	GT: Sacatepéquez
<i>Disocactus phyllantoides</i>	S. Arias 2201	MX: Veracruz
<i>Acanthocereus tetragonus</i>	U. Guzmán 1002	MX: Chiapas
<i>Acanthocereus oaxacensis</i>	S. Arias 2185	MX: Oaxaca
<i>Acanthocereus chiapensis</i>	S. Arias 1618	MX: Chiapas
<i>Strophocactus testudo</i>	M. Yáñez 001	MX: Oaxaca
Grupo externo		
<i>Strophocactus chontalensis</i>	S. Arias 1640	MX: Chiapas

4.4.2. Extracción de ADN y amplificación por PCR

Se realizó la extracción de ADN de tejido de tallo deshidratado en sílica gel, procedentes de todas las localidades donde se colectaron muestras de *Aporocactus*, así como de algunas especies representativas de *Weberocereus*, *Selenicereus* e *Hylocereus* provenientes de México, Guatemala y Costa Rica. La extracción se realizó usando el kit de extracción EZ-10 mini-preps para ADN genómico de plantas (Bio Basic, Inc., Ontario, Canadá), siguiendo el protocolo de los fabricantes, modificando el tiempo de incubación del buffer de lisis a 120 minutos. El ADN total fue almacenado a -20°C para su posterior amplificación a través de Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR) y secuenciación. Las secuencias de las especies pertenecientes a *Pseudorhipsalis*, *Disocactus*, *Acanthocereus*, *Epiphyllum* y *Strophocactus* fueron obtenidas de la base de datos del laboratorio de Sistemática de Cactáceas del Jardín Botánico del IB-UNAM (Arias *et al.* 2005; Cruz *et al.* 2016; Tapia *et al.* en prensa).

Para el análisis se utilizaron cuatro marcadores moleculares del ADN de cloroplasto, dos intrones: *rpl16* y *trnL-F* y dos espaciadores intergénicos: *trnQ-rps16* y *psbA-trnH*. El intrón *rpl16* fue amplificado utilizando los primers *rpl161F* y *rpl163R* (Hernández-Hernández *et al.* 2011). La región de *trnL-trnF* fue amplificada utilizando los primers

externos “C” y “F”, (Taberlet *et al.* 1991). El espaciador intergénico *trnQ-rps16* fue amplificado utilizando los primers *trnQ2* (Korotkova *et al.* 2010) y *rps16x1* (Shaw *et al.* 2007). El espaciador intergénico *psbA-trnH* fue amplificado utilizando el primer *psbA* (Sang *et al.* 1997) y *trnH* (Tate y Simpson 2003). La amplificación de PCR se llevó a cabo para cada uno de los marcadores mencionados, en cada una de las muestras de ADN obtenidas, siguiendo los diferentes programas para cada uno, como se muestra en la Tabla 3. El volumen total de cada reacción fue de 25 µl que contenían: 2.5 µl de buffer 10x, 0.5 µl de dNTPs a una concentración de 200µM, 1 µl de BSA, 0.75 µl de MgCl₂, 0.3 µl de primer Forward y 0.3 µl de primer Reverse, 1.25 µl de PlatinumTaq ADN Polimerasa (Invitrogen™) a 5 U/µl, 0.6 µl de ADN total y 19.025 µl de H₂O.

Tabla 3. Programas utilizados para los diferentes marcadores en las reacciones de PCR

Programa	<i>trnQ-rps16</i>	<i>rpl16/trnL-trnF</i>	<i>psbA-trnH</i>
Denat	95° x 2'	94° x 2'	95° x 2'
Denat	95° x 1'	94° x 1'	95° x 30''
Anneal	55° x 50''	54° x 1'	55° x 1'
Exten	72° x 1'	72° x 1' 30''	72° x 1'
Exten	72° x 7'	72° x 7'	72° x 10''
Ciclos	35	30	30

4.5. Análisis filogenético

Las secuencias fueron revisadas, editadas y ensambladas usando Sequencher®, versión 3.0 (Gene Codes, Ann Arbor Michigan USA). Se realizó un alineamiento automático en ClustalW 1.74 (Thompson *et al.* 1994), a través de Bioedit® 7.2.5 (Hall 1999) y posteriormente se realizaron ajustes manuales en Mesquite® 3.03 (Madison y Madison 2015). Las inserciones y deleciones (*indels*) fueron codificadas siguiendo el método de codificación simple de *indels*, sugerido por Simmons y Ochoterena (2000).

Los análisis filogenéticos se realizaron mediante Máxima Parsimonia (MP) e Inferencia Bayesiana (IB). Los análisis de MP se realizaron en PAUP* 4.0 Beta 10® (Swofford, 2002), a partir de la matriz concatenada de los cuatro marcadores *psbA-trnH*, *trnQ-rps16*, *rpl16* y *trnL-F*; se hizo una búsqueda de matracas de 10 000 repeticiones, a través de PRAP2 (Müller, 2004), utilizando el algoritmo Tree Bisection and Reconnection (TBR) branch swapping, con adición simple. Se obtuvo el árbol de consenso estricto, los soportes para cada rama fueron determinados con Bootstrap (BP), con 10 000 repeticiones y con Jackknife (JK) con 10 000 repeticiones.

El análisis de Inferencia Bayesiana (IB), se realizó en MrBayes 3.2.1® (Huelsenbeck y Ronquist 2001), a partir de la matriz concatenada de los cuatro marcadores (*psbA-trnH*, *trnQ-rps16*, *rpl16* y *trnL-F*). Los datos fueron particionados y a cada partición se le aplicó el modelo de sustitución GTR + G + I (General Time Reversible model) obtenido a través de JModelTest 2.0 (Darriba *et al.* 2014) usando el Criterio de Información Bayesiana (BIC). Se realizaron 10 000 000 de generaciones, con un muestreo de las cadenas cada 1000 generaciones, con un *burnin* de 25%. La convergencia de las cadenas se observó a través del Tracer 1.6 (Rambaut *et al.* 2014).

4.6. Obtención de caracteres morfológicos

Se corroboraron los caracteres diagnósticos señalados para las especies de *Aporocactus* (Tabla 2), con los ejemplares de herbario revisados (MEXU) y con todos los especímenes colectados durante la presente investigación (Tabla 2). Posteriormente se seleccionaron 14 caracteres morfológicos, 13 de las flores y uno del tallo (Tabla 4), por tratarse de los más consistentes dentro de las especies analizadas. Seis caracteres fueron binarios y siete multiestados tratados como no ordenados. Todos los caracteres codificados fueron cualitativos, de los cuales cinco estados de carácter fueron ambiguos (Tabla 4). La totalidad de los caracteres florales seleccionados pudo ser evaluado porque entre los periodos de invierno–primavera de 2015 y 2016, la mayoría de los especímenes colectados y depositados en el invernadero templado de la colección de cactáceas del JB-IB, UNAM, floreció. A cada flor se le tomaron imágenes digitales laterales y frontales sobre la planta, en corte longitudinal, para observar las partes internas y posteriormente se herborizaron. Por lo menos una flor por espécimen se conservó en GAA (Glicerina, Alcohol y Agua). En total, se cuenta con imágenes de flores de 20 plantas que provienen Oaxaca, Veracruz, Hidalgo, Querétaro y Guanajuato depositadas en la base de datos del laboratorio de Cactáceas del Jardín Botánico del Instituto de Biología, de la UNAM.

Para las especies incluidas en el grupo externo (*Selenicereus*, *Hylocereus*, *Weberocereus*, *Epiphyllum*, *Disocactus*, *Pseudorhipsalis*, *Strophocactus* y *Acanthocereus*), los datos se obtuvieron de ejemplares de la colección de cactáceas del JB-IB, UNAM, la literatura (Bravo-Hollis 1978; Britton y Rose 1920; Anderson 2001), así como de ejemplares de herbario (MEXU). Los datos fueron vertidos en una matriz de caracteres morfológicos en Mesquite® 3.03 (Maddison y Maddison 2015) (Anexo I).

4.7. Análisis combinado

La matriz de caracteres morfológicos se concatenó en Mesquite® 3.03 (Maddison y Maddison 2015) con la matriz de caracteres moleculares y se generó finalmente una matriz combinada de 3560 caracteres (3507 nucleotídicos, 39 gaps y 14 morfológicos). Posteriormente se llevó a cabo un análisis de MP en PAUP* 4.0 Beta 10® (Swofford 2002), con una búsqueda de matracas de 10 000 repeticiones, a través de PRAP2 (Müller 2004), utilizando el algoritmo Tree Bisection and Reconnection (TBR) branch swapping con adición simple. Se generó un árbol de consenso estricto, el soporte para cada rama fue determinado mediante BP con 10 000 repeticiones, y JK, también con 10 000 repeticiones. Las topologías de los árboles obtenidos a partir de este análisis se compararon con los obtenidos únicamente a partir de datos moleculares.

Tabla 4. Caracteres morfológicos y sus estados de carácter codificados para el análisis combinado.

Carácter/estado	0	1	2	3	4
1. Forma del tépalo	Lanceolado	Oblanceolado	Oblongo	Linear	
2. Color de la flor	Roja	Púrpura-magenta	Blanco-crema	Rosa	
3. Simetría de la flor	Actinomorfa	Zigomorfa			
4. Forma del ápice del tépalo	Acuminado	Caudado-acuminado	Obtuso	Mucronado	
5. Color del pericarpelo	Rojo	Magenta	Marrón	Verde	Rosa
6. Forma de espinas del pericarpelo	Rigidas	Setosas			
7. No. series de filamentos	una	dos			
8. Color del estilo	Blanco-amarillo	Rosado	Rojo		
9. Color de lóbulos del estigma	Blanco-amarillo	Rosado	Rojo		
10. Margen de tépalos	Entero	Dentado			
11. Desarrollo de madera en ramas	Desintegración temprana	Persistente			
12. Presencia de espinas del pericarpelo	No	Si			
13. Escamas en pericarpelo	Que no cubren el pericarpelo	Cubren el pericarpelo			
14. Antesis	Diurna	Nocturna			

4.8. Optimización de caracteres morfológicos

Se obtuvo la optimización de caracteres utilizando el programa WinClada (Nixon 2002) sobre el árbol de consenso estricto del análisis combinado. Así se pudo conocer la contribución de los 14 caracteres morfológicos evaluados (Tabla 4) en la filogenia, utilizando el criterio de optimización DELTRAN. Este procedimiento permitió conocer sinapomorfias y homoplasias que pudieran soportar cada clado recuperado.

5. Resultados

5.1. Análisis filogenético con datos moleculares

Los cuatro marcadores utilizados fueron amplificados con relativa facilidad. Se obtuvieron todos los productos de PCR, tanto del grupo interno como del externo, con excepción de dos terminales para *trnQ-rps16*: *Aporocactus flagelliformis* IRR 004 y *Strophocactus chontalensis*, dos terminales para *rpl16*: *Aporocactus leptophis* IRR 027 (parcialmente amplificada) y *Weberocereus tunilla* subsp. *tunilla* y tres terminales para el marcador *trnL-F*: *Aporocactus* IRR 025, *Selenicereus hamatus* (parcialmente amplificada) e *Hylocereus guatemalensis*. Las secuencias de estas especies presentaron algunos problemas durante el ensamble, ya que, aunque amplificaron bien la calidad de estas fue baja. Este problema pudo deberse al alto contenido de mucílago en el ADN total, por lo cual las secuencias afectadas se descartaron del estudio, teniendo un total de 2.2 % de datos faltantes.

El marcador que presentó mayor dificultad para su alineamiento fue *rpl16*, seguido del *trnL-trnF* por tener regiones muy variables, con gran cantidad de gaps, además de zonas con poliA y poliT, las cuales se eliminaron del análisis. Se observó únicamente una inversión en todo el alineamiento, en el marcador *rpl16*, la secuencia motivo TTATTTTATTTTAGCAA, en la posición 665-681.

La matriz final contó con 57 terminales y con 3521 caracteres alineados, de los cuales 12.69 % fueron variables y 6.5 % (229 caracteres) fueron informativos para parsimonia. De los cuatro marcadores de cloroplasto, *rpl16* fue el que presentó más sitios informativos para parsimonia (85 caracteres informativos), en segundo lugar estuvo *trnL-trnF* (76 caracteres informativos para parsimonia), seguido de *psbA-trnH* (39 caracteres) y por último *trnQ-rps16* (29 caracteres informativos para parsimonia) (Tabla 5).

El marcador *rpl16* contribuyó con 13 (33.3 %) de los *indels* codificados, *trnL-trnF* con 12 (30.7 %), *psbA-trnH* con 9 (23 %) y *trnQ-rps16* con 5 (12 %).

Tabla 5. Aporte de cada uno de los marcadores utilizados en el estudio y de la matriz concatenado.

	<i>rpl16</i>	<i>trnL-trnF</i>	<i>psbA-trnH</i>	<i>trnQ-rps16</i>	concatenado
No. caracteres en la matriz	1293	1127	443	658	3521
No. de caracteres informativos para parsimonia	85	76	39	29	229
No. inversiones	1	0	0	0	1
No. de <i>indels</i>	13	12	9	5	39

El análisis de MP arrojó 465 árboles igualmente parsimoniosos y el consenso estricto se muestra en la figura 3. El clado de *Aporocactus* (A) es monofilético y lo conforman las 22 terminales incluidas (98% BS / 97% JK). Lo integran dos especies, que se denominaron *Aporocactus flagelliformis* con 14 terminales (99% BS / 97% JK) y *A. martianus* con ocho terminales (93% BS / 93% JK). El clado hermano de *Aporocactus* lo integran los géneros *Hylocereus*, *Selenicereus* y *Weberocereus* (HSW) con 23 terminales, y un soporte bajo (51% BS / 53% JK). El clado del género *Weberocereus* con cuatro terminales tiene un soporte moderado (75% BS / 78% JK) y es el grupo hermano del clado *Hylocereus+Selenicereus*, con 19 terminales (BS 86% / 85% JK), resultando ser polifilético para este análisis.

El árbol de IB (Fig. 4), recupera al clado A nuevamente como grupo monofilético (1 PP), así como las dos especies, tanto *A. flagelliformis* como *A. martianus* (1 PP). Igual que el análisis de MP, en el análisis de IB el clado A es hermano del clado HSW. El clado HSW (.95 PP), presenta soporte mayor que el obtenido con el criterio de MP, el clado *Weberocereus* (1 PP), y el clado H/S (1 PP), también se recuperan como un grupo polifilético. Los valores estimados del tamaño de muestra (ESS) fueron superiores a >>200 en todos los parámetros, indicando convergencia de las cadenas.

El clado A está soportado por una sinapomorfia en *psbA-trnH* y tres sinapomorfias en *trnQ-rps16* (Tabla 6). *Aporocactus flagalliformis* está soportado por una sinapomorfia en el marcador *rpl16*, así como, por seis sinapomorfias en *trnL-trnF* y seis sinapomorfias en el marcador *psbA-trnH*. *Aporocactus martianus* se apoyó por cinco sinapomorfias en el marcador *trnL-trnF*, así como una sinapomorfia en *psbA-trnH* y otra en *trQ-rps16*. (Ver tabla 6).

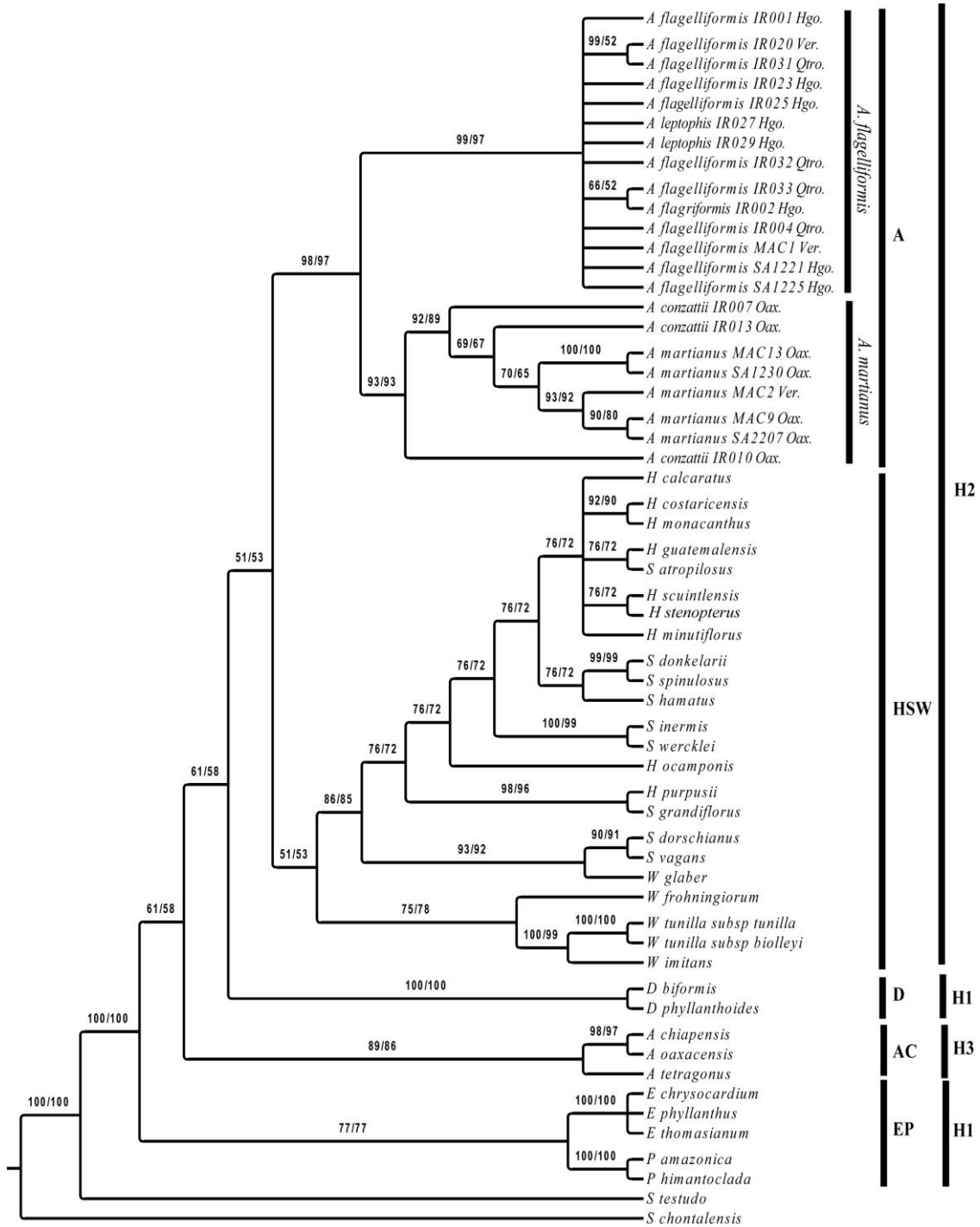


Figura 3. Árbol de consenso estricto, con longitud de 802 pasos (IC = 0.67, IR = 0.80, No. de caracteres variables e informativos para la parsimonia = 273, No. de caracteres variables no informativos = 229) derivado del análisis de un grupo de datos de los marcadores *trnQ-rps16*, *psbA-trnH*, *trnL-F* y *rpl16*. Los valores de BP y JK se indican sobre las ramas. A: *Aporocactus*; HSW: *Hylocereus*, *Selenicereus*, *Weberocereus*; D: *Disocactus*; AC: *Acanthocereus*; EP: *Epiphyllum*, *Pseudorhipsalis*.

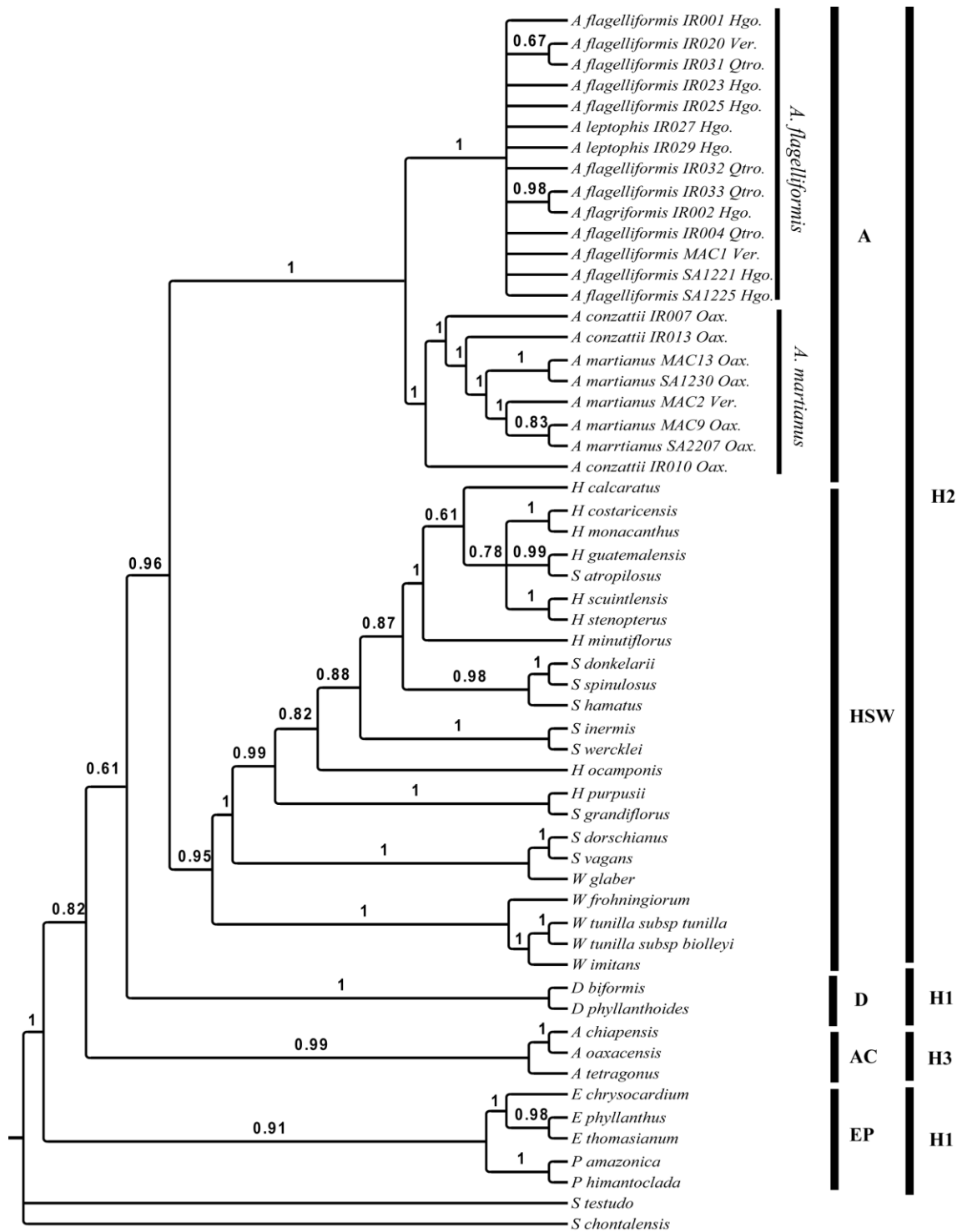


Figura 4. Árbol de consenso de mayoría (Inferencia Bayesiana) derivado del análisis de un grupo de datos de los marcadores *trnQ-rps16*, *psbA-trnH*, *rpl16* y *trnL-F*. Los valores de probabilidad posterior (PP) se muestran sobre las ramas, ESS>200. A: *Aporocactus*; HSW: *Hylocereus*, *Selenicereus*, *Weberocereus*; D: *Disocactus*; AC: *Acanthocereus*; EP: *Epiphyllum*, *Pseudorhipsalis*.

Tabla 6. Caracteres moleculares que soportan los clados de *Aporocactus*. La tabla muestra el tipo y la posición en el alineamiento de los caracteres moleculares que soportan los clados de *Aporocactus*.

	<i>rpl16</i>	<i>trnL-F</i>	<i>psbA-trnH</i>	<i>trnQ-rps16</i>
Clado <i>Aporocactus</i>	1436 reversión	2481 reversión 2746 reversión	239 Sinapomorfia	648 sinapomorfia 746 sinapomorfia 809 sinapomorfia
<i>A. flagelliformis</i>	1145 sinapomorfia	2597 sinapomorfia 2694 sinapomorfia 2695 sinapomorfia 2810 sinapomorfia 2811 sinapomorfia 3145 sinapomorfia 2463 reversión 2814 reversión	205 sinapomorfia 256 sinapomorfia 332 sinapomorfia	
<i>A. martianus</i>		2529 sinapomorfia 2716 sinapomorfia 3184 sinapomorfia 3528 sinapomorfia	163 sinapomorfia	710 sinapomorfia

5.2. Análisis combinado.

En el análisis combinado (datos moleculares + morfológicos), se utilizó una matriz de 3574 caracteres con 57 terminales, las mismas que se utilizaron en los análisis moleculares. La topología de este árbol es muy similar a la obtenida únicamente con caracteres moleculares; sin embargo, en este análisis no se logra resolver la relación entre los clados A y HSW, ya que hay una politomia que también relaciona al clado D. El clado A se mantiene con soportes altos (99% BS/98% JK) y continúa recuperándose como monofilético y se relaciona al clado HSW (92% BS/90% JK) y al clado D (92%BS/90% JK). Estos tres clados a su vez se relacionan a AC (100%BS/100%JK) y finalmente al clado EP (100%BS/100%JK) (Fig. 5).

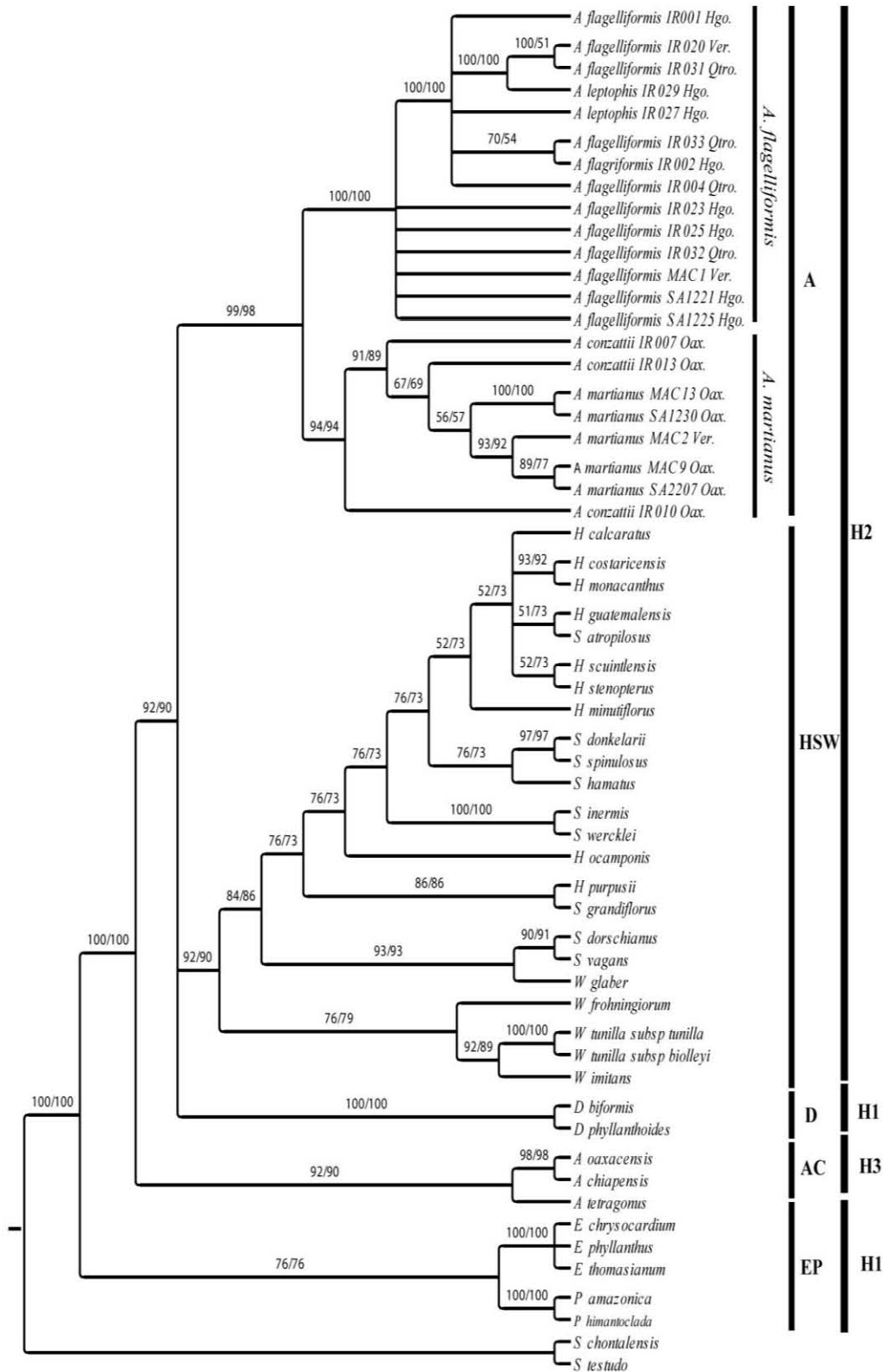


Figura 5. Árbol de consenso estricto del análisis combinado, con longitud de 874 pasos (IC = 0.64, IR = 0.79, no. de caracteres variables e informativos para la parsimonia = 287, No. de caracteres variables no informativos = 221), derivado del análisis de un grupo de datos de los marcadores *trnQ-rps16*, *psbA-trnH*, *rpl16* y *trnL-trnF* y una matriz de 13 caracteres morfológicos de las flores y uno del tallo. Los valores de BP y de JK se indican sobre las ramas. A: *Aporocactus*; HSW: *Hylocereus*, *Selenicereus*, *Weberocereus*; D: *Disocactus*; AC: *Acanthocereus*; EP: *Epiphyllum*, *Pseudorhypsalis*.

5.3. Optimización de caracteres morfológicos

Con el árbol de consenso del análisis combinado se obtuvo la optimización de caracteres morfológicos dentro del clado *Aporocactus* (Fig. 6). La primera y única sinapomorfia para el género corresponde a la madera que se desintegra tempranamente (carácter 11: estado 0). El clado *A. flagelliformis* presentó dos sinapomorfias: la primera es la forma zigomorfa de la flor (carácter 3: estado 1), la segunda es el color púrpura del pericarpelo (carácter 5: estado 1). La forma acuminada del ápice del tépalo (carácter 4: estado 0) es una novedad en *Aporocactus*, con una reversión en *Aporocactus flagelliformis* (MAC 1) donde es caudado-acuminado, carácter que también presentó *Epiphyllum thomasianum*. La sinapomorfia para el clado *A. martianus* es el color de la flor rojo (carácter 2: estado 0).

La antesis diurna (carácter 14: estado 0) es una homoplasia que comparte *Aporocactus* con *Disocactus* y *Pseudorhypsalis*. Todos los demás géneros en este estudio presentan flores con antesis nocturna. Una serie de filamentos (carácter 7: estado 0) es un carácter homoplásico que comparten el subclado *A. flagelliformis* y el clado AC, mientras que dos series de filamentos (carácter 7: estado 1) son el estado de carácter ancestral, que se presenta en los demás géneros incluido el clado *A. martianus*. El color del estilo rosado (carácter 8: estado 1) es una homoplasia que comparten *Aporocactus flagelliformis* con *Selenicereus inermis*, *Selenicereus wercklei*, *Disocactus biformis*, *Epiphyllum phyllanthus*, *Hylocereus calcaratus*, *Weberocereus fhroningiorum*, *Weberocereus tunilla* subsp. *tunilla* y *Weberocereus tunilla* subsp. *biolleyi*; las demás especies de este análisis presentan estilo de color blanco-amarillo (carácter 8: estado 1) incluido el ejemplar *Aporocactus flagelliformis* (IR023) que presenta una autapomorfia, ya que, también tiene el estilo blanco-amarillo (carácter 8: estado 0). Las espinas presentes en el pericarpelo (carácter 12: estado 1) son una homoplasia de *Aporocactus* con *Selenicereus*, *Weberocereus* y *Strophocactus*. El color púrpura-magenta de las flores (carácter 2: estado 1) es una homoplasia que el clado *A. flagelliformis* comparte con *Hylocereus stenopterus* y *Disocactus biformis*; el color crema-blanco (carácter 2: estado 2) es ancestral presente en la mayoría de las flores analizadas. El color del pericarpelo magenta (carácter 5: estado 1) es una sinapomorfia del clado *A. flagelliformis*, mientras que el clado *A. martianus* puede tener color de pericarpelo verde o rojo (carácter 5: estado 0 y 3). Los lóbulos del estigma rosados (carácter 9: estado 1) son una novedad que apareció en el clado *A.*

flagelliformis con excepción del ejemplar IR029, que lo presenta blanco-amarillo (carácter 9: estado 0), y que podría indicar una reversión; la forma de las espinas setosas y/o rígidas (carácter 6: estado 0/1) es un carácter homoplásico y no es informativo, ya que se distribuye en todo el árbol sin distinción, se pueden encontrar tanto espinas setosas como rígidas en todas las especies.

Tabla 7. Caracteres morfológicos, No. de estados, No. de pasos en el árbol, Índice de Consistencia (IC) e Índice de Retención (IR) de cada carácter codificado.

Carácter	No. estados	No. de pasos en el árbol	IC	IR
1. Forma del tépalo	4	2	0.50	0.50
2. Color de la flor	4	1	1	1
3. Simetría de la flor	2	2	0.50	0.83
4. Forma del ápice del tépalo	4	1	1.0	1.0
5. Color del pericarpelo	5	1	1.0	1.0
6. Forma de espinas del pericarpelo	2	3	0.33	0.50
7. No. series de filamentos	2	3	0.33	0.81
8. Color del estilo	3	3	0.33	0.80
9. Color de lóbulos del estigma	3	2	0.50	0.50
10. Margen de tépalos	2	2	0.50	0.90
11. Desarrollo de madera en ramas	2	1	1.0	1.0
12. Presencia de espinas del pericarpelo	2	2	0.50	0.75
13. Escamas en pericarpelo	2	1	1.0	1.0
14. Antesis	2	1	1.0	1.0

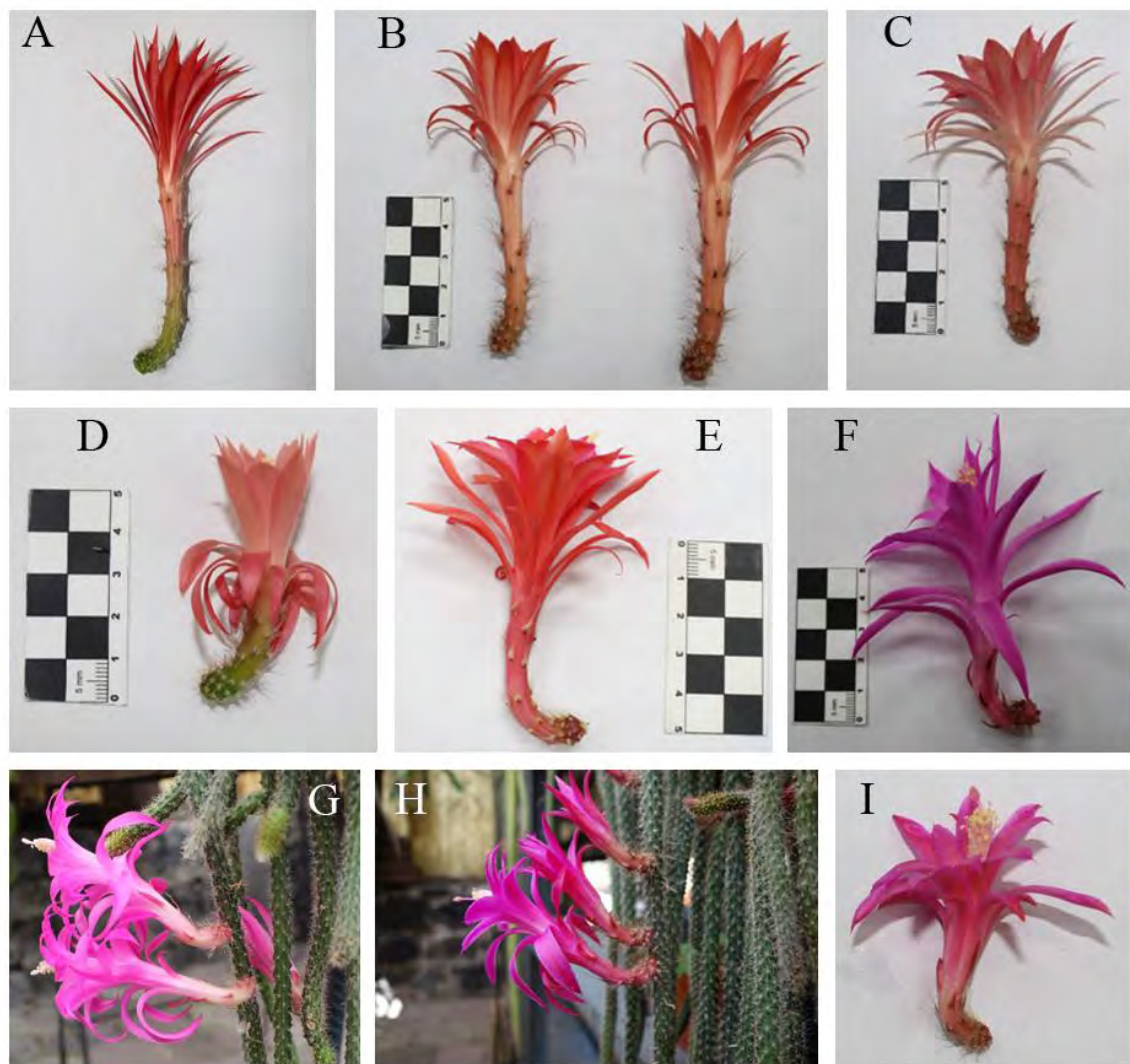


Figura 6. Imágenes de flores de las especies *A. martianus* y *A. flagelliformis* que representan los diferentes estados de carácter que se definieron en el análisis. A) *Aporocactus martianus*, I. Rosas, No. 017, 13 de abril de 2015, Santiago Apoala, Nochixtlán, Oaxaca, México. MEXU. B) *A. martianus*, S. Arias, No. 1230, S.f., San Jeronimo Sosola, Oaxaca, México. C) *A. martianus*, I. Rosas, No. 015, 13 de abril de 2015, Santiago Apoala, Nochixtlán, Oaxaca, México. MEXU. D) *A. martianus*, M. Cruz, No. 2, S.f., Chiconquiaco, Veracruz, México. E) *A. martianus*, S. Arias, No. 1246, S.f., Ixtlán de Juárez, Oaxaca, México. F) *A. flagelliformis*, S. Arias, No. 1235, S.f., Tatatila, Veracruz, México. G) *A. flagelliformis*, S. Arias, No. 1225, S.f., Hidalgo, México. H) *A. flagelliformis*, S. Arias, No. 1236, S.f., Tatatila, Veracruz, México. I) *A. flagelliformis*, I. Rosas, No. 06, 10 de diciembre de 2014, Arroyo Seco, Querétaro, México.

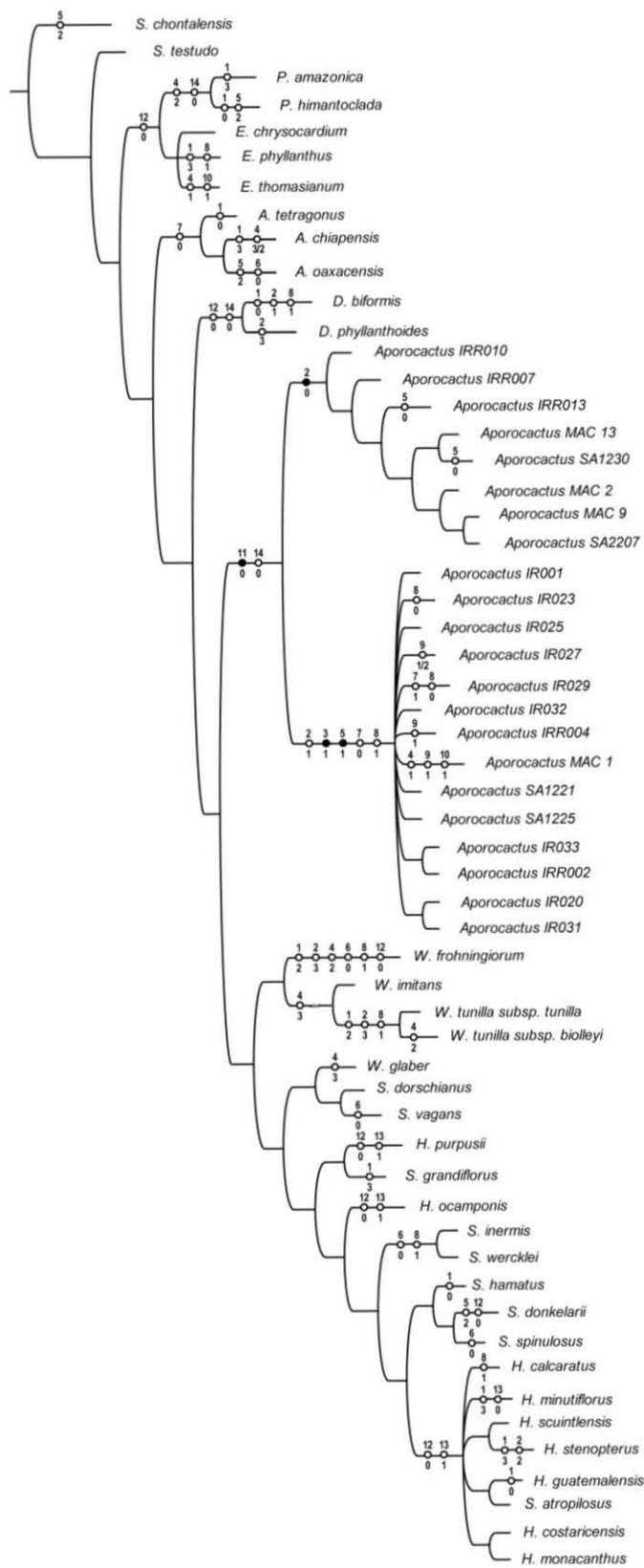


Figura 6. Árbol de consenso estricto con optimización de caracteres morfológicos en árbol con MP. En negro se representan las sinapomorfias y en blanco las homoplasias, así como el carácter (arriba) y su estado (abajo).

6. Discusión y conclusiones

Los análisis filogenéticos realizados (molecular y combinado) confirmaron la hipótesis que *Aporocactus* es un grupo monofilético, conformado por dos especies, *A. flagelliformis* y *A. martianus* y que está directamente relacionado con los géneros *Hylocereus*, *Selenicereus* y *Weberocereus*. En este análisis el clado H/S resultó polifilético.

Aportación de los datos moleculares a la filogenia

Aunque el uso de dos o tres marcadores moleculares no ha sido suficiente para definir filogenias a nivel infragenérico, como lo reportan Korotkova *et al.* (2010), el conjunto de los marcadores moleculares *rpl16*, *trnL-trnF*, *trnQ-rps16* y *psbA-trnH*, en este estudio permitió reconocer al género *Aporocactus* y a dos especies: *A. flagelliformis* con una politomía de 14 terminales y *A. martianus* con ocho terminales, esto se debe a que los cuatro marcadores son muy variables, por tener elevadas tasas evolutivas (Borsch y Quandt 2009; Korotkova *et al.* 2011; Cruz *et al.* 2016). Los resultados permiten proponer, por ahora, la existencia de dos especies dentro del género.

El marcador que más información aportó fue *rpl16*, donde 85 caracteres fueron informativos (Tabla 5); *trnL-trnF*, fue el segundo con 76 caracteres variables informativos. Para *rpl16* se codificaron 13 *indels* y en *trnL-trnF* se codificaron 12. Con el marcador *trnL-trnF* se definieron seis sinapomorfias en *A. flagelliformis* y cuatro en *A. martianus*, mientras que con *rpl16* una sinapomorfia en *A. flagelliformis*. Por otro lado, aunque *psbA-trnH* es un marcador corto, presentó 39 caracteres informativos y 9 *indels* (Tablas 5 y 6), lo que indica que es muy variable e informativo; una sinapomorfia en el clado A, tres sinapomorfias en *A. flagelliformis* y un *indel* en *A. martianus*. El espaciador *trnQ-rps16* es el menos informativo y el más corto de los utilizados en la filogenia, con 29 caracteres informativos y sólo 5 *indels*, además definió tres sinapomorfias en el clado A y una en *A. martianus*. Korotkova *et al.* (2010) reportan que este marcador tiene poca resolución a niveles específicos, por lo se espera una aportación moderada que permita resolver hipótesis a nivel de especies. El marcador *rpl16* permitió resolver a niveles superiores, y *trnL-trnF* puede ser informativo en todos los niveles, lo que lo hace un buen marcador y por eso ha sido utilizado para resolver relaciones de parentesco entre géneros y tribus (Nyffeler 2002). Al ser intrones, tanto *rpl16* como *trnL-trnF* mantienen regiones

conservadas y regiones altamente variables, es decir, patrones tipo mosaico, que permiten resolver filogenias principalmente a nivel de familia. Como *rpl16* es un intrón más largo, otorga mayor variabilidad al análisis, comparado con otros intrones, permitiendo hacer inferencias a niveles taxonómicos profundos.

Por otro lado, *psbA-trnH* es el espaciador más variable del genoma del cloroplasto en algunos grupos de plantas, por lo que ha sido utilizado para hacer diferentes filogenias de angiospermas (Borsch y Quandt 2009). Además se ha utilizado en diversos estudios de código de barras de DNA (Pang *et al.* 2012), y aunque Korotkova *et al.* (2010) lo reporta con niveles bajos de resolución, en este estudio mostró ser un buen marcador que puede utilizarse para hacer inferencias filogenéticas a niveles taxonómicos inferiores.

El género *Aporocactus*

Se especulaba desde 1920 (Britton y Rose), que *Aporocactus* podía ser un género independiente dentro de la tribu Hylocereeae; sin embargo, autores como Bauer (2003) y Hunt *et al.* (2006) lo incluyeron en el género *Disocactus*, debido al parecido que hay en algunos atributos de las flores (colores llamativos y antesis diurna). Además, había conocimiento parcial de sus relaciones filogenéticas a nivel molecular (Nyffeler 2002; Arias *et al.* 2005; Hernández-Hernández *et al.* 2011), ya que las filogenias moleculares previas no habían podido resolver su monofilia, debido a las pocas terminales incluidas en los análisis, las cuales no permitían observar las relaciones dentro de la tribu Hylocereeae. Sin embargo, con la filogenia de *Disocactus* (Cruz *et al.* 2016), se probó que *Aporocactus* no forma parte de ese género, e incluso los autores proponen reasignarlo al género *Aporocactus*, y aunque en los resultados de la filogenia que presentan Cruz *et al.* (2016), se observa que *Aporocactus* es un linaje separado a *Disocactus* dentro de la misma tribu, no se determinó su posición dentro del clado Hylocereeae, lo cual se logró en la filogenia presente en esta investigación.

Al incluir un número significativo de muestras se pudo probar que *Aporocactus* es un grupo monofilético dentro de la tribu Hylocereeae, y que forma un linaje separado de *Disocactus* por lo que debe reasignarse este grupo al género *Aporocactus*, ya que tanto el análisis molecular, como el combinado, rechazan la propuesta de Bauer (2003) y Hunt *et al.* (2006), que fue basada únicamente en observaciones morfológicas.

Las especies del género *Aporocactus*

El análisis molecular también permitió definir hasta el momento dos especies; *A. flagelliformis*, donde se observa una politomía, que indica una única especie dentro de éste, y *A. martianus* otra, esta topología se mantiene tanto en el árbol de MP como en el de IB, así como en el combinado. Esta propuesta de dos especies no corresponde con lo señalado por Britton y Rose (1920) ni por Bravo-Hollis (1978), que consideraban cinco especies, pero sí corresponde con la propuesta de Bauer (2003) y Hunt *et al.* (2006), que únicamente consideran dos especies, y que las diferencian por el color y la simetría de la flor, caracteres que también se consideran en este trabajo para reconocer a las dos especies.

Aporocactus flagelliformis, conformado por 14 terminales provenientes de Hidalgo, Querétaro y Veracruz, se resuelve como una politomía en el análisis de IB y de MP, mientras que en el combinado aparece un clado interno; sin embargo, no se puede inferir más que una especie y aunque las flores de ésta presentan variación morfológica en el tamaño y color, consideramos que esta es producto de la variación intraespecífica.

Cabe mencionar que en *A. martianus*, hay tres terminales provenientes de la misma región geográfica (Ixtlán, Oaxaca), que no anidaron en ninguno de los dos grupos que se definieron internamente. La manera en cómo se resuelven estas tres terminales nos impide reconocer más de una especie. Por esta razón se considera únicamente la especie *A. martianus*, y aunque existen dos subclados internos con variación morfológica evidente, ésta se considera como parte de la variabilidad intraespecífica de la especie. Por lo tanto, se requiere hacer un estudio más profundo, con una perspectiva filogeográfica y dirigida a este clado para tratar de conocer los procesos históricos que podrían ser responsables de la actual distribución geográfica de lo que ahora interpretamos como *A. martianus*.

Los géneros hermanos de *Aporocactus*

El análisis filogenético permite reconocer que *Aporocactus* es hermano del clado HSW conformado por los géneros *Hylocereus*, *Selenicereus* y *Weberocereus*, con soportes bajos en MP (51% BS / 53% JK) y mejores con el método de IB (PP 0.96). Esta

relación de hermandad se había planteado a partir de las filogenias de Nyffeler (2002), Hernández-Hernández *et al.* (2011), y finalmente con la de Cruz *et al.* (2016), en las que *Aporocactus* aparece anidado en el clado HSW. El resultado es consistente con lo reportado por Cruz *et al.* (2016), donde *Aporocactus*, *Hylocereus*, *Selenicereus* y *Weberocereus* forman la subtribu Hylocereinae. En esta subtribu las costillas en los tallos son más comunes, mientras que en la subtribu hermana Epiphyllinae hay una tendencia a perder las costillas.

Distribución de *Aporocactus* y síndromes de polinización

Aporocactus se distribuye exclusivamente en México, en climas templados húmedos, en bosques mesófilos y en bosques de *Pinus-Quercus*. La floración es diurna, con periodos de antesis de 3-4 días, mientras que *Hylocereus*, *Selenicereus* y *Weberocereus* se distribuyen desde el sur de Estados Unidos, México, el Caribe, Centro América y parte de Sudamérica (Anderson 2001), en climas más cálidos. Son caracterizados por presentar flores blancas, principalmente de antesis nocturna, y que duran una sola noche. Estas características sugieren que los polinizadores de *Aporocactus* son colibríes, mientras que los polinizadores de los *Hylocereus* y *Selenicereus* son palomillas nocturnas (Van der Pijl 1960; Almeida *et al.* 2013). La polinización por colibríes ha aparecido varias veces en la familia Cactaceae. Se ha reportado en los géneros *Schlumbergera*, *Peniocereus*, *Echinopsis*, *Oroya*, *Disocactus*, *Tacinga* y *Opuntia* (*Nopalea*), por ejemplo (Arias *et al.* 2005; Calvente *et al.* 2011; Schlumberger 2012), y aunque no es una innovación en la tribu Hylocereeae porque algunas especies de la subtribu Epiphyllinae como *D. speciosus* ya presentan polinización por colibríes, sí lo es en la subtribu Hylocereinae, ya que solo había reportes de polinización por palomillas nocturnas en este grupo. Sin embargo, *Aporocactus* que es miembro de esta subtribu es polinizado por aves, en específico colibríes; este cambio en el sistema de polinización puede ser el responsable del aislamiento del clado *Aporocactus* del clado HSW.

Los colibríes son atraídos por flores tubulares, rojas, en las que insertan su pico y recogen el néctar, que se localiza en la base del tubo floral. La forma de estas flores evolucionó para adaptarse a la manera de alimentarse de las aves, excluyendo así organismos que no caben en el tubo floral, que no son atraídos por el color rojo o que sólo son activos durante las noches (Gibson y Nobel 1986). El cambio en la coloración de blanco a magenta o rojo, es un carácter por lo general irreversible, aunque se ha reportado en otros grupos de

plantas que puede llegar a suceder (Tripp y Manos 2008). En *Aporocactus* y en otros miembros de la tribu Hylocereeae, como los *Disocactus* o *Pseudorhipsalis*, existe la aparición de color en la flor, que pueden explicarse como paralelismos en la tribu. Este fenómeno también podría deberse a procesos de hibridación o introgresión (Schlumberger 2012), pero es necesario evaluar.

Basados en datos de ADN del cloroplasto, Cruz *et al.* (2016), proveen evidencia significativa que indica que ciertos caracteres morfológicos que han sido usados para delimitar a *Disocactus* han aparecido más de una vez en Hylocereeae de manera paralela, como en *Aporocactus*, que a pesar de tener flores diurnas y de color rojo y magenta, es un género independiente. Otro carácter que aparece varias veces es la forma de vida epífita, que surgió al menos tres veces en Cactaceae, en las tribus Rhipsalidae, Hylocereeae y género *Pfeiffera* (Korotkova *et al.* 2010).

Se sabe también que el síndrome de polinización está relacionado con la distribución de las especies, ya que aves y murciélagos son capaces de cubrir áreas más grandes, mientras que los esfíngidos están confinados a áreas más cortas (Schlumberger 2012), lo que podría explicar el rango tan amplio de distribución que tiene *Aporocactus* en México, ya que se localiza a lo largo de la Sierra Madre Oriental en los estados de Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Veracruz, Puebla y Oaxaca. En particular, *A. flagelliformis* se distribuye en Guanajuato, Hidalgo, Querétaro, Veracruz y Puebla, mientras que *A. martianus* en los estados de Oaxaca y Veracruz.

Aportación de caracteres morfológicos

Los caracteres que se encontraron significativos para reconocer al género *Aporocactus*, tanto sinapomorfias como homoplasias, fueron los tallos delgados, péndulos, espinosos, con flores actinomorfas rojas o zigomorfas, magenta, además de las ramas con madera de desintegración temprana y que representa la sinapomorfia del género, ya que a diferencia de otras especies de cactáceas epífitas, en *Aporocactus* no se genera un tronco, porque el tallo se va desintegrando (pudriendo) conforme las ramas crecen. Este carácter presenta un IC = 1 (Tabla 7).

Aporocactus flagelliformis es una especie muy singular, ya que es la única de la tribu Hylocereeae que tiene la flor zigomorfa y de color magenta, siendo ésta la principal característica para reconocerla. Además presenta tallos delgados, espinosos y un hábito

epífita o rupícola. Por otro lado, *A. martianus* puede reconocerse a partir de los tallos péndulos o rastreros, espinosos, con flores actinomorfas rojas, con pericarpelo verde o rojo. En ambas especies hay una variación morfológica muy amplia. *Aporocactus flagelliformis* presenta flores con tamaños muy variables (4-10 cm), así como, variaciones en los tonos del color de la flor magenta hasta roja, lo que permitió que en algún momento se pensara en la posibilidad de más de una especie. En *A. martianus* también hay variación morfológica en las flores. Se pueden observar flores con espinas muy abundantes en el pericarpelo y otras con pocas espinas; además algunas presentan pericarpelo verde y otras rojo, lo que llevó a pensar a Britton y Rose (1920) que eran dos especies, identificando *A. martianus* por el pericarpelo verde, mientras que *A. conzattii* por la presencia de flores completamente rojas. Sin embargo, en la presente filogenia se incluyeron 22 terminales procedentes del mayor número posibles de sitios, incluyendo tres muestras (I. Rosas 07, 010, 013) próximas a la localidad tipo de *A. conzattii*, las cuales no se resolvieron en un solo clado.

Dentro de *Aporocactus*, la mayoría de los caracteres morfológicos son homoplásicos con las otras especies incluidas en el estudio de la tribu Hylocereae, sugiriendo que la evolución de *Aporocactus* fue compleja. Calvente *et al.* (2011) sugieren que los caracteres morfológicos, tradicionalmente usados, son homoplásticos y no adecuados para delimitar las especies, sin embargo, en este estudio algunos de los caracteres morfológicos nos permitieron reconocer y delimitar a las especies del género *Aporocactus* y una vez más confirmar la hipótesis de Bauer (2003) y Hunt *et al.* (2006) basada únicamente en morfología.

Cabe mencionar que de los 14 caracteres morfológicos analizados solamente seis presentan IC = 1 y que coinciden con los caracteres que nos permitieron definir al género y a las dos especies (uno del tallo: desarrollo de madera en ramas y siete de la flor: color de la flor, forma del ápice del tépalo, color de pericarpelo, escamas en el pericarpelo y antes) los otros ocho caracteres analizados presentan IC > 0.8 indicando que son homoplásticos para el análisis (Tabla 7).

Especies aceptadas

Aporocactus (L.) Lem. L'illustration horticole 7: Misc. 67–68. 1860.

Cactus flagelliformis L. Species Plantarum 1: 467. 1753. **Tipo:** México, habita en América más calurosa, no determinado. **Lectotipo:** (designado por Mottram 2011/ 2:89) *Cactus flagelliformis*, Ehret, Plantae et papiliones rariores depictae aeri incisae a Georgio Dionysio, t. 2, 1748.

Aporocactus flagelliformis (L.) Lem. Lemaire, Ill. Hort. 8 Misc. 35 (1861).

Tallos péndulos, epífitos o rupícolas, verdes, espinas aciculares, raíces adventicias, desintegración de madera temprana; flores diurnas, actinomorfas o zigomorfas, magenta o rojas, estambres exertos, filamentos blanco-amarillos o rosas; lóbulos de estigma blanco-amarillos, magenta o rojo; pericarpelo verde, magenta o rojo, con espinas rígidas y/o setosas, escamas que no cubren el pericarpelo, rojas, verdes o magenta; fruto globoso, verde-amarillento a rojizo, espinas rígidas y/o setosas; semillas pocas, negras, obovadas.

1. *Aporocactus flagelliformis* (L.) Lem. L'illustration horticole 7: Misc. 68. 1860.

Cactus flagelliformis L. Species Plantarum 1: 467. 1753. **Tipo:** México, habita en América más calurosa, no determinado. **Lectotipo:** (designado por Mottram 2011/ 2:89) *Cactus flagelliformis*, Ehret, Plantae et papiliones rariores depictae aeri incisae a Georgio Dionysio, t. 2, 1748. **Epitipo:** (designado por Bauer 2003/ 9:87): México, Parque Nacional de los Mármoles, al norte de la Cuesta Colorada, Hidalgo, LAUTNER L00/ 241 (ZSS, 022701).

Aporocactus flagriformis (Zucc. ex Pfeiff.) Lem. Les Cactées 58. 1868.

Cereus flagriformis Zucc. ex. Pfeiff., Enumeratio Diagnostica Cactearum 111. 1837. **Tipo:** México, San José del Oro. No designado.

Aporocactus leptophis (DC.) Britton & Rose. Contributions from the United States National Herbarium 12(10): 435. 1909.

Cereus leptophis DC. Mémoires du Muséum d'Histo're Naturelle 17: 117. 1828. **Tipo:** No determinado. **Holotipo:** *Cereus leptophis* ex De Candolle 1828 b tXII.

Tallos péndulos, epífitos o rupícolas, flores diurnas, zigomorfas, magenta, estambres exertos, filamentos blanco-amarillos o rosas; estilo blanco-amarillo; lóbulos del estigma blanco-amarillos o rosas; pericarpelo magenta, espinas rígidas y/o setosas, escamas que

no cubren el pericarpelo, magenta; fruto globoso, rojizo, espinas rígidas y/o setosas; semillas pocas, negras, obovadas.

2. *Aporocactus martianus* (Zucc.) Britton & Rose. The Cactaceae 2: 220, f. 299–300. 1920.

Cereus martianus Zucc. Flora 15(2): Beibl. 66. 1832. **Tipo:** México, no determinado. **Neotipo:** (designado por Bauer 2003/Bradleya 9:88): ilustración en Curti's Botanical Magazine 66: t. 3768 (1839). **Localidad del neotipo:** (Bauer 2003/CSI 17), México, Oaxaca, San Juan del Estero, 1500m *Lau 1331* (ZSS 22702).

Aporocactus konzattii Britton y Rose. The Cactaceae; descriptions and illustrations of plants of the cactus family 2: 220, f. 299–300. 1920.

Tipo: The Cactaceae 2: 220, f. 299–300. 1920. (9 sep 1920), Cerro San Felipe, Oaxaca, México. **Isotipo:** *Aporocactus konzatti*, México, Oaxaca, Cerro San Felipe, *C. Konzatti 18*, en 1912 (K 1478). Ejemplares de NY sn # no están referidos como material original.

Tallos péndulos, epífitos o rupícolas, flores diurnas, actinomorfas, rojas, estambres exertos, filamentos blanco-amarillos; estilo blanco-amarillo o rojo; lóbulos del estigma blanco-amarillo; pericarpelo verde o rojo, espinas rígidas y/o setosas; escamas que no cubren el pericarpelo verde o rojas; fruto globoso verde-amarillento, espinas rígidas y/o setosas; semillas pocas, negras, obovadas.

7. Bibliografía

- Almeida O.J.G., Cota-Sánchez J.H., & Paoli A.A.S. (2013). The systematic significance of floral morphology, nectaries, and nectar concentration in epiphytic cacti of tribes Hylocereeae and Rhipsalideae (Cactaceae). *Perspectives in Plant Ecology. Evolution and Systematics* 15: 255–268.
- Anderson, E. F. (2001). *The Cactus family*. Timber Press. Portland.
- Arias, S., Terrazas, T., & Cameron, K.M. (2003). Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereeae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. *Systematic Botany*, 28(3):547–557.
- Arias, S., Terrazas, T., Arreola-Nava, H.J., Vázquez-Sánchez, M., & Cameron, K. M. (2005). Phylogenetic relationships in *Peniocereus* (Cactaceae) inferred from plastid DNA sequence data. *Journal of Plant Research* 118(5):317–328.
- Bárceñas, R.T., Yessonb, C., & Hawkins, J.K. (2011). Molecular systematics of the Cactaceae. *Cladistics* 27:1–20.
- Barthlott, W. & Hunt D.R. (1993). *Cactaceae*. In: Kubitzki, K. (Ed.) The families and genera of vascular plants, Vol. II. Springer, Berlin, pp 161-197.
- Barthlott W. (1991): *Disocactus*. In: Hunt D. & Taylor N. P. (Ed.). Notes on miscellaneous genera of *Cactaceae*. *Bradleya* Pp. 86-88.
- Bauer, R. (2003). A synopsis of the tribe Hylocereeae F. Buxb. *Cactaceae systematics initiative* 17:3-63.
- Borsch, T., & Quandt, D. (2009). Mutational dynamics and phylogenetic utility of noncoding chloroplast DNA. *Plant Systematics Evolution* 282:169-199.
- Bravo-Hollis, H. (1978). *Las Cactáceas de México*. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Britton, N.L. & Rose J.N. (1909). *Contributions from the United States National Herbarium*. Smithsonian Institute, United States National Museum 12(10):435.
- Britton, N.L. & Rose J.N. (1920). *The Cactaceae Descriptions and illustrations of plants of the cactus family*. Vol. 2. Washington: The Carnegie Institution of Washington.
- Butterworth, C.A., Cota-Sanchez, H., & Wallace, R.S. (2002). Molecular Systematics of Tribe Cactaeae (Cactaceae: Cactoideae): A phylogeny based on rpl16 intron sequence variation. *Systematic Botany* 27(2):257–270.

- Butterworth, C.A. (2003). Phylogenetic studies of Tribe Cactaeae (Cactaceae) with special emphasis on the genus *Mammillaria*. (Tesis Doctoral). Graduate College Iowa State University
- Butterworth, C.A. (2006). Resolving “Nyffeler’s Puzzle”—the intriguing taxonomic position of *Blossfeldia*. *Haseltonia* 12:3–10.
- Botanicus.org, abril de 2015 <>
- Calvente, A., Zappi, D.C., Forest, F., & Lohmann, L.G. (2011). Molecular phylogeny of tribe Rhipsalideae (Cactaceae) and taxonomic implications for *Schlumbergera* and *Hattoria*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58:456–468.
- Calvente, A. (2012). A new subgeneric classification of *Rhipsalis* (Cactoideae, Cactaceae). *Systematic Botany* 37(4):983-988.
- Coville, F.V. (1895). The botanical explorations of Thomas Coulter in Mexico and California. *Botanical Gazette* 20(12):519-531.
- Crozier, B.S. (2005). Systematics of Cactaceae Juss.: phylogeny, cpDNA evolution, and classification, with emphasis on the genus *Mammillaria* Haw. (Tesis Doctoral). The University of Texas at Austin.
- Cruz, M.A., Arias, S. & Terrazas, T. (2016). Molecular phylogeny and taxonomy of the genus *Disocactus* (Cactaceae), based on the DNA sequences of six chloroplast markers. *Willdenowia* 46:145-164.
- Curtis, S. (1840). *Curtis Botanical Magazine*, Vol. 13, London, en <http://biodiversitylibrary.org/page/466573#page/179/mode/1up>, consultado el 8 de octubre de 2014.
- Darriba, D., Taboada, G.L., Doallo, R., & Posada, D. (2014). jModelTest 2.0: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9(8):772.
- De Candolle, A.P. (1828). *Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle* 17: 117.
- Demaio, P.H., Barfuss, J.M.H., Kiesling, R., Till, W. & Chiapella, J.O. (2011). Molecular phylogeny of *Gymnocalycium* (Cactaceae): Assessment of alternative infrageneric systems, a new subgenus, and trends in the evolution of the genus. *American Journal of Botany* 98(11):1841–1854.
- Eggl, U., Marchesi, E., Bonifacino, J.M., & Nyffeler, R. (2008). Taxonomy and distribution of epiphytic cacti in Uruguay - notes towards a Checklist of Cactaceae of Uruguay, Part 3. *Haseltonia* 14:141–169.

- Ehret D. (1750). *Plantae Selecta* t. XXX.
- Gibson, A.C. & Nobel, P.S. (1986). *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Gibson, A.C., Spencer, K.C., Bajaj, R., & McLaughlin, J.L. (1986). The ever-changing landscape of Cactus systematics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73(3):532-555.
- Guzmán U., Arias, S. & Dávila P. (2007). *Catálogo de cactáceas mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. Pp 247.
- Hall, T.A. (1999). BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41: 95-98.
- Hernández-Hernández, T., Hernández M.H., De-Nova, J.A., Puente, R., Eguiarte, L.E. & Magallón, S. (2011). Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany* 98(1):44–61.
- Huelsenbeck, J.P. & Ronquist, F. (2001). MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* 17:754-755.
- Hunt, D.R, Taylor, N.P & Charles, G. (2006). *The new cactus lexicon*. Vol. 1. International Cactace Systematics Group, DH Books, Milbourne Port. Pp 373.
- JStore Global Plants <www.jstore.org>
- Korotkova, N., Zabel, L., Quandt, D. & Barthlott, W. (2010). A phylogenetic analysis of *Pfeiffera* and the reinstatement of *Lymanbensonia* as an independently evolved lineage of epiphytic Cactaceae within a new tribe Lymanbensonieae. *Willdenowia* 40:151–172.
- Korotkova, N. (2011). Phylogeny and evolution of the epiphytic Rhipsalideae (Cactaceae). (Tesis Doctoral). Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn.
- Korotkova, N., Borsch, T., Quandt, D., Taylor, N.P., Muller, K.F., & Barthlott, W. (2011). What does it take to resolve relationships and to identify species with molecular markers? An example from the epiphytic *Rhipsalideae* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 98(9):1549–1572.
- Lemaire, C. (1860). *L'illustration horticole* 7: Misc.:67–68.

- Lemaire, C. (1868). *Lés Cactées: histoire, patrie, organes de végétation, inflorescence et culture, etc.* Librairie Agricole de la Maison Rustique. Paris. Pp 35.
- Linneo, C. (1753). *Species Plantarum*. Pp. 1-467.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. (2016). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.10 <<http://mesquiteproject.org>>
- Mottram, R. (2011). The Rat's Tail Cactus. Cactus World. *British Cactus and Succulents Society* 29(2):87-89.
- Mottram, R. (2013). Linnean cactus legacy. *The Cactician* 3:1–83.
- Müller, K. (2004). PRAP - computation of Bremer support for large data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31:780-782
- Nixon, K.C. (1999-2002). WinClada ver. 1.0000 Published by the author, Ithaca, NY, USA.
- Nyffeler, R. (2002). Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. *American Journal of Botany* 89:312-326.
- Nyffeler, R., & Eggli, U. (2010). A farewell to dated ideas and concepts: molecular phylogenetics and a revised suprageneric classification of the family Cactaceae. *Schumannia* 6:109-149.
- Pang, X., Liu, C., Shi, L., Liu, R., Liang D., et al.. (2012) Utility of the trnH-psbA Intergenic Spacer Region and Its Combinations as Plant DNA Barcodes: A MetaAnalysis. *PLoS ONE* 7(11):1-9.
- Pfeiffer, L.O.F (1837). *Enumeratio Diagnostica Cactearum*, 111.
- Pfeiffer, L.O.F. (1839). *Abbildung und Beschreibung blühender Cacteen*, vol. 1 (12):12. Plant illustrations.org, 15 de noviembre de 2014 <<http://plantillustrations.org/species>>
- Rambaut A, Suchard MA, Xie D & Drummond A.J. (2014) Tracer v1.6, Available from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>
- Ritz, C.M., Martins, L., Mecklenburg, R., Goremykin, V., & Hellwing, F.H. (2007). The molecular phylogeny of *Rebutia* (Cactaceae) and its allies demonstrates the influence of Paleogeography on the evolution of south American Mountain cacti. *American Journal of Botany* 94(8):1321–1332.
- Ronquist, F. & Huelsenbeck, J.P. (2003). MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572-1574.

- Sánchez, D., Arias S., & Terrazas, T. (2014). Phylogenetic relationships in *Echinocereus* (Cactaceae, Cactoideae). *Systematic Botany* 39(4):1183–1196
- Sang, T., Crawford, D. & Stuessy, T.F. (1997) Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paeonia* (Paeoniaceae). *American Journal of Botany* 84: 1120–1136.
- Schlumberger, B.O. (2012). *A survey on pollination modes in cacti and a potential key innovation. Evolution of Plant-Pollinator Relationships*, ed S. Patiny. Cambridge University Press. Pp 301-319.
- Schlumberger, B.O., & Renner, S.S. (2012). Molecular phylogenetics of *Echinopsis* (cactaceae): Polyphyly at all levels and convergent evolution of pollination modes and growth forms. *American Journal of Botany* 99(8):1335-1349.
- Shaw, J., Lickey, E.B., Schilling, E.E. & Small, R.L. (2007). Comparison of whole chloroplast genome sequences to choose noncoding regions for phylogenetic studies in angiosperms: the tortoise and the hare III. *American Journal of Botany* 94: 275–288.
- Simmons, M.P. & Ochoterena, H. (2000). Gaps as characters in sequence-based phylogenetic analyses. *Systematic Biology* 49(2):369-81
- Swofford, D.L. (2002). *PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods)*. Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tapia, H.J., Bárcenas-Aguello, M.L., Terrazas, T. & Arias, S., (2016). Phylogeny and circumscription of *Cephalocereus* (Cactacea) base on molecular and morphological evidence. *Plant systematics and evolution* (Sometido).
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G. & Bouvet, J. (1991). Universal primers for amplification of the three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17: 1105–1109.
- Tate, J.A. & Simpson, B.B. (2003). Paraphyly of *Tarasa* (Malvaceae) and diverse origins of the polyploid species. *Systematic Botany* 28:723–737.
- The Linnean Society of London, The Linnean Collections <linnean-online.org>
- Thompson, J.D., Higgins, D.G., y Gibson, T.J. (1994). CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research* 22(22):4673-4680.

- Tripp, E.A. y Manos, P.S. (2008). Is floral specialization an evolutionary dead-end? Pollination system transitions in *Ruellia* (Acanthaceae). *Evolution* 62: 1712-36.
- Tropicos.org Missouri Botanical Garden <<http://www.tropicos.org>>
- Universidad de Zurich, Zurich herbaria <www.herbarien.uzh.ch>
- Vázquez-Sánchez, M., Terrazas, T., y Arias, S. (2012). El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cacteeae (Cactaceae, Cactoideae) *Botanical Sciences* 90(2):97-108.
- Van der Pijl, L. (1961). Ecological aspects of flower evolution. II. Zoophilous flower classes. *Evolution* 15(1):44-59.
- Wallace, R.S. (1995). Molecular systematic study of the Cactaceae: Using chloroplast DNA variation to elucidate Cactus phylogeny. *Bradleya* 13:1-12.
- Wallace, R.S. & Cota J.H. (1995). An intron loss in the chloroplast gene rpoC1 support a monophyletic origin for the subfamily Cactoideae of the Cactaceae. *Current Genetics* 29:275-281.
- Wallace, R.S. & Gibson, A.C. (2002). Evolution and systematics. Chapter 1. In: P. S. Nobel. *Cacti: Biology and Uses*. 1-21
- Zuccarini, J.G. (1832). *Flora* 15(2): Beibl. 66.

8. Anexos

Anexo I

Tabla 8. Matriz de caracteres morfológicos codificados

Especie	F T	CF	S F	FA T	CP	FE	N F	CE	CL E	M T	D M	E P	S P	A
<i>A chiapensis</i>	1	3	0	(13)	1	2	0	0	0	0	2	2	0	2
<i>A oaxacensis</i>	2	3	0	0	3	0	0	0	0	0	2	2	0	2
<i>Aporocactus IR01</i>	2	2	2	0	2	2	0	2	0	0	0	2	0	0
<i>Aporocactus IR020</i>	?	2	?	?	?	?	0	?	?	?	0	2	0	0
<i>Aporocactus IR023</i>	?	2	2	?	2	2	0	0	?	?	0	2	0	0
<i>Aporocactus IR025</i>	?	2	2	?	2	2	0	2	0	0	0	2	0	0
<i>Aporocactus IR027</i>	2	(02)	2	0	(02)	2	0	(23)	(23)	0	0	2	0	0
<i>Aporocactus IR029</i>	2	2	2	0	2	2	1	0	0	0	0	2	0	0
<i>Aporocactus IR031</i>	?	2	?	?	?	?	0	?	?	?	0	2	0	0
<i>Aporocactus IR032</i>	?	2	2	?	2	2	0	?	?	?	0	2	0	0
<i>Aporocactus IR033</i>	?	2	2	?	2	2	0	?	?	?	0	2	0	0
<i>Aporocactus IR02</i>	?	2	?	?	?	?	0	?	?	?	0	2	0	0
<i>Aporocactus IR04</i>	2	2	2	0	2	2	0	2	2	0	0	2	0	0
<i>Aporocactus IR07</i>	?	0	0	?	?	?	1	?	?	0	0	2	0	0
<i>Aporocactus IR010</i>	2	0	0	0	1	(02)	1	0	0	0	0	2	0	0
<i>Aporocactus IR013</i>	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	2	0	0
<i>Aporocactus MAC 1</i>	2	2	2	2	2	(02)	0	2	2	2	0	2	0	0
<i>Aporocactus MAC 1 3</i>	?	0	0	?	?	?	1	?	?	0	0	2	0	0
<i>Aporocactus MAC 2</i>	2	0	0	0	1	(02)	1	0	0	0	0	2	0	0
<i>Aporocactus MAC 9</i>	2	0	0	0	1	(02)	1	0	0	0	0	2	0	0
<i>Aporocactus SA1221</i>	?	2	?	?	?	?	0	?	?	?	0	2	0	0
<i>Aporocactus SA1225</i>	?	2	?	?	?	?	0	?	?	?	0	2	0	0
<i>Aporocactus SA1230</i>	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	2	0	0
<i>Aporocactus SA2207</i>	?	0	0	?	?	?	1	?	?	0	0	2	0	0
<i>A tetragonus</i>	0	3	0	0	1	(02)	0	0	0	0	2	2	0	2
<i>D biformis</i>	0	2	0	0	1	?	1	2	0	0	2	0	0	0
<i>D phyllanthoides</i>	2	1	0	0	1	?	1	0	0	0	2	0	0	0
<i>E chrysocardium</i>	2	3	0	0	1	?	1	0	0	0	2	0	0	2
<i>E phyllanthus</i>	1	3	0	0	1	?	1	2	0	0	2	0	0	2
<i>E thomasianum</i>	2	3	0	2	1	?	1	0	0	2	2	0	0	2
<i>H calcaratus</i>	2	3	0	0	1	?	1	2	0	0	2	0	2	2
<i>H costaricensis</i>	2	3	0	0	1	?	1	0	0	0	2	0	2	2
<i>H guatemalensis</i>	0	3	0	0	1	?	1	0	0	0	2	0	2	2
<i>H monacanthus</i>	2	3	0	0	1	?	1	0	0	0	2	0	2	2
<i>H ocamponis</i>	2	3	0	0	1	?	1	0	0	0	2	0	2	2
<i>H purpusii</i>	2	3	0	0	1	?	1	0	0	0	2	0	2	2
<i>H scuintlensis</i>	2	3	0	0	1	?	1	0	0	0	2	0	2	2
<i>H stenopterus</i>	1	2	0	0	1	?	1	0	0	0	2	0	2	2
<i>P amazonica</i>	1	3	0	3	4	?	1	0	0	0	2	0	0	0
<i>P himantoclada</i>	0	3	0	3	3	?	1	0	0	0	2	0	0	0
<i>S atopilosus</i>	2	3	0	0	1	2	1	0	0	0	2	0	2	2
<i>S chontalensis</i>	1	3	0	0	3	2	1	0	0	0	2	2	0	2
<i>S donkelarii</i>	2	3	0	0	3	2	1	0	0	0	2	0	0	2
<i>S dorschianus</i>	2	3	0	0	1	2	1	?	?	0	2	2	0	2
<i>S grandiflorus</i>	1	3	0	0	1	2	1	0	0	0	2	2	0	2
<i>S hamatus</i>	0	3	0	0	1	2	1	0	0	0	2	2	0	2
<i>S inermis</i>	2	3	0	0	1	0	1	2	0	0	2	2	0	2
<i>H minutiflorus</i>	1	3	0	0	1	?	1	0	0	0	2	0	0	2
<i>S spinulosus</i>	2	3	0	0	1	0	1	0	0	0	2	2	0	2
<i>S testudo</i>	2	3	0	0	1	2	1	0	0	0	2	2	0	2

<i>S vagans</i>	2	3	0	0	1	0	1	0	0	0	2	2	0	2
<i>S wercklei</i>	2	3	0	0	1	0	1	2	0	0	2	2	0	2
<i>W frohningiorum</i>	3	1	0	3	1	0	1	2	0	0	2	0	0	2
<i>W tunilla_subsp_tunilla</i>	3	1	0	1	1	2	1	2	0	0	2	2	0	2
<i>W tunilla_subsp_biolleyi</i>	3	1	0	3	4	2	1	2	0	0	2	2	0	2
<i>W imitans</i>	2	3	0	1	1	(02)	1	0	0	0	2	2	0	2
<i>W glaber</i>	2	3	0	1	1	2	1	0	0	0	2	2	0	2

FT = Forma del tépalo, **CF** = Color de la flor, **SF** = Simetría de la flor, **FAT** = Forma del ápice del tépalo, **CP** = Color del pericarpelo, **FE** = Forma de espinas del pericarpelo, **NF** = No. de series de filamentos, **CE** = Color del estilo, **CLE** = Color de lóbulos del estigma, **MT** = Margen de tépalos, **DM** = Desarrollo de madera en ramas, **EP** = Presencia de espinas en pericarpelo, **SP** = Escamas en el pericarpelo, **A** = Antesis.

Anexo II

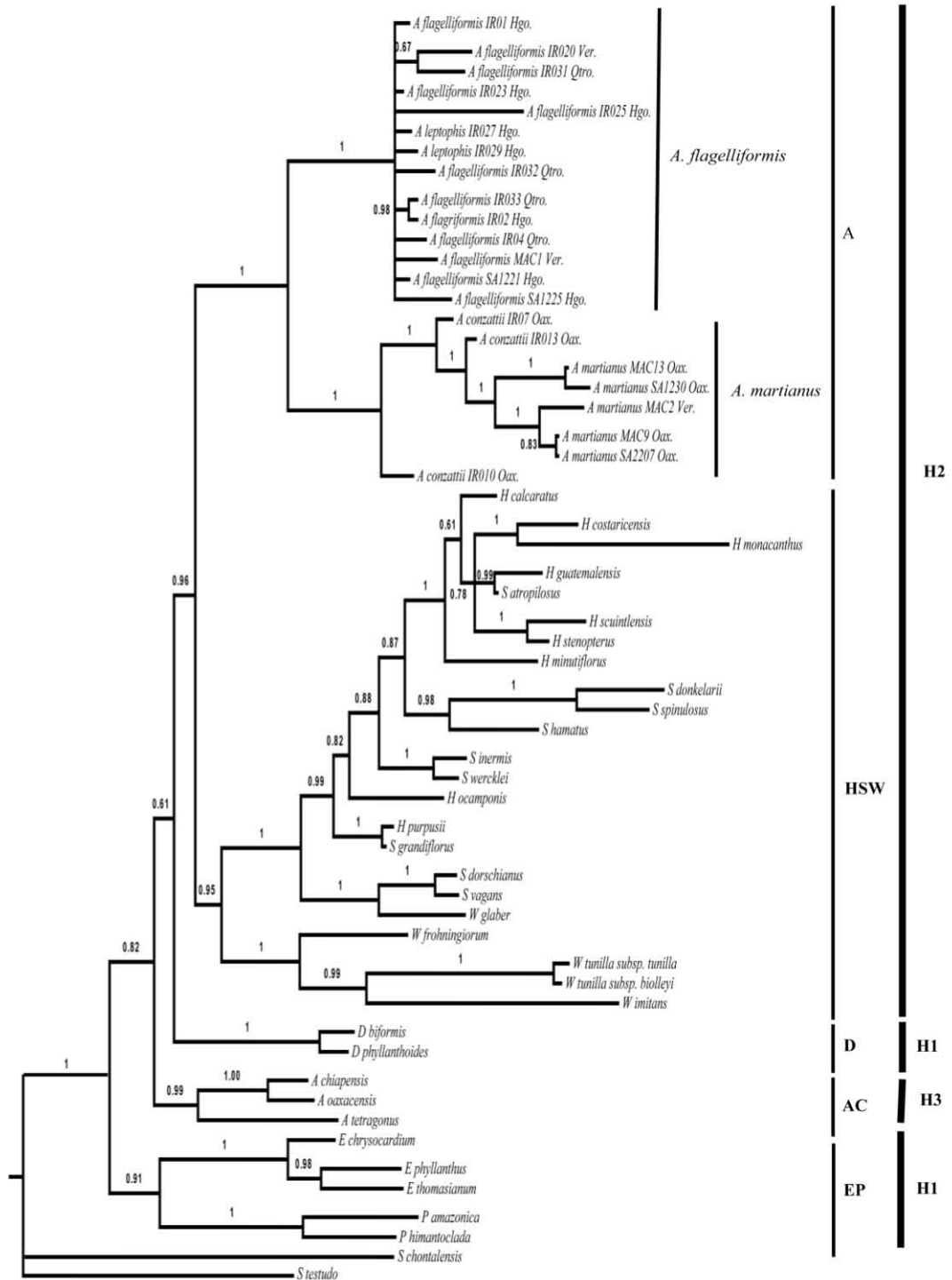


Figura 7. Filograma del árbol de consenso de mayoría (Inferencia Bayesiana) derivado del análisis de un grupo de datos de los marcadores *trnQ-rps16*, *psbA-trnH*, *rpl16* y *trnL-F*. Los valores de probabilidad posterior (PP) se muestran sobre las ramas. A: *Aporocactus*; HSW: *Hylocereus*, *Selenicereus*, *Weberocereus*; D: *Disocactus*; AC: *Acanthocereus*; EP: *Epiphyllum*, *Pseudorhipsalis*.

