



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA

FILOGENIA DEL GÉNERO *Strophocactus* (CACTACEAE)

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARISELA YÁÑEZ MARTÍNEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DR. ÁNGEL SALVADOR ARIAS MONTES
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM
DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

MÉXICO, Cd. Mx. MARZO, 2017



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



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 Experimental y Biomedicina del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 14 de noviembre de 2016, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **YÁNEZ MARTÍNEZ MARISELA** con número de cuenta **98026304** con la tesis titulada "**Filogenia del género *Strophocactus* (Cactaceae)**", realizada bajo la dirección del **DR. ANGEL SALVADOR ARIAS MONTES**:

Presidente: DRA. ALEJANDRA VASCO GUTIÉRREZ
Vocal: DR. DANIEL SÁNCHEZ CARBAJAL
Secretario: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO
Suplente: DRA. ESTELA SANDOVAL ZAPOTITLA
Suplente: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 8 de febrero de 2016.

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



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

AGRADECIMIENTOS

Al posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por las facilidades académicas y administrativas para la realización de mis estudios de maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca de manutención otorgada.

Al programa DGAPA PAPIIT (proyecto IN208315) por el financiamiento para desarrollar el trabajo de campo y de laboratorio necesarios durante esta investigación.

A mi Tutor principal, Dr. Ángel Salvador Arias Montes, por ser un excelente maestro y por todo el apoyo brindado durante mis estudios.

Agradezco a la Dra. Teresa Terrazas, por todo lo aprendido en su laboratorio, por todas sus observaciones y comentarios que me ayudaron a realizar este trabajo, pero sobre todo por su paciencia.

A la Dra. Sonia Vázquez, por acompañarme y guiarme durante este proceso, por todos los conocimientos adquiridos en su laboratorio y en los tutorales, muchas gracias Doctora.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

Dr. Salvador Arias, por ser un gran maestro, compartir sus conocimientos, y acompañarme durante este proceso, sin usted no lo habría logrado. GRACIAS.

A los miembros de mi Jurado, Dra. Alejandra Vasco, Dra. Estela Sandoval y Dr. Daniel Sánchez, por su tiempo al revisar mi trabajo y por sus valiosas observaciones y sugerencias constructivas.

A la M. en C. Berenit Mendoza (Instituto de Biología, UNAM) por su apoyo en la obtención de imágenes de semillas con el microscopio electrónico de barrido.

A Dalia Grego Valencia (FES-Iztacala) por las asesorías en las técnicas de anatomía vegetal y por compartir tus conocimientos.

A los alumnos del laboratorio de Desarrollo en Plantas de la Facultad de Ciencias, UNAM, por su disposición, amabilidad y apoyo en el procesamiento anatómico de las semillas.

A la Dra. Estela Sandoval y al Biol. Daniel Martínez por su ayuda en el procesamiento de imágenes en el laboratorio de Anatomía vegetal del Jardín Botánico, UNAM.

Al Coordinador del Posgrado en Ciencias Biológicas del IB-UNAM, Dr. Martín García Varela, por ser mi profesor y en especial por los consejos que fueron esenciales para terminar mis estudios.

Carlos Alberto Río Zamorano[†], amigo, algún día nos volveremos a ver.

Biól. Paulina Heredia Guzmán (Paus) simplemente por ser tú y acompañarme todos estos años, Gracias por seguir siendo mi presunta.

A mis compañeros Miguel Cruz y Héctor Tapia, por todas las anécdotas que resultaron de las salidas de campo, Daniel Sánchez, Jorge Blanco, Balbina Vázquez, Cristian Cervantes, Daniel Franco y Yolanda Morales por toda su ayuda y apoyo durante y después mi estancia en el laboratorio de cactáceas.

M. en C. David Alejandro Aquino García, te agradezco por tus asesorías en la identificación de cactáceas, por tu disponibilidad de ayudarme siempre y en especial por todo el tiempo compartido, porque contigo aprendí que la amistad puede surgir de quien menos te lo esperas.

A mis hermanos Guillermo, Dr. Miguel Ángel, Leticia y Ricardo por todo su cariño y comprensión, porque siempre están conmigo haciendo mi vida mejor y por darme los regalos más valiosos.

A los agregados culturales Francisco y Katia, por agrandar mi bella familia.

Axel[†], Pamela, Ricardo, Ángel Iván, Sofía, Renata y Eric, simplemente por alegrar mis días de una manera que jamás imagine.

DEDICATORIA

A María del Carmen Martínez Velázquez

Por ser mi ejemplo de fuerza, tenacidad, amor y perseverancia. Eres una Guerrera, quiero ser como tu cuando crezca. Gracias por mantener unida a la Familia. Te AMO

A Ángel Yáñez Romero

Simplemente eres el mejor papá del mundo, muchas gracias por todo lo que has hecho por mí, espero que estés aunque sea la mitad de orgulloso de lo que yo estoy de ti. Te AMO.

A Mi esposo Miguel Ángel Cruz Espíndola

Te agradezco por elegir caminar junto a mí cada día desde hace muchos años, por las infinitas pruebas de amor y paciencia que me brindas y por apoyarme en todas mis locuras, por eso y más TE AMO.

Siempre seguí

la misma dirección,

la difícil

la que usa el Salmón

Andrés Calamaro.

ÍNDICE

RESÚMEN	4
ABSTRACT	5
1. INTRODUCCIÓN.....	6
2. ANTECEDENTES.....	8
2.1 El género <i>Strophocactus</i>	8
2.2 Las especies de <i>Strophocactus</i>	11
2.2.1 <i>Cereus testudo</i>	11
2.2.2 <i>Cereus wittii</i>	11
2.2.3 <i>Nyctocereus chontalensis</i>	12
2.3 Relaciones filogenéticas de <i>Strophocactus</i>	12
3. OBJETIVOS	15
3.1 Objetivo general.....	15
3.2 Objetivos particulares	15
4. MATERIALES Y MÉTODOS	16
4.1 Obtención de muestras.....	16
4.2 Trabajo de campo	16
4.3 Trabajo de laboratorio.....	16
4.3.1 Micromorfología de la semilla	16
4.3.2 Micromorfología interna de las semillas	17
4.3.3 Anatomía del tallo.....	18
4.4 Análisis filogenético	18
4.4.1 Selección de taxones	18
4.4.2 Matriz de datos y procedimiento para el análisis	18
5. RESULTADOS	20
5.1 Descripción de las semillas.....	20

5.2	Anatomía y micromorfología interna de las semillas de <i>Strophocactus</i>	24
5.3	Anatomía del tallo	26
5.4	Caracteres y estados de carácter	26
5.5	Análisis filogenético del género <i>Strophocactus</i>	28
5.6	Distribución de las especies de <i>Strophocactus</i>	34
6.	DISCUSIÓN.....	36
6.1	<i>Strophocactus</i> parafilético	36
6.2	Relevancia de los caracteres estructurales.....	40
7.	CONCLUSIONES.....	41
8.	LITERATURA CITADA	42
9.	APÉNDICE	48
9.1	Apéndice 1. Caracteres morfológicos utilizados en el análisis filogenético	48
9.2	Apéndice 2. Matriz de datos	58
9.3	Apéndice 3. Ejemplares de herbario revisados.....	59

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Ubicación taxonómica del género <i>Strophocactus</i> según varios autores	10
Cuadro 2. Especies utilizadas para el análisis filogenético	19
Cuadro 3. Figura 12. Distribución de las especies de <i>Strophocactus</i>	34

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Semilla de <i>Strophocactus chontalensis</i> observada en el MEB.....	21
Figura 2. Semilla de <i>Strophocactus testudo</i> observada en el MB	22
Figura 3. Semilla de <i>Strophocactus wittii</i> observada en el MEB.....	23
Figura 4. Estructura interna de la semilla de <i>Strophocactus chontalensis</i>	24
Figura 5. Estructura interna de la semilla de <i>Strophocactus testudo</i>	25
Figura 6. Estructura interna de la semilla de <i>Strophocactus wittii</i>	25
Figura 7. Anatomía del tallo de <i>Strophocactus chontalensis</i>	26
Figura 8. Anatomía del tallo de <i>Strophocactus testudo</i>	26
Figura 9. Anatomía del tallo de <i>Strophocactus wittii</i>	27
Figura 10. Árbol de consenso estricto obtenido con el criterio de Máxima Parsimonia	32
Figura 11. Árbol de consenso estricto donde se muestran las sinapomorfías y homoplasias	33
Figura 12. Distribución geográfica del género <i>Strophocactus</i> a partir de registros georreferenciados.....	35
Figura 13. Reconstrucción de estados ancestrales utilizando parsimonia	37
Figura 14. Número de costillas.....	51
Figura 15. Grosor de la testa.....	58

RESÚMEN

Strophocactus fue descrito originalmente como género monotípico con base en *Cereus wittii* K. Schum. Su reconocimiento como género ha cambiado entre los taxónomos debido a que los caracteres morfológicos que lo delimitan no son exclusivos. Históricamente se ha incluido en la tribu Hylocereeae con base en la morfología que exhibe. Las propuestas de clasificación recientes reconocen a *Strophocactus* con tres especies y como parte de la tribu Echinocereae. Esta propuesta de reconocer como género a *Strophocactus* y segregarlo de Hylocereeae se realizó sin una discusión comparativa. En el presente trabajo se realizó un análisis filogenético con datos morfológicos empleando el criterio de Máxima Parsimonia para evaluar la monofilia del género y su relación con las tribus Hylocereeae y Echinocereae. Se generó una matriz con 33 caracteres de raíz, tallo, flor y semillas para las tres especies de *Strophocactus*, un grupo hermano y el grupo externo. Nuestros resultados rechazan la monofilia de *Strophocactus* según las propuestas de clasificación recientes, e indican que se trata de un género parafilético. *Strophocactus wittii* se encuentra relacionada con especies de *Disocactus* y *Epiphyllum*. La forma de crecimiento (epífito), del tallo (filocladio) y la ausencia de espinas en el pericarpelo son los caracteres que apoyan esta relación. *Strophocactus chontalensis* y *S. testudo* se recuperan como especies hermanas, el carácter que sustenta esta hermandad es la presencia de papilas en la epidermis del tallo; además son afines a *Selenicereus*, sin embargo esta hipótesis se apoya en homoplasias. Se propone que *Strophocactus* se mantenga como género monotípico, con *S. wittii*, hasta evaluar otros linajes de Cactaceae sobre todo de diversificación en Sudamérica que pongan a prueba su posible relación. Por otra parte, se sugiere que *S. chontalensis* y *S. testudo* se excluyan, y por ahora se transfieran a *Deamia* por ser el siguiente nombre más antiguo.

Palabras clave: *Deamia*, Echinocereae, filogenia, Hylocereeae, Máxima Parsimonia, morfología.

ABSTRACT

Strophocactus was erected as a monotypic genus based on *Cereus wittii* K. Schum. Its recognition as a genus has changed between taxonomists because the morphological characters that delimit are not exclusive. Historically it has been included in tribe Hylocereeae, based on morphology attributes. In the current classification proposals, it has been suggested that *Strophocactus* contains three species and is included in the tribe Echinocereae. The proposal to recognize *Strophocactus* as a genus and to segregate it from Hylocereeae did not include a comparative discussion. In the present study, a phylogenetic analysis was performed using morphological data and the Maximum Parsimony criterion to evaluate the monophyly of the genus and its relationship with the tribes Hylocereeae and Echinocereae. A matrix with 33 characters of root, stem, flower, and seeds for the three *Strophocactus* species, a sister group and outgroup, was generated. Our results reject the monophyly of *Strophocactus* according to its recent circumscription and show that it is a paraphyletic genus. *Strophocactus wittii* is related to terminals of *Disocactus* and *Epiphyllum*. The growth form (epiphytic), stem (phylloclade) and the absence of spines on the pericarpel are the characters that support this relationship. *Strophocactus chontalensis* and *S. testudo* are recovered as sister species, the character supporting this relationship is the presence of papillae in the epidermis of the stem; these species are also related to *Selenicereus*, however this relationship is supported by homoplasies. Here we proposed that *Strophocactus* should remain as a monotypic genus with *S. wittii*, until other Cactaceae lineages especially those of South America diversification, are evaluated to test their possible relationships. Moreover, we suggested the exclusion of *S. chontalensis* and *S. testudo* from the genus, and their transfer to *Deamia*, which is considered the next oldest name.

Keywords: *Deamia*, Echinocereae, phylogeny, Hylocereeae, Maximum Parsimony, morphology.

1. INTRODUCCIÓN

Existen varias evidencias que apoyan la monofilia de Cactaceae, a nivel molecular la familia presenta una inversión en la región génica del cloroplasto incluyendo los marcadores *atpE*, *atpB* y *rbcL* (Downie y Palmer, 1994). Estudios filogenéticos basados en diferentes loci también permiten reconocer a Cactaceae como monofilética (Nyffeler, 2002; Nyffeler y Eggli, 2010; Bárcenas *et al.*, 2011; Hernández-Hernández *et al.*, 2011). A nivel morfológico también existen atributos únicos para Cactaceae, como presentar ramas cortas que se han modificado en areolas, meristemos apicales que se organizan en cuatro zonas distintas, y ovarios ínferos, es decir, que se encuentran hundidos en el receptáculo, cubierto de brácteas y areolas (Gibson y Nobel, 1986). Las cactáceas son endémicas del continente americano, se distribuyen desde el sur de Canadá (Columbia Británica y Alberta), hasta Argentina, cerca del extremo sur de Sudamérica (Patagonia), además de las Islas Galápagos y las Antillas (Arias, 1993). Los centros de diversidad de las cactáceas son las regiones áridas del Norte y del Sur del continente, en particular la región que comprende el suroeste de los Estados Unidos y México; la región al este de Brasil y la región del suroeste de los Andes en América del Sur (Barthlott y Hunt, 1993). Se estima de forma conservadora que las cactáceas incluyen cerca de 124 géneros y 1800 especies (Hunt *et al.*, 2006).

La familia Cactaceae está dividida en cuatro subfamilias, Maihuenioideae, Pereskioideae, Opuntioideae y Cactoideae. La subfamilia Cactoideae es la más diversa y comprende nueve tribus, dentro de las cuales se encuentra Hylocereeae, que de acuerdo con Buxbaum (1958), incluye especies arbustivas, epífitas y trepadoras. Las especies pertenecientes a la tribu se caracterizan por tener tallos erectos, procumbentes o colgantes, con costillas o alas; raíces aéreas; areolas con numerosas espinas y fieltro; flores laterales de grandes a muy pequeñas, nocturnas blancas o diurnas de colores brillantes y frutos carnosos con espinas o desnudos. Buxbaum (1958) divide a la tribu Hylocereeae en las subtribus Nyctocereinae, Hylocereinae, Epiphyllinae; Disocactinae y Rhipsalinae. Sin embargo, en una propuesta taxonómica más reciente, Hunt *et al.* (2006) refieren

que la tribu comprende los géneros, *Weberocereus*, *Selenicereus*, *Hylocereus*, *Epiphyllum*, *Disocactus* y *Pseudorhipsalis*, con aproximadamente 78 especies. En algunos estudios filogenéticos con un bajo número de representantes, la tribu Hylocereeae se recupera como monofilética. Por ejemplo, Arias *et al.* (2005) en un estudio sobre las relaciones filogenéticas del género *Peniocereus*, basado en dos marcadores moleculares (*rpl16* y *trnL-F*) recuperan un clado que incluye a varias especies de Hylocereeae, dentro de este clado se encuentran varias especies de *Hylocereus*, *Weberocereus* y *Selenicereus* (incluyendo *S. chontalensis*). Posteriormente, Hernández-Hernández *et al.* (2011), utilizando cinco marcadores moleculares (*trnK/matK*, *matK*, *trnL-trnF*, *rpl16* y *ppc*), reportan que las especies incluidas en Hylocereeae forman un grupo monofilético, aunque apoyado débilmente, y el cual es parte de un clado más inclusivo llamado PHB (clado formado por miembros de Echinocereae, Hylocereeae y Browningieae). Por su parte Bárcenas *et al.* (2011), utilizando un solo marcador (*trnK-matK*), encuentran que los representantes de Hylocereeae se resuelven dentro de Echinocereae, sin embargo el muestreo de Hylocereeae es limitado (*Disocactus*, *Selenicereus*, *Hylocereus* y *Pseudorhipsalis*), y solo cuatro terminales se recuperan como un grupo monofilético aunque débilmente apoyado.

El género *Strophocactus* (Britton y Rose, 1913 1920), se ha incluido en la tribu Hylocereeae, considerando que las especies que lo conforman presentan tallos planos como en *Epiphyllum*, con flores grandes, nocturnas, cubiertas por pelos y cerdas como las de *Selenicereus*. Actualmente los estudios filogenéticos solo permiten reconocer la existencia de un grupo monofilético que concuerda con la tribu Hylocereeae de Buxbaum (1958); sin embargo, el género *Strophocactus* no ha sido revisado filogenéticamente. En las actuales propuestas de clasificación, Bauer (2003) y Hunt *et al.* (2006) indican que *Strophocactus* debe formar parte de la tribu Echinocereae. Por tanto, en el presente trabajo se pretende recuperar las relaciones filogenéticas de las especies de *Strophocactus* para evaluar la monofilia del género y su relación con las tribus Hylocereeae y Echinocereae, utilizando un conjunto de caracteres estructurales.

2. ANTECEDENTES

2.1 El género *Strophocactus*.

El género *Strophocactus* fue erigido por Britton y Rose (1913), para una sola especie, *Cereus wittii* K. Schum. (Cuadro 1). Estos autores describieron al nuevo género como epífita, con tallos amplios y planos que trepan sobre árboles, por medio de raíces aéreas que surgen de la nervadura media y flores nocturnas y grandes. El nombre del género proviene del griego *strophe* y se refiere al giro o torcedura de los tallos sobre el árbol en el que crecen. Adicionalmente los mismos autores erigen al género *Deamia* (Britton y Rose 1920) considerando como tipo a *Cereus testudo* Karw. Este género fue propuesto con base en los tallos variables en el grosor (incluso en el mismo individuo), con costillas delgadas y amplias similares a alas, plantas trepadoras que se adhieren a rocas o la corteza de los árboles, por medio de raíces aéreas y flores con tubo receptacular largo y delgado, perianto amplio y tan largo como el tubo receptacular. Los caracteres morfológicos señalados se comparten entre *Strophocactus* y *Deamia*, pero también con *Selenicereus*, por lo que su reconocimiento como género no ha tenido consenso entre los taxónomos.

Buxbaum (1958) reconoce a los géneros *Deamia* y *Strophocactus* así como su inclusión en la tribu Hylocereeae, sin embargo señala los mismos caracteres morfológicos para ambos taxones (forma de crecimiento trepador y presencia de espinas y escamas en el pericarpelo y receptáculo). Además indica que *Strophocactus* puede estar relacionado con *Selenicereus*, *Deamia* y *Cryptocereus*, (éste último actualmente incluido en *Selenicereus*) aunque reconoce que su propuesta es preliminar.

En la monografía sobre cactáceas de México, Bravo-Hollis (1978), reconoce como parte de la tribu Hylocereeae, a *Deamia* como subgénero de *Selenicereus*, por considerar que las flores, frutos y semillas son muy semejantes en ambos taxones.

La diferencia que esta autora reconoce es que el tallo en *Deamia* presenta pocas costillas las cuales son amplias como alas, mientras que en los restantes miembros de *Selenicereus* los tallos son delgados y con numerosas costillas bajas. Por otra parte reconoce al género *Nyctocereus*, que se caracteriza por ser arbusto con tallos decumbentes, y flores grandes y nocturnas. Barthlott y Hunt (1993) mantienen la propuesta de incluir a *Strophocactus* en *Selenicereus* (Cuadro 1). Estos autores argumentan a favor de reconocer un solo género, debido a que comparten tallos largos, flores grandes e infundibuliformes, blancas y nocturnas. También indican que *Selenicereus* (incluyendo *Strophocactus*) es miembro de Hylocereeae, que se distribuye en América tropical. Por otra parte incluyen a *Nyctocereus* en *Peniocereus*, en la tribu Echinocereae.

Recientemente, Bauer (2003) y Hunt *et al.* (2006), reconocen como género a *Strophocactus*, incluyendo a tres especies (Cuadro 1), pero además lo transfieren a la tribu Echinocereae. Sin embargo en sus respectivas síntesis taxonómicas, ambos autores sustentan la propuesta de reconocer como género a *Strophocactus* y segregarlo de Hylocereeae con datos moleculares no publicados y sin una discusión comparativa.

Cuadro 1. Ubicación taxonómica del género *Strophocactus* según varios autores

AUTOR	GÉNERO Y NÚMERO DE ESPECIES	TRIBU
Britton y Rose (1913, 1920)	<i>Strophocactus</i> 1 especie (<i>S. wittii</i>) <i>Deamia</i> 1 especie (<i>D. testudo</i>)	Hylocereeae
Buxbaum (1958)	<i>Strophocactus</i> 1 especie (<i>S. wittii</i>) <i>Deamia</i> 1 especie (<i>D. testudo</i>)	Hylocereeae
Bravo-Hollis (1978)	<i>Selenicereus</i> 14 especies (incluyendo <i>S. testudo</i>) <i>Nyctocereus</i> 4 especies (incluyendo <i>N. chontalensis</i>)	Hylocereeae
Barthlott y Hunt (1993)	<i>Selenicereus</i> 2 especies (<i>S. testudo</i> y <i>S. wittii</i>) <i>Peniocereus</i> 1 especie (<i>P. chontalensis</i>)	Hylocereeae Echinocereeae
Bauer (2003). Hunt <i>et al.</i> (2006)	<i>Strophocactus</i> 3 especies (<i>S. chontalensis</i> , <i>S. testudo</i> y <i>S. wittii</i>)	Echinocereeae

2.2 Las especies de *Strophocactus*.

2.2.1 *Cereus testudo*.

Cereus testudo fue descrito por Karwinski (in Zuccarini, 1837) considerando en su descripción la presencia de costillas delgadas en forma de alas muy amplias, con pelos a lo largo del tubo receptacular. El material original utilizado para describir esta especie fue colectado por el propio Karwinski entre Zoquiapan y Veracruz, México (Hunt *et al.*, 2006). El epíteto específico hace referencia al caparazón de tortuga. De acuerdo con Britton y Rose (1920), esta especie también fue conocida con el nombre de *Cereus pterogonus* Lem., durante mucho tiempo en algunas colecciones europeas debido a que presenta un alto rango de variación en caracteres de tallos y flores. Esta especie se distribuye desde el sur de México hasta Nicaragua (Hunt *et al.*, 2006). La especie fue transferida a *Deamia* por Britton y Rose (1920), y designada como tipo, de acuerdo con los autores la especie tiene tallos muy largos que pueden crecer sobre rocas o sobre la corteza de árboles vivos, con tres alas muy amplias o con varias costillas (3-8) y flores con tubo receptacular delgado y largo. Por su parte Buxbaum (1958) mantiene a la especie en el género *Deamia*, pero para Bravo-Hollis (1978) es parte de *Selenicereus*, subgénero *Deamia*, por compartir algunos caracteres morfológicos como tallos con raíces aéreas, flores blancas, con tubo receptacular largo y fruto cubierto de espinas, pelos y cerdas. Barthlott y Hunt (1993) mantienen a esta especie dentro de *Selenicereus*, por compartir espinas y cerdas en el tallo y la flor, y por presentar un fruto con espinas persistentes. Recientemente, Bauer (2003) transfiere la especie en cuestión a *Strophocactus* sin realizar estudio alguno.

2.2.2. *Cereus wittii*.

Schumann (1900) describió *Cereus wittii*, como una planta epífita, que se adhiere a los troncos de los árboles por medio de sus tallos aplanados (filocladios) y de numerosas raíces aéreas, las ramas son articuladas y en sus bordes se

encuentran areolas con varias espinas, fruto ovoide, amarillo y con espinas, mientras y semillas con forma de capuchón (ampliamente oval). El nombre de la especie se dedicó al colector, Kaufmann Witt, quien la observó cerca de Manaus, Brasil. Al proponer el género *Strophocactus*, Britton y Rose (1913) incluyeron sólo a esta especie. Buxbaum (1958) mantiene a la especie en *Strophocactus*. Posteriormente Barthlott y Hunt (1993) consideran que se trata de un miembro más de *Selenicereus*, por compartir flores relativamente grandes, blancas, con espinas y cerdas en el pericarpelo y tubo receptacular. Bauer (2003) y Hunt *et al.* (2006) excluyen a esta especie del género *Selenicereus* reconociendo así el género *Strophocactus* descrito por Britton y Rose. Esta especie se distribuye en los Igapós (bosques estacionalmente inundados) del Amazonas (Hunt *et al.*, 2006).

2.2.3. *Nyctocereus chontalensis*.

Nyctocereus chontalensis fue descrita por Alexander (1950), como especie trepadora de tallos péndulos o recostados, con costillas aladas, de bordes rojizos; flores blancas de 6-8 cm de longitud; frutos globosos, rojizos, con espinas y semillas color marrón claro. Fue colectada originalmente por Thomas MacDougall, en la región cultural de los chontales, Oaxaca. Bravo-Hollis (1978) mantiene esta especie en *Nyctocereus* y como miembro de la tribu Hylocereeae. Barthlott y Hunt (1993) la transfieren a *Peniocereus*, por los tallos de crecimiento péndulo (no erguido), flores con cerdas o espinas y fruto rojo. Además transfieren a *Peniocereus* a la tribu Echinocereeeae. Bauer (2003) y Hunt *et al.* (2006), consideran que se trata de un taxón más de *Strophocactus*. Esta especie es endémica de México.

2.3 Relaciones filogenéticas de *Strophocactus*.

A partir de evidencia molecular no publicada, Bauer (2003) y Hunt *et al.* (2006) reconocen al género *Strophocactus*, incluyendo las tres especies antes citadas (Cuadro 1). Sin embargo no existen estudios filogenéticos dirigidos

particularmente al género, aunque existen algunos que han explorado preliminarmente las relaciones de algunos géneros de Hylocereeae. Bauer (2003) y Hunt *et al.* (2006) postulan que *Strophocactus chontalensis*, *S. testudo* y *S. wittii*, están más relacionadas con los géneros *Acanthocereus* y/o *Peniocereus*. Wallace citado por Bauer (2003) sugiere que estas tres especies no pertenecen a Hylocereeae, y que *S. chontalensis* es muy similar a *Acanthocereus*. Sin embargo, los estudios filogenéticos sugieren que *Acanthocereus* sí está relacionado con miembros de Hylocereeae (Arias *et al.*, 2005; Hernández-Hernández *et al.*, 2011), lo cual es congruente con la propuesta taxonómica clásica de Buxbaum (1958) quien lo incorporó en Hylocereeae. Por otra parte, *Peniocereus* representa un género parafilético de acuerdo con Arias *et al.* (2005) y Hernández-Hernández *et al.* (2011), ya que el subgénero *Peniocereus* es parte de la subtribu Pachycereinae (tribu Echinocereae), pero el subgénero *Pseudoacanthocereus* está relacionado con *Acanthocereus*, dentro de la tribu Hylocereeae. Bajo este escenario de las diferentes propuestas de clasificación, las relaciones filogenéticas del género *Strophocactus* son inciertas.

La mayoría de los estudios filogenéticos sobre la familia Cactaceae se han realizado con base en datos moleculares (Nyffeler, 2002, Nyffeler y Eggli, 2010; Arias *et al.*, 2003, 2005; Bárcenas *et al.*, 2011; Calvente *et al.*, 2011; Hernández-Hernández *et al.*, 2011). Existen pocos estudios filogenéticos que empleen caracteres morfológicos. Terrazas y Arias (2003), realizaron un estudio filogenético de la subfamilia Cactoideae empleando datos estructurales (anatómicos y morfológicos), encontrando que la subfamilia se recupera como monofilética, apoyando los resultados obtenidos con evidencias moleculares; además mencionan que varios caracteres anatómicos poseen un alto valor informativo a nivel tribal o genérico. Por otro lado, Gómez (2006) utilizó datos morfológicos para el estudio sistemático de *Acanthocereus*, argumentando que el género presenta una gran variabilidad morfológica. Arias y Terrazas (2006) para el género *Pachycereus*, emplearon caracteres morfológicos en su análisis cladístico y encontraron que algunos caracteres presentaron baja o nula homoplasia,

principalmente caracteres de la flor, del fruto y de la semilla. No obstante es importante tener en cuenta que en cactáceas existe un alto grado de diversidad morfológica y algunos caracteres vegetativos son resultado de evolución convergente, lo cual ha sido una de la causa principales de los desacuerdos taxonómicos en la circunscripción de tribus y géneros de la familia (Cota y Wallace, 1996).

Desde la década de 1970 ha habido un incremento considerable en el uso de datos moleculares para realizar análisis filogenéticos, debido a que el número de caracteres para cada taxón es mucho más grande que el obtenido por observaciones morfológicas (Nixon y Ochoterena, 2001). Sin embargo la mayoría de los sistemáticos reconoce que tanto los datos morfológicos como moleculares presentan ventajas distintas (Wiens, 2000), además la información morfológica por escasa que sea puede corroborar los datos moleculares, de manera que el valor de los estudios complementarios y la combinación de tantas fuentes como sea posible, maximiza la resolución filogenética (Hillis, 1987).

En consecuencia, debido a la escasa información sobre caracteres estructurales en las especies que integran el género *Strophocactus*, aunado a la poca información que ha sido utilizada por diferentes taxónomos para señalar agrupamientos taxonómicos distintos, el presente trabajo pretende evaluar caracteres estructurales (morfológicos y anatómicos) con el fin de conocer su contribución en una hipótesis filogenética a desarrollar en *Strophocactus*.

3. OBJETIVOS

3.1 Objetivo general.

Realizar un análisis filogenético para *Strophocactus* utilizando los caracteres morfológicos y anatómicos y postular una hipótesis de relaciones con miembros de las tribus Hylocereeae y Echinocereae.

3.2 Objetivos particulares.

- 1) Estudiar caracteres morfológicos del tallo, flor y semilla, que permita conocer su diversidad.
- 2) Realizar un estudio anatómico del tallo y de la semilla, que contribuya a identificar caracteres y estados de carácter para las especies de *Strophocactus*.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Obtención de muestras.

Se realizó una revisión bibliográfica sobre los géneros *Strophocactus*, *Selenicereus* y *Nyctocereus*, con el propósito de obtener toda la información taxonómica, así como también el reconocimiento de las estructuras morfológicas utilizadas para delimitar los taxones de estos tres géneros. Al mismo tiempo se revisaron ejemplares de herbario, para *Strophocactus chontalensis*, *S. testudo* y *S. wittii*, con el fin de obtener datos de fenología y localidades para cada especie. Los herbarios revisados personalmente fueron: HNT, MEXU, MO y XAL. Además se revisaron en línea de los ejemplares disponibles en los herbarios, CR, ECOSUR, HULE, IBUJAT, INB, KNOX, NY y RB.

4.2 Trabajo de campo.

El trabajo de campo se llevó a cabo con la finalidad de recolectar especímenes de *Strophocactus testudo* y *S. chontalensis*. Se colectaron tallos y frutos para las dos especies. Los tallos son mantenidos en condiciones de invernadero (Jardín Botánico, del Instituto de Biología UNAM), para posteriores estudios.

4.3 Trabajo de laboratorio.

4.3.1 Micromorfología de semillas.

Para la descripción de los caracteres morfológicos de la semilla, éstas se lavaron con Tween en una parrilla giratoria, posteriormente se colocaron en un limpiador ultrasónico con agua destilada hasta retirar la mayor cantidad de mucilago y ceras, se dejaron secar en cajas de petri, se montaron y se cubrieron con oro, posteriormente se analizaron en el microscopio electrónico de barrido (MEB), y se describieron siguiendo la terminología propuesta por Barthlott y Hunt (2000).

4.3.2. Micromorfología interna de las semillas.

Técnica de desgaste.

El protocolo utilizado fue propuesto por Guerrero *et al.* (2006). Se utilizaron 15 semillas por especie. Cada semilla, limpia y seca, se adhirió a un portaobjetos de vidrio en su parte central con cianocrilato (KOLA LOKA®), y se dejó secar por 24 h. Posteriormente se realizó un desgaste sobre la semilla, paralelo al portaobjetos, con lija fina (“de agua”), hasta llegar al plano medio, la superficie desgastada se limpió con un pincel y se observó el eje hipocótilo-radicular y los cotiledones. Se obtuvieron imágenes con un microscopio estereoscópico y una cámara digital E4Z D Leica. El procesamiento de las imágenes se realizó con el software LAS EZ ver. 2.0.0.

Anatomía de semillas.

Las semillas fueron escarificadas manualmente con una lija. Posteriormente se fijaron en formaldehído-ácido acético-etanol (FAA). Se deshidrataron pasando por etanoles graduales (50%, 70%, 85%, 96%, 100% y 100%) durante 1 hora 30 minutos en cada uno. Se colocaron en xilol 30 minutos, después en una mezcla de xilol-paraplast por 24 horas, finalmente se colocaron en Paraplast puro en la estufa entre 55-60°C por tres días. Los cortes se realizaron con micrótopo rotatorio, con un grosor de 8-12 μm . Los cortes se desparafinaron y se tiñeron con safranina-verde rápido en metilcelosolve (López *et al.*, 2005) y se tomaron fotomicrografías con un microscopio óptico con cámara digital incluida.

4.3.3. Anatomía de Tallo.

Para la anatomía de tallo se utilizaron tres individuos por especie de *Strophocactus chontalensis* y *S. testudo*, de diferentes localidades. Para *S. wittii* se tomaron fragmentos de tallo de un ejemplar de herbario. Se tomaron muestras de ramas adultas en la parte media. Los tallos se cortaron en segmentos transversales. Las muestras obtenidas se fijaron en FAA; por una semana. Posteriormente las muestras se ablandaron con etilendiamida por dos semanas; se lavaron y se deshidrataron gradualmente en alcohol terbutílico en un cambiador automático marca Leica. Los tejidos se incluyeron en parafina. Se realizaron cortes con un micrótopo rotatorio, de entre 12-16 μm , se desparafinaron y tiñeron en safranina verde rápido y se montaron en resina sintética de acuerdo a las técnicas convencionales (Johansen, 1940).

4.4. Análisis filogenético.

4.4.1 Selección de taxones.

Además de las tres especies de *Strophocactus* aquí reconocidas, se incluyeron representantes de las tribus Hylocereeae y Echinocereeeae como grupos hermanos para establecer las relaciones filogenéticas del género, dichos taxones son los considerados más estrechamente relacionados según varias propuestas taxonómicas (Britton y Rose, 1913; Buxbaum, 1958; Bravo-Hollis, 1978; Barthlott y Hunt, 1993; Bauer, 2003; Hunt *et al.*, 2006). De la tribu Echinocereeeae se seleccionaron en particular especies de la subtribu Pachycereinae (Cuadro 2). Se utilizó como grupo externo funcional a *Lemaireocereus hollianus*.

4.4.2 Matriz de datos y procedimiento para el análisis.

Se generó una matriz con los datos obtenidos, editada en Mesquite ver 2.6. La matriz consta de 16 terminales con 33 caracteres estructurales de raíz, tallo, flor y semillas.

Se realizó un análisis filogenético empleando el criterio de máxima parsimonia (MP) con el programa PAUP 4.0b10 para Microsoft Windows (Swofford, 2001). Los caracteres tuvieron el mismo peso, se trataron como desordenados. Se llevó a cabo una búsqueda heurística con 100000 réplicas, el algoritmo de intercambio de ramas empleado fue TBR (tree-bisection-reconnection), con adición de secuencias aleatorias, utilizando Acctran. Como grupo externo funcional, para enraizar el árbol se designó a *Lemaireocereus hollianus*. Para el soporte de ramas se emplearon 6000 réplicas de bootstrap (BS) y 6000 réplicas de jackknife (JN) con 50% de los datos eliminados en cada replica.

Cuadro 2. Especies utilizadas para el análisis filogenético.

Taxón

Acanthocereus chiapensis Bravo

Acanthocereus oaxacensis (Britton & Rose) Lodé

Acanthocereus tetragonus (L.) Hummelinck

Disocactus crenatus (Lindl) M. Á. Cruz & S. Arias

Epiphyllum hookeri Haw.

Lemaireocereus hollianus (F. A. C. Weber) Britton & Rose

Nyctocereus serpentinus (Lag. & Rodr.) Britton & Rose

Peniocereus striatus (Brandege) Buxb.

Peniocereus viperinus (F. A. C. Weber) Buxb.

Peniocereus zopilotensis (Meyran) Buxb.

Selenicereus donkelaarii (Salm-Dyck) Britton & Rose

Selenicereus grandiflorus (L.) Britton & Rose

Selenicereus hamatus (Scheidw.) Britton & Rose

Strophocactus chontalensis (Alexander) Ralf Bauer

Strophocactus testudo (Karw. ex Zucc.) Ralf Bauer

Strophocactus wittii (K. Schum.) Britton & Rose

5. RESULTADOS

5.1 Descripción morfológica de las semillas.

Strophocactus chontalensis.

Semilla oval, muy grande de 3.73 ± 0.2 de longitud, 2.11 ± 0.16 mm de diámetro; testa de color pardo claro con tonalidades rojizas hacia la región hilo-micropilar; semi-mate; sin quilla; células gradualmente más pequeñas hacia la región del hilo; en la región lateral alargadas; pared anticlinal recta; sin intersticios; microrrelieve de la pared periclinal externa lisa; región hilo-micropilar de 1.64 ± 0.15 de longitud, basal, superficial, hilo y micrópilo en forma de banda curva (Fig. 1; Yáñez 03, 04, 05, MEXU) .

Strophocactus testudo.

Semilla oval, grande de 2.81 ± 0.15 de longitud, 1.61 ± 0.14 mm de diámetro; testa de color pardo cuando se encuentra fresca y de color negro cuando se deshidrata; lustrosas; sin quilla; células uniformes; en la región lateral alargadas; pared anticlinal curvada; sin intersticios; microrrelieve de la pared periclinal externa verrugoso, región hilo-micropilar de 0.97 ± 0.05 mm de longitud, basal, superficial, hilo y micrópilo en forma oval (Fig. 2; Yáñez 01, 02, MEXU).

Strophocactus wittii.

Semilla oval, muy grande de hasta 4 mm de longitud, 2 mm de diámetro (datos tomados de Barthlott *et al.*, 1997), testa de color pardo-negro, mate; quilla prominente sobre la región dorsal y apical; células gradualmente más pequeñas hacia la región del hilo; en la región lateral isodiamétricas; pared anticlinal recta; intersticios diminutos; microrrelieve de la pared anticlinal estriado; región hilo-micropilar de 1.9 a 2.3 mm de longitud; oblicua, superficial, hilo y micrópilo en forma de banda curva (Fig. 3; datos tomados de Barthlott y Hunt 2000).

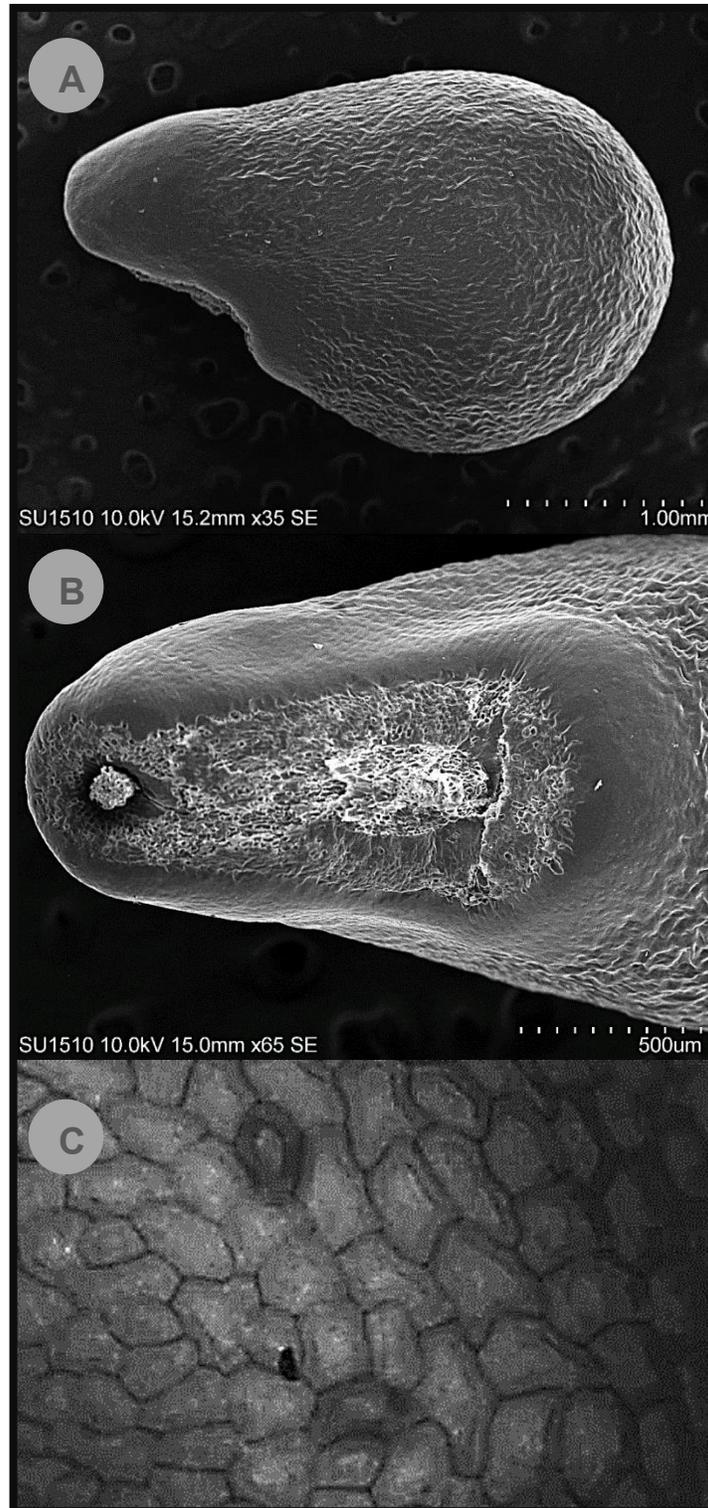


Figura 1. Semilla de *Strophocactus chontalensis* observada en el MEB. A) semilla completa en vista lateral. B) Región hilo-micropilar. C) células de la región lateral.

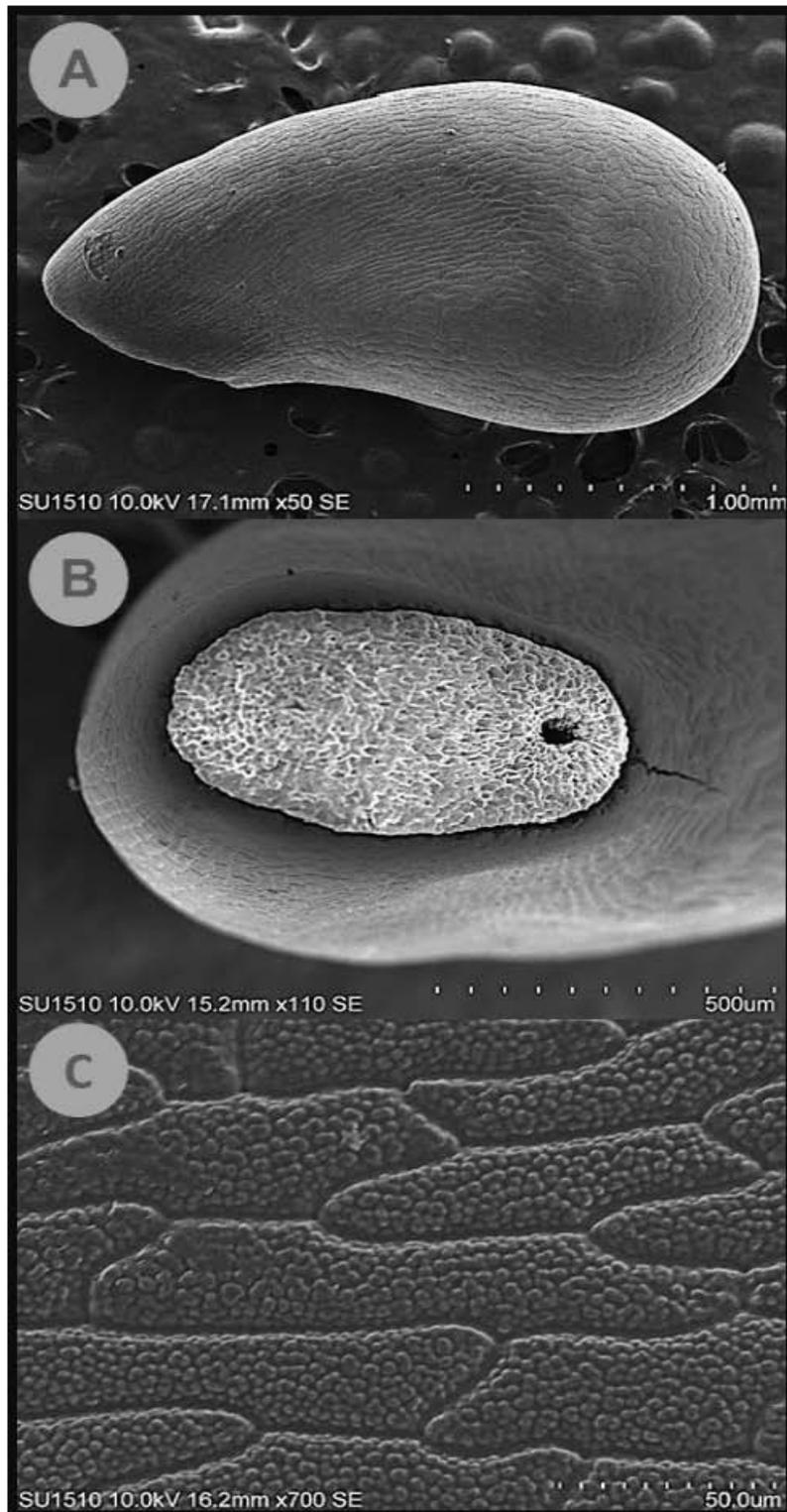


Figura 2. Semilla de *Strophocactus testudo* observada en el MEB. A) semilla completa en vista lateral. B) Región hilo micropilar. C) células de la región lateral.

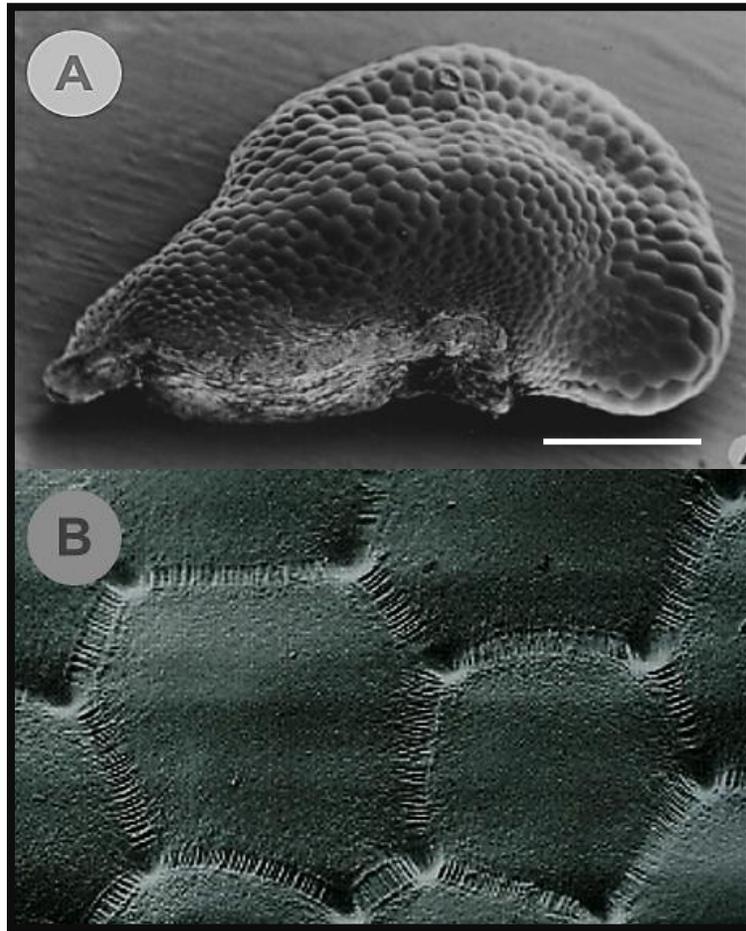


Figura 3. Semilla de *Strophocactus wittii* observada en el MEB. A) semilla completa en vista lateral. Barra = 1 mm B) células de la región lateral (imágenes tomadas de Barthlott y Hunt, 2000).

5.2. Anatomía y micromorfología interna de las semillas de *Strophocactus*.

Strophocactus chontalensis.

Grosor de la cubierta seminal de 0.06 ± 0.01 mm, hipocótilo de 1.70 ± 0.19 mm de longitud y 1 ± 0.14 de diámetro; curvatura del embrión de $18.69 \pm 2.1^\circ$. (Fig. 4; Yáñez 03, 04, 05, MEXU).

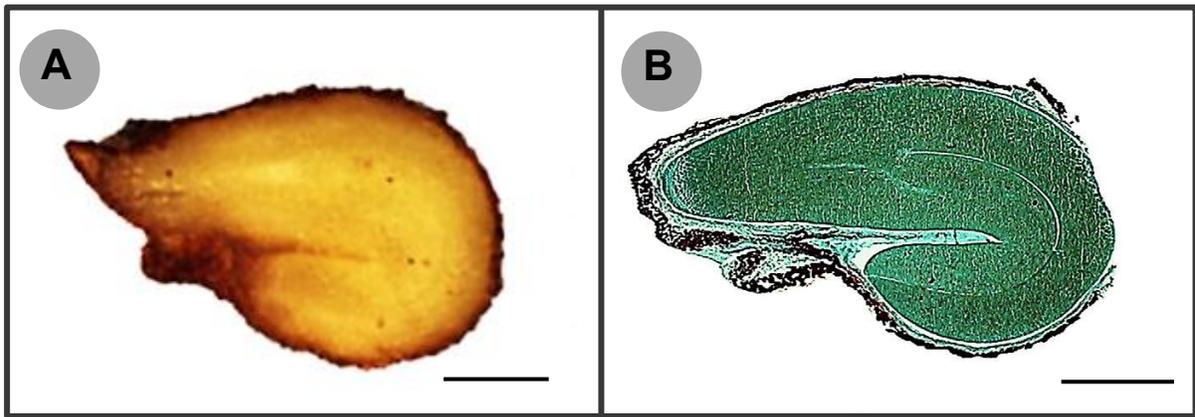


Figura 4. Estructura interna de la semilla de *S. chontalensis*. A) técnica de desgaste. B). anatomía. Barra = 1 mm

Strophocactus testudo.

Grosor de la cubierta seminal de 0.05 ± 0.01 mm, hipocótilo de 2.01 ± 0.13 mm de longitud y 0.62 ± 0.06 de diámetro; curvatura del embrión de $12.25 \pm 1.79^\circ$. (Fig. 5; Yáñez 01, 02, MEXU).

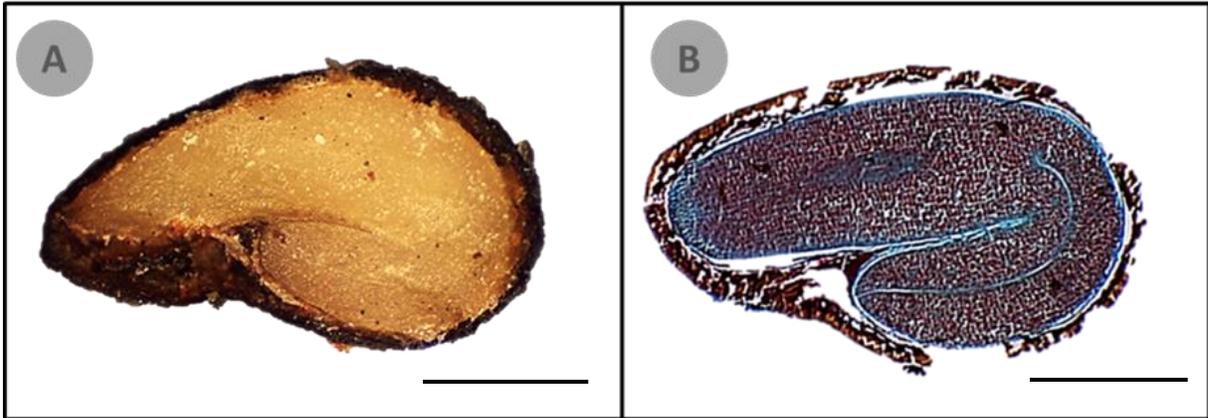


Figura 5. Estructura interna de la semilla de *S. testudo*. A) técnica de desgaste. B). anatomía. Barra = 1 mm

***Strophocactus wittii*.**

La sección longitudinal de esta semilla vista en el MEB muestra en la testa una capa de células muertas y llenas de aire, que le sirven a la semilla para flotar y ser dispersadas por el agua. A diferencia de las especies anteriores el embrión es pequeño (Barthlott *et al.*, 1997).

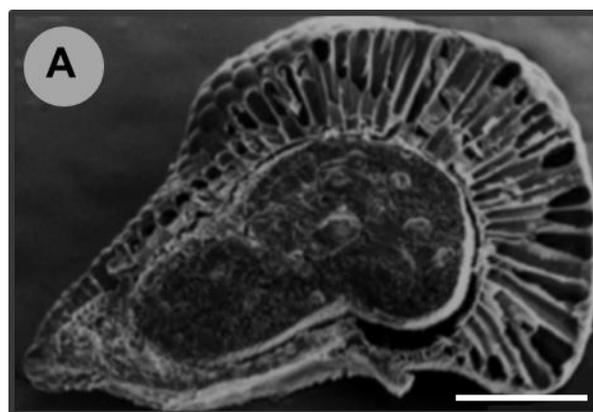


Figura 6. Estructura interna de la semilla de *S. wittii*. A) Células alargadas de la región dorsal, (imágenes tomadas de Barthlott y Hunt (2000) y Barthlott *et al.* 1997). Barra = 1 mm

5.3. Anatomía del tallo.

En *S. chontalensis* se encontró una epidermis monoestratificada con células alargadas en forma de papilas, por debajo de ésta se aprecia una hipodermis colenquimatosa de paredes gruesas que varía de 2-3 estratos de células (Fig. 7). En *S. testudo* las características son similares, con la diferencia de que las células epidérmicas son menos alargadas (Fig.8). Por su parte, *S. wittii* presenta una epidermis lisa con células cuya pared periclinal externa es convexa (Fig. 9).

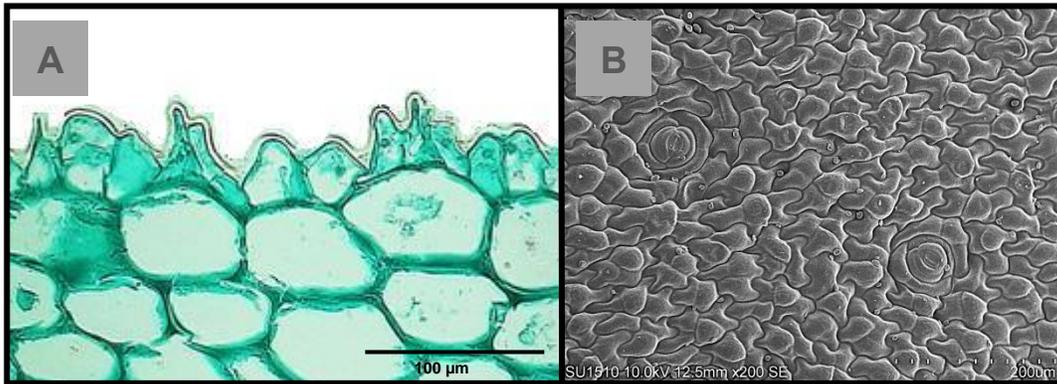


Figura 7. *Strophocactus chontalensis*. A) Sección transversal de tallo, con células epidérmicas elongadas como papilas. B) Vista superficial del tallo con células epidérmicas papilosas observadas en el MEB.

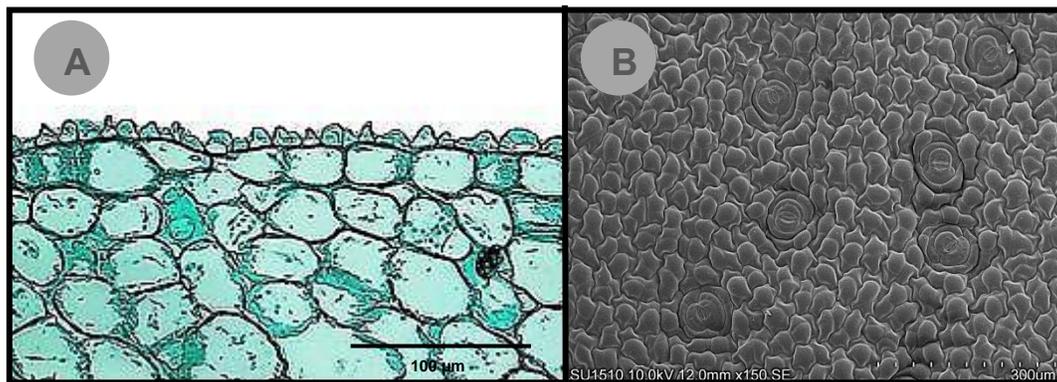


Figura 8. *Strophocactus testudo*. A) Sección transversal de tallo, células epidérmicas elongadas como papilas. B) Vista superficial del tallo con células epidérmicas papilosas observadas en el MEB.

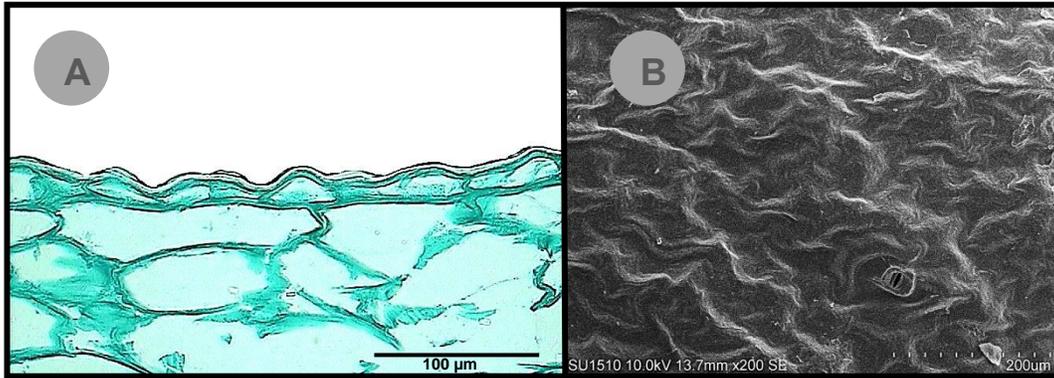


Figura 9. *Strophocactus wittii*. A) Sección transversal de tallo, células epidérmicas con pared periclinal externa convexa. B) Vista superficial del tallo observada en el MEB.

5.4. Caracteres y estados de carácter.

Se generó una matriz de datos en Mesquite ver 2.6 (Maddison y Maddison, 2009) que consta de 16 terminales y de 33 caracteres estructurales que fueron utilizados en el presente análisis filogenético (Apéndices 1 y 2). De ellos 3 fueron cuantitativos y 30 cualitativos. Del total de caracteres 31 fueron morfológicos y 2 anatómicos. Entre los morfológicos sólo nueve fueron vegetativos y 24 reproductivos.

Los caracteres cuantitativos como longitud y diámetro de vasos, longitud de fibras, longitud y diámetro de semilla, longitud de la región hilo-micropilar, longitud del embrión, curvatura del embrión, longitud y diámetro de los cotiledones, longitud y diámetro del hipocótilo, presentan una variación continua, por lo tanto estos caracteres inicialmente evaluados no se incluyeron en el análisis filogenético. El carácter longitud de la flor fue excluido del análisis debido a que no se obtuvo suficiente material que permitiera evaluarlo, sin embargo este carácter podría ser potencialmente informativo. Adicionalmente también se excluyeron del análisis aquellos caracteres que solo se presentaron en una sola terminal (autopomorfías) y que no aportaban información para el análisis. Este fue el caso de la forma del nectario, presencia de cerdas en el pericarpelo y tubo receptacular, y presencia de cámaras de aire en la semilla.

5.5 Análisis filogenético del género *Strophocactus*

Empleando el criterio de máxima parsimonia, se obtuvieron tres árboles igualmente parsimoniosos con una longitud (L) de 81 pasos, mostrando un índice de consistencia (CI) de 0.51 y un índice de retención (RI) de 0.66 (Fig. 10). El árbol de consenso estricto muestra la definición de dos clados principales (A y B). El clado A (Figs. 10 y 11) tiene un soporte moderado (BS 81 % / JN 80 %), definido por dos sinapomorfías: presencia de raíces adventicias (carácter 3 / estado 1) y posición oval de la región hilo-micropilar (30 / 0); además de cinco

homoplasias: raíz fibrosa (4 / 1); forma acuminada de los ápices externos (11 / 0); forma oval de la semilla (22 / 0); antesis nocturna (8 / 0) y segmentos internos blancos (12 / 0). Por lo tanto incluye a las especies trepadoras o epífitas incorporadas al análisis e incluidas en los géneros *Strophocactus*, *Selenicereus*, *Disocactus* y *Epiphyllum*. Las tres especies de *Strophocactus* se resuelven en este clado sin formar un grupo monofilético. *Strophocactus* es parafilético debido a que *S. wittii* se agrupa en el subclado A2 que incluye a *Disocactus crenatus* y *Epiphyllum hookeri*, con un soporte moderado (BS 82% / JN 79%). Cuatro sinapomorfías apoyan este subclado: forma de crecimiento epífita (1 / 2); tallo con costillas (2 / 1); presencia de dos costillas (7 / 0) y ausencia de espinas en las areolas del pericarpelo (14 / 0) y por nueve homoplasias: crecimiento del tallo determinado (6 / 0); color marrón-amarillo de las cerdas del tallo (15 / 0); sin espinas en las areolas del tubo receptacular (16 / 0); fruto de color rojo (18 / 1); forma isodiamétrica de las células de la semilla (25 / 0); curvatura de la pared anticlinal recta (26 / 0); presencia de intersticios en la semilla (27 / 1); grosor de la testa de la semilla menor a 0.2 mm (32 / 0) y epidermis del tallo lisa (33 / 0) A su vez *D. crenatus* y *E. hookeri* se recuperan como especies hermanas (BS 68% / JN 55%) con una sinapomorfía, ausencia de espinas en el fruto (19 / 0) y seis homoplasias: ausencia de ramas adheridas (5 / 0), tubo receptacular más largo que el perianto (9 / 1), fruto ovoide (17 / 2), persistencia de restos del perianto (21 / 1), tamaño uniforme de la célula de la testa de la semilla (24 / 0) y microrrelieve verrugoso de las paredes periclinales de la testa de la semilla (28 / 2).

Por otra parte, *Strophocactus chontalensis* y *S. testudo*, se recuperan como especies hermanas (BS 75% / JN 61%); la única sinapomorfía que apoya esta hermandad es la epidermis papilosa del tallo (33 / 1), además de cinco homoplasias: crecimiento determinado (6 / 0), tubo receptacular más largo que el perianto (9 / 1), color de las cerdas del tallo marrón amarillo (15 / 0), forma del fruto globoso (17 / 0) y semilla sin intersticios (27 / 0). *Strophocactus chontalensis* y *S. testudo* son hermanas de *Selenicereus hamatus*, apoyado con dos homoplasias: presencia de tres a seis costillas (7 / 1) y grosor de la testa menor a 0.2 mm (32 / 0). A su vez estas tres especies son hermanas de *S. grandiflorus* y *S.*

donkelaarii y que en conjunto forman el subclado A1, pero sin soporte. Este subclado se apoya en una sinapomorfía: forma de crecimiento trepadora (1 / 1) y ocho homoplasias: tallo con costillas (2 / 0); espinas en areolas del pericarpelo (14 / 1); espinas en las areolas del tubo receptacular (16 / 1); espinas en el fruto (19 / 1); cerdas en las areolas del fruto (20 / 1); restos del perianto en el fruto (21 / 1); sin quilla (23 / 0) y forma de la célula de la semilla alargada (25 / 1).

El clado B (Figs. 10 y 11) lo integran siete terminales pertenecientes a *Acanthocereus*, *Nyctocereus* y *Peniocereus*, con un soporte bajo (BS 54 % / JN 57 %). Este clado está apoyado por una sinapomorfía: raíz tuberosa (4 / 0) y trece homoplasias: crecimiento ascendente (1 / 0); tallo con costillas (2 / 0); sin raíces adventicias (3 / 0); ausencia de ramas adheridas (5 / 0); relación del perianto-tubo receptacular (9 / 0); tubo receptacular tubular (10 / 0); sin espinas en areolas del pericarpelo (14 / 0); ausencia de espinas en el tubo receptacular (16 / 0); fruto de color verde (18 / 0); sin espinas en el fruto (19 / 0); tamaño uniforme de las células de la semilla (24 / 0); curvatura de la pared anticlinal de la semilla recta (26 / 0) y forma oval de la región hilo-micropilar (31 / 0). Al interior de clado B se forman tres subclados. El subclado B1 lo forman *Nyctocereus serpentinus* y *Acanthocereus oaxacensis*, cuya hermandad se apoya en 16 homoplasias: crecimiento indeterminado del tallo (6 / 1); tallo con 7-14 costillas (7 / 2); antesis nocturna (8 / 0); ápices externos agudos (11 / 1); segmentos internos blancos (12 / 0); segmentos internos agudos (13 / 1); fruto piriforme (17 / 1); cerdas en areolas del fruto (20 / 1); sin quilla (23 / 0); forma de la célula de la semilla isodiamétrica (25 / 0); presencia de intersticios en la semilla (27 / 1); microrrelieve de la pared periclinal externa verrugoso (28 / 2); orientación de la región hilo-micropilar oblicua (29 / 1); posición de la región hilo-micropilar impresa (30 / 1); grosor de la testa mayor a 0.2 mm (32 / 1) y epidermis del tallo lisa (33 / 0). El subclado B2 está formado por *Acanthocereus tetragonus* y *A. chiapensis* con soporte entre moderado y bajo (BS 60 % / JN 81%) y por once homoplasias: crecimiento determinado del tallo (6 / 0); antesis nocturna (8 / 0); segmentos internos blancos (12 / 0); cerdas del tallo de color marrón-amarillo (15 / 0); fruto globoso (17 / 0); semilla ampliamente oval (22 / 1); forma de la célula de la semilla isodiamétrica

(25 / 0); microrrelieve estriado de la pared periclinal externa (28 / 1); región hilo-micropilar impresa (30 / 1); grosor de la testa menor a 0.2 mm (32 / 0) y epidermis del tallo lisa (33 / 0). Mientras tanto el subclado B3 lo forman *Peniocereus striatus*, *P. zopilotensis* y *P. viperinus*, apoyado por una sinapomorfía, posición de la región hilo-micropilar (30 / 2) y por siete homoplasias, crecimiento determinado del tallo (6 / 1); tallo con 7-14 costillas (7 / 2); cerdas del tallo color pardo oscuro (15 / 1); fruto piriforme (17 / 1); intersticios en la superficie de la semilla (27 / 1); microrrelieve verrugoso de la pared periclinal externa (28 / 2) y orientación de la región hilo-micropilar oblicua (29 / 1). La relación encontrada entre los subclados B2 y B3 se apoya solo en tres homoplasias, cerdas en la areolas del fruto (20 / 0) restos del perianto en el fruto (21 / 1) y quilla (23 / 1).

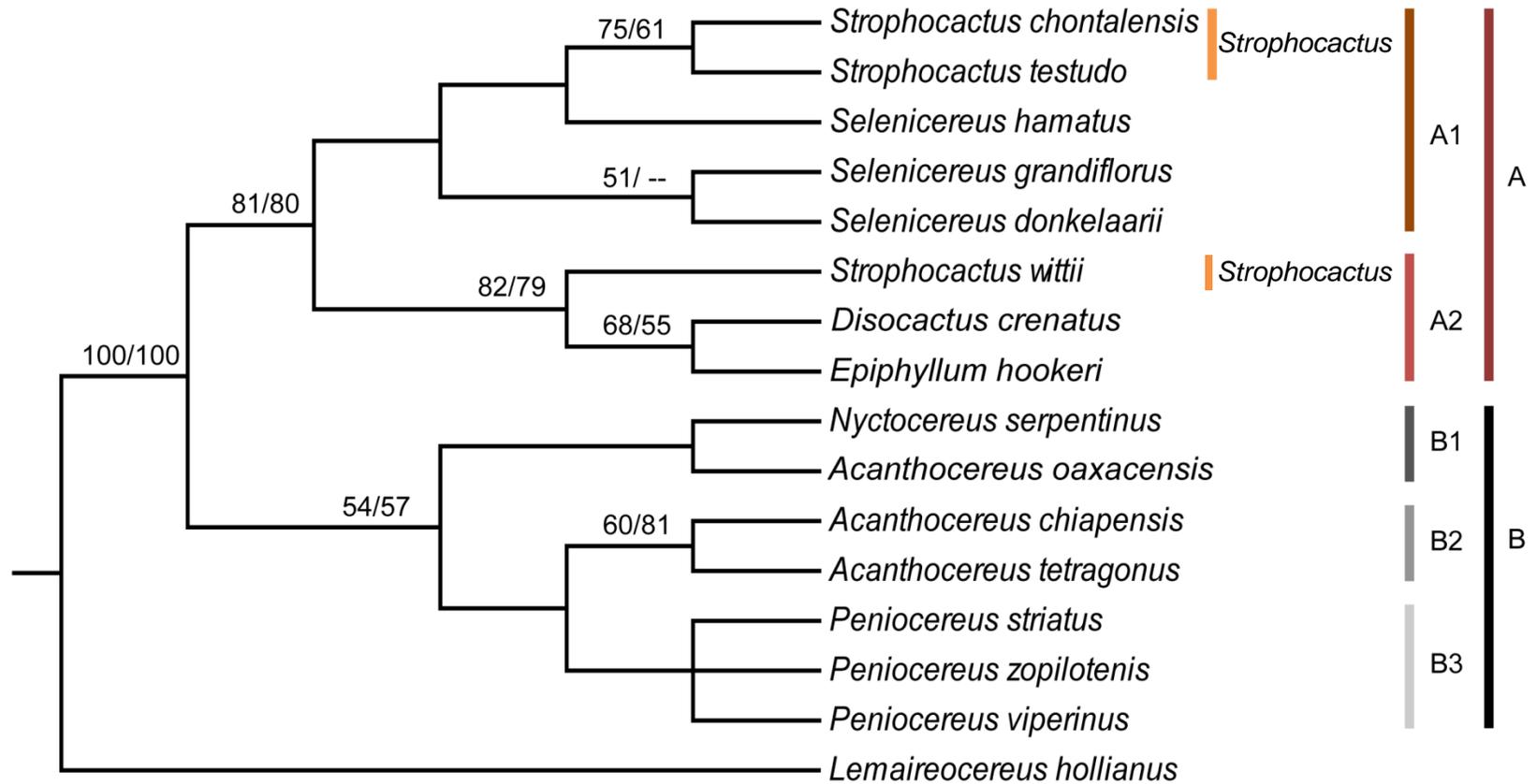


Figura 10. Árbol de consenso estricto obtenido con el criterio de Máxima Parsimonia, los números sobre las ramas indican los valores de soporte de bootstrap (BS) / jackknife (JN). Las barras y los acrónimos indican los grupos principales.

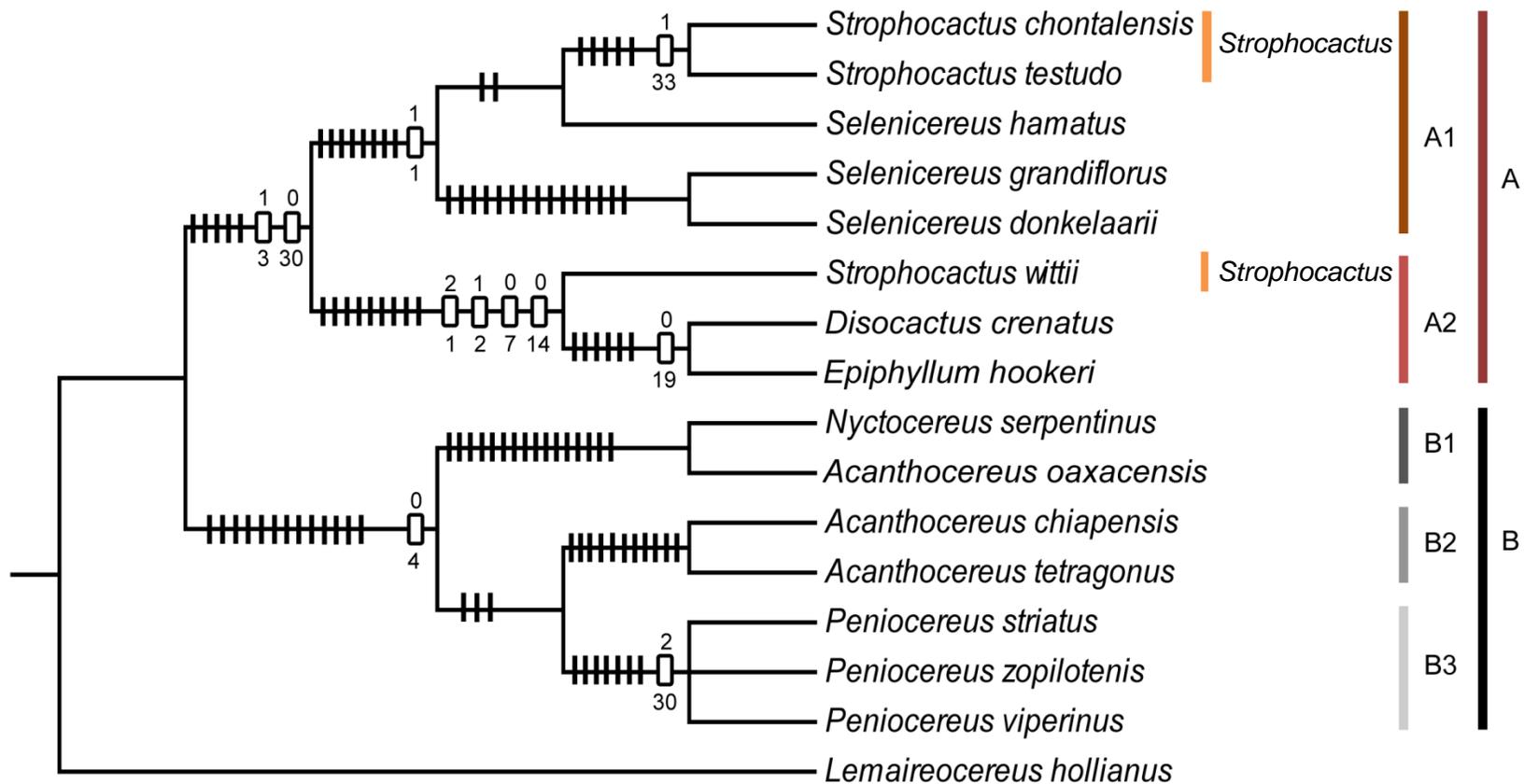


Fig. 11. Árbol de consenso estricto donde se muestran las sinapomorfías y homoplasias. Recuadros vacíos indican las sinapomorfías, el número inferior indica el carácter y el superior el estado de carácter. Las líneas representan las homoplasias.

5.6 Distribución de las especies de *Strophocactus*.

A partir del trabajo de campo y revisión de herbarios, se construyó una base de datos con un total de 116 registros, de los cuales 88 corresponden a *S. testudo*, 10 a *S. chontalensis* y 18 a *S. wittii* (Apéndice 3). *Strophocactus chontalensis* se encuentra en lomeríos rocosos, ya sean expuestos o sombreados, la floración ocurre en enero, aunque en condiciones de invernadero la floración se puede presentar en julio (Cuadro 3). Por su parte, *S. testudo* se distribuye desde México (Veracruz, Oaxaca, Tabasco, Quintana Roo y Chiapas) hasta Costa Rica, la fructificación ocurre de agosto a noviembre. Destaca la distribución disjunta de *Strophocactus wittii*, por encontrarse en la provincia biogeográfica Amazónica (Fig. 12), mientras que *S. chontalensis* y *S. testudo* se encuentran en las provincias de la Sierra Madre del Sur, Costa Pacífica Mexicana, Golfo de México y Península de Yucatán (Morrone, 2005)

Cuadro 3. Distribución de las especies de *Strophocactus*.

ESPECIE	DISTRIBUCIÓN	VEGETACIÓN	ALTITUD (msnm)	FLORACIÓN
<i>S. chontalensis</i>	Oaxaca y Chiapas	Bosque de <i>Pinus-Quercus</i>	750-1600	Enero
<i>S. testudo</i>	México, Guatemala, Honduras, El Salvador, Nicaragua y Costa Rica	Regiones tropicales y subtropicales húmedas	0-1400	Mayo-Julio
<i>S. wittii</i>	Amazonas: Colombia, Venezuela, Perú y Brasil	Igapós (selvas estacionalmente inundables)	100-250	Mayo

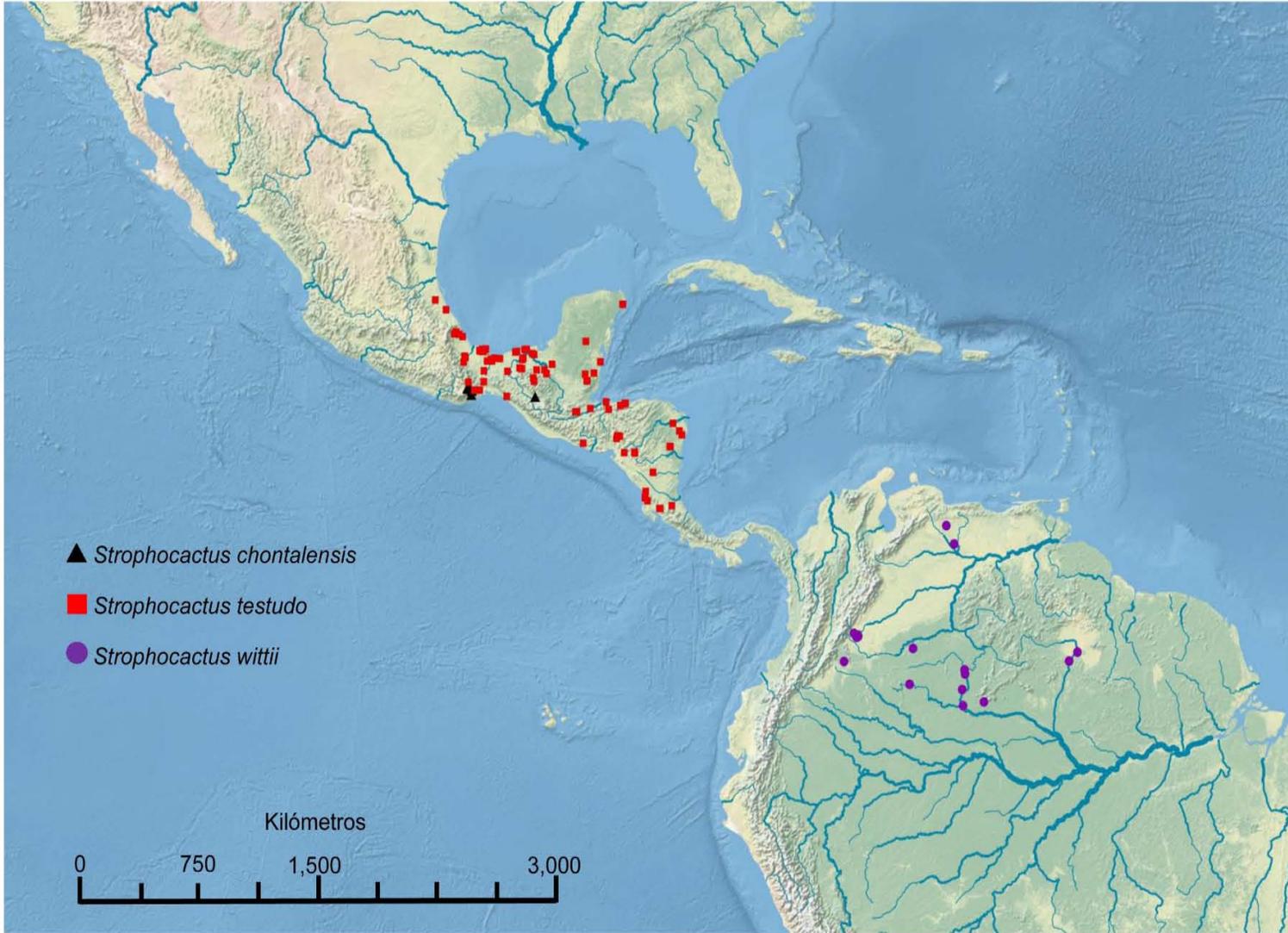


Figura. 12. Distribución geográfica del género *Strophocactus* a partir de registros georreferenciados.

6. DISCUSIÓN

6.1 *Strophocactus* parafilético

El presente análisis filogenético realizado con 33 caracteres estructurales rechaza la hipótesis de la monofilia de *Strophocactus* sensu Bauer (2003) y Hunt *et al.* (2006). Los resultados indican que se trata de un género parafilético debido a que *S. wittii* se encuentra relacionada con terminales de *Disocactus* y *Epiphyllum*, mientras que *S. chontalensis* y *S. testudo* son el grupo hermano de la tres terminales de *Selenicereus* incorporadas al análisis.

Bauer (2003) y Hunt *et al.* (2006) señalan como caracteres de *Strophocactus* la forma de crecimiento epilítico o epífita, las raíces adventicias, los tallos en forma de filocladio, con flores blancas y nocturnas, espinas y cerdas en el tallo y la flor, así como el fruto globoso. Estos caracteres fueron evaluados en el presente análisis y se encontró que con excepción de la presencia de raíces adventicias (3 / 0), los restantes aparecieron de forma independiente entre los subclados A1, A2, B1, B2 y B3 (Fig. 13). En particular los subclados A1 y A2 comparten dos caracteres (forma de la raíz y forma de los ápices de los segmentos externos de la flor) de los antes citados que se revelaron como homoplásicos. Por lo tanto estos caracteres no permiten formular ninguna hipótesis de relación entre las tres especies de *Strophocactus*. El análisis pone en evidencia que las raíces adventicias son la sinapomorfía del clado A, el cual incluye a un subconjunto de la tribu Hylocereeae donde la condición de ser trepadora o epífita es común. Sin bien la evolución al epifitismo se considera una novedad en Cactaceae, los análisis filogenéticos más inclusivos realizados (Korotkova *et al.* 2010; Hernández-Hernández *et al.* 2011) revelan que esa condición surgió al menos tres veces en los linajes que comprenden las tribus Hylocereeae, Echinocereae (diversificadas en México y Centroamérica) y Rhipsalideae (diversificada en Sudamérica).

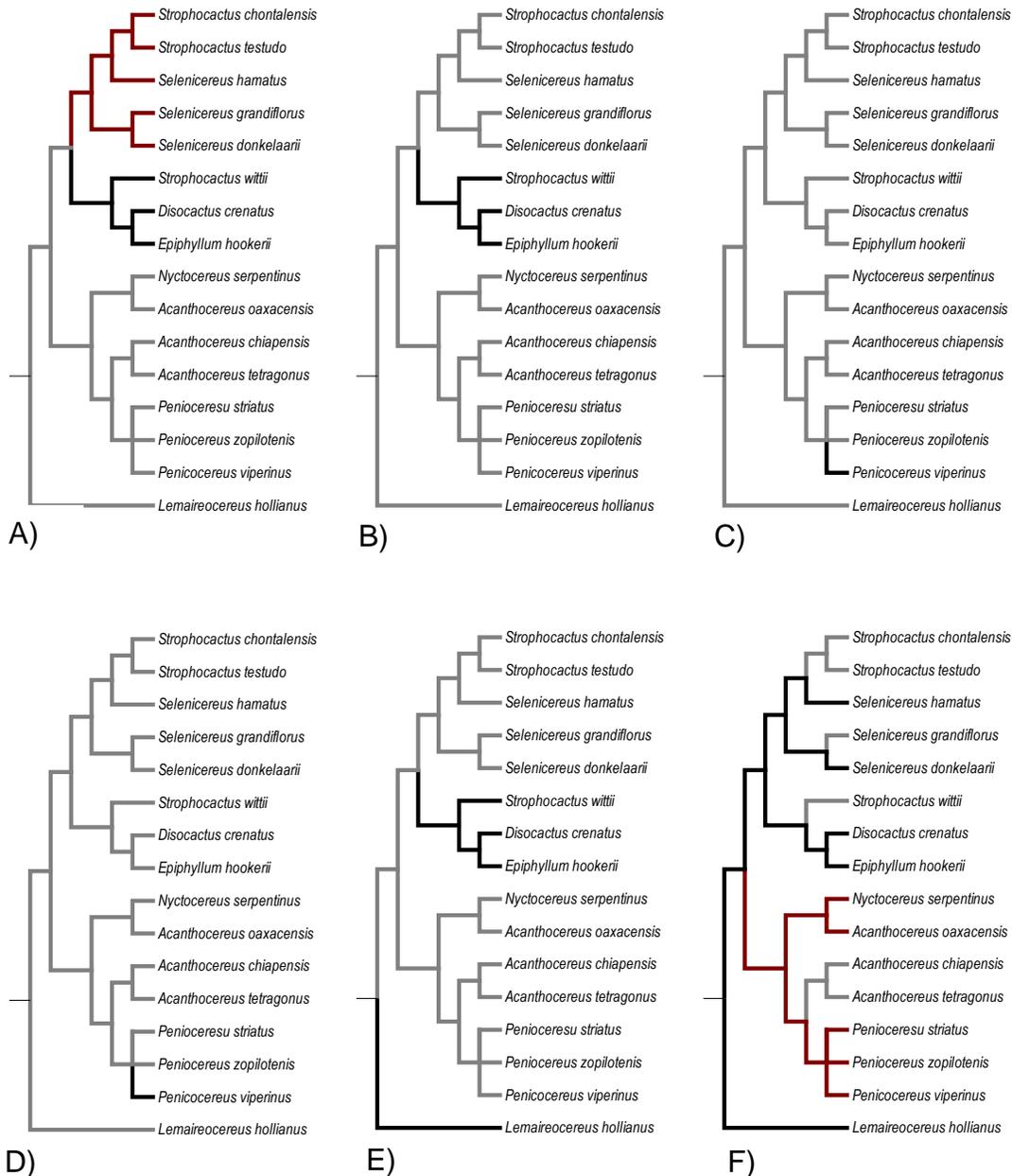


Fig. 13. Reconstrucción ancestral de estados de carácter utilizando parsimonia. A) Forma de crecimiento (negro = epifito, rojo = trepador, gris = ascendente) B) Forma del tallo (negro = filocladio, gris = costillas) C) Antesis (negro = diurno, gris = nocturno) D) Color de los segmentos internos (negro= rojo, gris = blanco) E) Espinas en el tubo receptacular (negro = ausentes, gris = presentes) y F) Forma del fruto (gris= globoso, negro = ovoide, rojo = piriforme).

El presente análisis filogenético postula la hipótesis que las raíces adventicias aparecieron una sola vez para el grupo de especies analizadas (clado A) y que incluyen a miembros de Hylocereeae.

Strophocactus wittii tiene siete caracteres que no comparte con *S. chontalensis* y *S. testudo*. Incluyendo el crecimiento epífito (1 / 2); la forma del tallo en filocladio (2 / 1); la relación del tubo receptacular dos veces más grande que la longitud del perianto (9 / 2); la ausencia de espinas en las areolas del pericarpelo (14 / 0); presencia de quilla en la semilla (23 / 1); forma isodiamétrica de la célula en la semilla (25 / 0); y el microrrelieve liso de la pared periclinal externa de la semilla (28 / 1). De los caracteres evaluados se encontró que el crecimiento epífito (1 / 2); forma del tallo en filocladio (2 / 1); dos costillas (7 / 0) y ausencia de espinas en areolas del pericarpelo (14 / 0) se revelan como sinapomorfías que sustentan la relación de *S. wittii* con *Disocactus crenatus* y *Epiphyllum hookeri* (Fig. 11). Como complemento a la interpretación filogenética sobre *S. wittii* que ofrecen los caracteres estructurales evaluados, su distribución geográfica disyunta permite considerar otra hipótesis, que es su posible relación con especies de Sudamérica no evaluadas en esta tesis.

Strophocactus chontalensis y *S. testudo* se revelan como especies hermanas por la presencia de una sinapomorfía, papilas en la epidermis del tallo (33 / 1; Figs. 7 y 8). Este carácter fue reportado por Kimnach (1991) como comunicación personal con A. C. Gibson, quien propuso una posible relación por compartir la epidermis papilosa y carecer de cristales. El presente análisis corrobora ese reporte, pero también muestra que ambas especies se relacionan con *Selenicereus hamatus*, *S. donkelaarii* y *S. grandiflorus*. Sin embargo al encontrar que esta hipótesis de relación se sustenta sólo en homoplasias y con soporte de BS y JN menor a 50 % (Figs. 10 y 11), deberá considerarse como preliminar la retención de estas especies en el género *Selenicereus*. Además de los caracteres evaluados, la distribución geográfica es muy cercana entre *Strophocactus chontalensis* y *S. testudo*. Aunque no cohabitan, pues las preferencias ecológicas son diferentes

(ver sección 5.6), ambas confluyen en la provincia Costa Pacífica Mexicana (Morrone, 2005).

El análisis filogenético permite reconocer que el tipo de raíz tuberosa (4 / 0) es una sinapomorfía de los géneros *Acanthocereus*, *Nyctocereus* y *Peniocereus*, esta relación esta además soportada por 13 homoplasias. La hermandad de *Acanthocereus tetragonus* y *A. chiapensis*, está apoyada por ocho homoplasias, por lo que este resultado es congruente con la propuesta de Gómez (2006) sobre su relación. Por otra parte la relación encontrada entre *Nyctocereus serpentinus* y *Acanthocereus oaxacensis* se apoya solo en homoplasias. Este resultado no apoya lo señalado por Arias *et al.* (2005) quienes postulan que la primera especie está relacionada con Hylocereeae y la segunda especie con Echinocereeeae.

Peniocereus striatus, *P. zopilotensis* y *P. viperinus* forman un clado soportado por una sinapomorfía, región hilo-micropilar profundamente impresa (30/2). Dichos resultados concuerdan con los encontrados por Arias *et al.* (2005) basados en evidencias moleculares y por Gómez (2006) y Loza-Cornejo y Terrazas (2003), donde encontraron que estas especies presentan papilas en la epidermis del tallo.

Con base en los resultados del presente análisis se propone que *Strophocactus* se mantenga como género monotípico, formado por *S. wittii*, hasta evaluar otros linajes de cactáceas sobre todo de diversificación en Sudamérica, que pongan a prueba su posible relación. Por otra parte, se propone que *S. chontalensis* y *S. testudo* se excluyan de *Strophocactus* y por ahora se transfieran a *Deamia* por ser el siguiente nombre más antiguo. La hipótesis que aquí se obtuvo podría evaluarse nuevamente cuando se incorpore un muestreo más amplio de especies de Hylocereeae y Echinocereeeae.

6.2 Relevancia de los caracteres estructurales.

En los años recientes los estudios filogenéticos se están apoyando con mayor énfasis en caracteres moleculares (Lee y Palci, 2015). Esta misma tendencia se presenta en Cactaceae, ya que de los 13 artículos filogenéticos consultados, solo cuatro utilizaron caracteres estructurales (morfológicos y/o anatómicos). Esta tesis permite evaluar y reflexionar sobre la utilidad filogenética de este tipo de datos. Se ha argumentado que el empleo de caracteres estructurales en análisis filogenéticos para Cactaceae es inadecuado por tratarse en su mayoría de datos continuos y homoplásicos (Applequist y Wallace, 2002). En el presente estudio aproximadamente 30% de los caracteres que se excluyeron de un total inicial de 46 caracteres (sección 5.4. Caracteres y estados de carácter, de esta tesis), fueron de tipo lineal como la longitud y el diámetro del embrión principalmente. Sin embargo, se sugiere que estos datos podrían ser reevaluados utilizando técnicas y programas computacionales que permitan el análisis de datos como en la morfometría geométrica. También hay que considerar que para los datos morfológicos solo existe un modelo evolutivo, en el cual las tasas de cambio son simétricas, mientras que para datos moleculares se han desarrollado modelos evolutivos más complejos, con diferentes tasas de sustitución (Lee y Palci, 2015). Por lo tanto surge la necesidad de desarrollar nuevas estrategias y modelos para aprovechar la información obtenida con datos morfológicos, que equiparen a los existentes para los datos moleculares.

De los datos estructurales aquí empleados, 11 resultaron altamente homoplásicos, sin embargo es necesario reconocer que aún proveen información esencial para la topología del árbol. Ciertamente los análisis se podrían y deberían complementar con la adición de datos moleculares, debido a que los árboles filogenéticos apoyados en diferentes tipos de datos ofrecen evidencias complementarias sobre la evolución de los caracteres en los linajes evaluados, así como nuevas hipótesis sobre la relación entre especies.

7. CONCLUSIONES

Con base en los resultados del análisis filogenético con datos morfológicos se encontró que el género *Strophocactus* no es monofilético de acuerdo con las propuestas de Bauer (2003) y Hunt *et al.* (2006).

Este estudio recupera a *Strophocactus chontalensis* y *S. testudo* como especies hermanas. El carácter que apoya esta hermandad es la presencia de papilas en la epidermis del tallo. Por tanto se propone que estas dos especies se transfieran al género *Deamia* por ser el siguiente nombre más antiguo.

Strophocactus wittii se definió como hermana de *Disocactus crenatus* y *Epiphyllum hookeri*. Los caracteres que apoyan esta relación son la forma de crecimiento epífita, la forma del tallo como filocladio, presencia de dos costillas y la ausencia de espinas en el pericarpelo. *Strophocactus* por ahora debe mantenerse como género monotípico, con *S. wittii*, hasta evaluar otras especies de Cactaceae sobre todo de Sudamérica

8. LITERATURA CITADA

- Alexander, E. J. 1950. A new *Nyctocereus* from Southern Mexico. *Cactus and Succulent Journal* (Los Angeles) 22:131-133.
-
- Applequist, W. L. y R. S. Wallace. 2002. Deletions in the plastid *trnT-trnL* intergenic spacer define clades within Cactaceae subfamily Cactoideae- *Plant Systematics and Evolution* 231: 153-162
-
- Arias, S. 1993. Cactáceas: Conservación y Diversidad en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 44:109-115.
-
- Arias, S., T. Terrazas y K. Cameron. 2003. Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereeae) based on Chloroplast and Nuclear DNA sequences. *Systematic Botany* 28 (3): 547-557
-
- Arias, S., T. Terrazas, H. J. Arreola-Nava, M. Vazquez-Sanchez y K. M. Cameron. 2005. Phylogenetic relationships in *Peniocereus* (Cactaceae) inferred from plastid DNA sequence data. *Journal Plant Research* 118: 317-328
-
- Arias, S. y T. Terrazas. 2006. Análisis cladístico del género *Pachycereus* (Cactaceae) con caracteres morfológicos. *Brittonia*. 58: 197-216
-
- Bárcenas, R. T., C. Yesson y J. A. Hawkins. 2011. Molecular systematic of the Cactaceae. *Cladistics*. 27: 1-20
-
- Barthlott, W. y D. Hunt. 1993. Cactaceae. In K. Kubitzki (ed.). The families and genera of vascular plants Springer-Verlag. Berlin Heidelberg New York, pp 161-197

- Barthlott, W. S. Porembski, M. Kluge, J. Hopke y L. Schmidt. 1997. *Selenicereus wittii* (Cactaceae): an epiphyte adapted to Amazonian Igapó inundation forests. *Plant Systematics and Evolution*. 206: 175-185.
-
- Barthlott, W. y D. Hunt. 2000. Seed diversity in the Cactaceae subfamily Cactoideae. Succulent Plant Research. Volumen Five. Milborne Port.
-
- Bauer, R. 2003. A synopsis of the tribe Hylocereeae F. Buxb. Cactaceae *Systematics Initiatives*, 17:3-61
-
- Bravo-Hollis, H. 1978. Las Cactáceas de México. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
-
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1913. The genus, *Epiphyllum* and its allies. *Contr. U. S. Natl. Herb.* 16(9): 255-262.
-
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1920. The Cactaceae. Descriptions and Illustrations of Plants of the cactus Family. Vol. II. The Carnegie Institution of Washington. Washington, DC. USA.
-
- Buxbaum, F. 1955. *Morphology of cacti. Section III. Fruits and seeds.* Abbey Garden Press, Pasadena.
-
- Buxbaum, F. 1958. The phylogenetic division of the subfamily Cereoideae, Cactaceae. *Madroño* 14:177-206.
-
- Calvente, A., D. C. Zappi, F. Forest y L. G. Lohmann. 2011. Molecular phylogeny of tribe Rhipsalideae (Cactaceae) and taxonomic implications for *Schlumbergera* and *Hatiora*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58: 456-468

- Cota, J. H. y R. Wallace. 1996. La citología y la sistématica molecular en la familia Cactaceae. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 41:27-43.
-
- Downie, S. R. y J. D. Palmer. 1994. A chloroplast DNA phylogeny of the Caryophyllales based on structural and inverted repeat restriction site variation. *Systematic Botany*. 19: 236-252
-
- Font Quer, P. 1979. *Diccionario de botánica*. Editorial Labor, Barcelona, España.
-
- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press. Cambridge.
-
- Gómez, C. 2006. Sistemática del género *Acanthocereus* (Cactaceae). Tesis de Maestría. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
-
- Grego-Valencia, D., T. Terrazas y L. F. Jiménez. 2015. La membrana de la punteadura en dos especies de Cactaceae, (Cactaceae). *Botanical Sciences* 93 (2): 1-11.
-
- Guerrero, M. P, H. M. Zavaleta, P. A. Barrientos, V. C. Gallegos, C. C. Nuñez, M. E. Valadez, J. y A. Cuevas. 2006. Técnica para el estudio de la micromorfología interna de semillas duras de opuntia. *Revista fitotecnia Mexicana*. 29:37-43
-
- Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
-
- Hernández, H. M. y C. Gómez-Hinostrosa. 2005. Cactus diversity and endemism in the Chihuahuan Desert Region. En: Carton, E. J., Ceballos, G.

y R. S. Felger (eds). *Biodiversity, Ecosystem and Conservation in Northern Mexico*. Oxford University Press.

-
- Hernández-Hernández, T., H. Hernandez, J. A. De-Nova, R. Puente, L. Eguiarte y S. Magallon. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany*. 98 (1): 44-61.
-
- Hillis, D. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18: 23-42
-
- Hunt, D., N. P Taylor, y G. Charles. 2006. *The new cactus Lexicon*. DH Books. The Manse Chapel Lane Milborne Port.
-
- Johansen, D.A. (1940). *Plant microtechnique*. MacGrow-Hill. New York.
-
- Kimnach, M. 1991: *Selenicereus*. Pp. 91in: Hunt D. y N. Taylor (ed.), Notes on miscellaneous genera of Cactaceae. *Bradleya* 9: 81-92
-
- Lee, M. S. Y. y A. Palci. 2015. Morphological Phylogenetics in the Genomic Age. *Current Biology* 25(19): 922-929
-
- López, M., J. Márquez y G. Murguía. 2005. *Técnicas para el estudio del desarrollo en angiospermas*. 2ª edición. Las prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias. UNAM. 178 pp.
-
- Loza-Cornejo, S. y T. Terrazas. 2003. Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). *Journal of Plant Research* 116: 27-35.
-

- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 2017. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.2 <http://mesquiteproject.org>.
-
- Moreno, N. 1984. *Glosario botánico ilustrado*. Primera edición. Compañía Editorial Continental S. A. de C. V. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Botánicos. 287 p.
-
- Morrone, J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Rev. Mex. Biodiv.* 76(2): 207-252.
-
- Nixon, K. C. y H. Ochoterena. 2001. Taxonomía tradicional, cladística y construcción de hipótesis filogenéticas. En *Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad*. Instituto de Biología. UNAM, pp. 15-38.
-
- Nyffeler, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from trnK/matK and trnL-trnF sequences. *American Journal Botany*. 89: 312-326.
-
- Nyffeler, R. y U. Eggli. 2010. Disintegrating Portulacaceae: a new familial classification of the suborder Portulacineae (Caryophyllales) based on molecular and morphological investigations. *Taxon*. 59: 227-240.
-
- Sánchez-Mejorada, H. 1982. Consideraciones generales sobre la clasificación de las cactáceas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 27:3-9.
-
- Swofford, D. L. 2001. PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland.
-
- Schumann, K. 1900. *Cereus wittii*. *Monatsschr. Kakteenk* 10: 153-158.
-

- Terrazas, T. y S. Arias. 2002. Comparative steam anatomy in the subfamily Cactoideae. *The Botanical Review* 68(4): 444-473.
-
- Vazquez-Sánchez, M., T. Terrazas y S. Arias. 2012. El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cacteeae (Cactaceae, Cactoideae). *Botanical Sciences* 90 (2): 1-12.
-
- Wallace, R. S, J. H. Cota. 1996. An intron loss in the chloroplast gene rpoC1 supports a monophyletic origin of the subfamily Cactoideae of the Cactaceae. *Current Genetics*. 29: 275-281
-
- Wiens, J. 2000. *Phylogenetic Analysis of Morphological Data*. Smithsonian Institution Press, Comparative Evolutionary Biology Series.
-
- Zuccarini, J. G. 1837. Plantarum novarum vel minus cognitarum, quae in horto botanico herbarioque region monacensi servantur. *Abh. Math.-Phys. Cl. Königl. Bayer. Akad. Wiss.* 2: 601-742.

9. APÉNDICES

Apéndice 1. Caracteres morfológicos utilizados en el análisis filogenético

1. Forma de crecimiento. En las cactáceas existen diversas formas de crecimiento (Vázquez-Sánchez et al., 2012), este puede ser ascendente, como en el caso de los géneros *Lemaireocereus* y *Peniocereus*, donde la orientación de las ramas es hacia arriba; la forma trepadora, es decir que tiene la capacidad de sostenerse por medio de raíces adventicias o por los tallos a un soporte como en el género *Selenicereus*; así como la forma epífita es donde los individuos crecen sobre un soporte diferente al suelo, como en *Epiphyllum*.

(0) ascendente (1) trepador (2) epífita

2. Forma del tallo. Los tallos de las cactáceas tienen formas diversas. Las costillas son un resalto o saliente longitudinal sobre el tallo, y se encuentran en géneros como *Selenicereus*, *Acanthocereus* y *Peniocereus*. Otras especies presentan filocladios que son segmentos de un tallo o rama aplanada y articulada parecido a una hoja como en el caso del género *Epiphyllum* (Bravo-Hollis, 1978).

(0) costillas (1) filocladio

3. Raíces adventicias. Son aquellas que se originan fuera del sistema radical, es decir que no proceden de la radícula del embrión o de la raíz principal (Font Quer, 1979; Moreno, 1984). Especies epifitas o trepadoras tienen la capacidad de desarrollar raíces adventicias, como sucede en *Selenicereus*, y *Strophocactus*. Sin embargo algunas otras especies como las de *Acanthocereus* pueden producir raíces adventicias solo cuando sus tallos (decumbentes) hacen contacto con el suelo (Gómez-Hinostrosa, 2006).

(0) Ausentes (1) presentes

- 4. Tipo de raíz.** Las raíces tuberosas son aquellas raíces suculentas, almacenadoras, parecidas a un tubérculo, como las que presentan el género *Peniocereus*, y especies que presentan raíces fibrosas donde el sistema radical está compuesto de raíces delgadas, sin una distinción clara de una raíz principal, como en *Selenicereus* y *Strophocactus* (Bravo-Hollis, 1978).

(0) tuberosa (1) fibrosa

- 5. Ramas adheridas.** Para el género *Strophocactus*, Hunt et al. (2006) y Bauer (2003), señalan que las ramas pueden adherirse al soporte sobre el cual están creciendo. En particular las ramas presentan costillas que en ocasiones sobresalen y se abrazan al soporte sobre el cual crecen, como en *Strophocactus wittii*.

(0) ausentes (1) presentes

- 6. Crecimiento determinado.** Los tallos pueden tener crecimiento determinado, es decir el tallo crece y alcanza un determinado tamaño, porque el meristemo apical deja de crecer, y sobre este tallo crece otra rama derivada de un meristemo axilar, como en las especies de *Strophocactus* y *Acanthocereus chiapensis*. Un crecimiento alternativo es el indeterminado en donde los tallos pueden seguir creciendo debido a que su meristemo apical nunca cesa su crecimiento y dominancia (Mauseth, 2006).

(0) determinado (1) indeterminado

7. Número de Costillas. El número de costillas en tallos adultos es variable, desde solo 2 costillas, como en *Epiphyllum* y *Strophocactus wittii*, hasta más de 10 en *Nyctocereus*. Los estados de carácter propuestos se definieron con base a la discontinuidad que se observa en la figura 14.

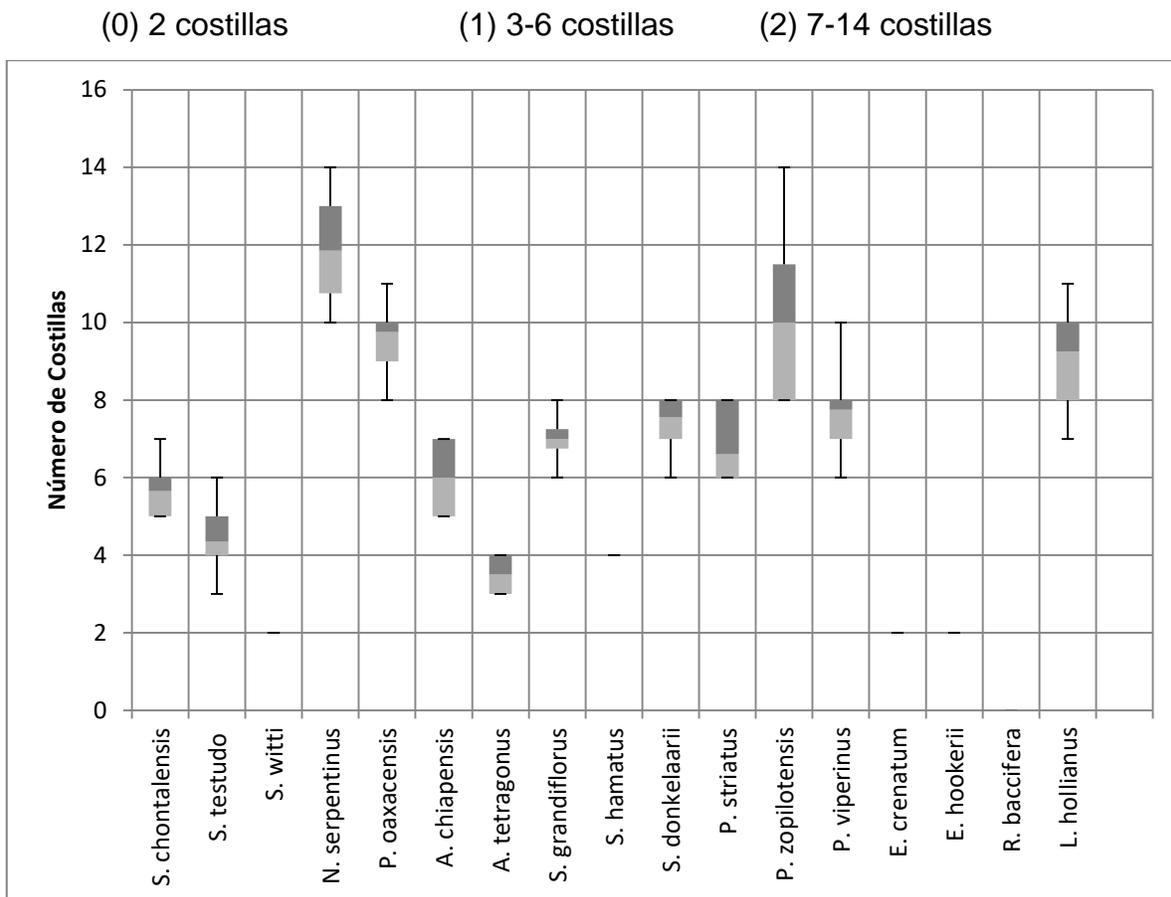


Figura 14. Número de costillas

8. Antesis. En Cactaceae se conoce que la antesis puede ocurrir durante el día, o durante la noche.

(0) Nocturna (1) Diurna

9. Relación perianto-tubo receptacular. La longitud del perianto y tubo receptacular es diferente entre las especies. En ocasiones el tubo receptacular es más corto que el perianto, en otras el tubo es del mismo tamaño que el perianto; o también el tubo receptacular es una o dos veces más largo que el perianto.

(0) mismo tamaño

(1) tubo receptacular más largo que el perianto

(2) tubo receptacular hasta dos veces más largo que el perianto

10. Forma del tubo receptacular. De acuerdo con Buxbaum (1955), existen cambios en la forma del tubo receptacular entre cactáceas, sin tomar en cuenta el pericarpelo y el perianto. En especies como *Strophocactus wittii* y *Epiphyllum hookeri* el tubo receptacular es de forma tubular, ya que conserva el mismo diámetro desde la base hasta el perianto. En cambio en especies como *Epiphyllum crenatum* y *Peniocereus serpentinus* el tubo receptacular comienza como un tubo y abre antes del perianto.

(0) tubular

(1) tubular- campanular

11. Forma del ápice de los segmentos externos. Las flores presentan diferencias en los segmentos externos e internos en la forma del ápice. La forma puede ser de dos tipos (Moreno, 1984).

(0) acuminados

(1) agudos

12. Color de los segmentos internos. Los estados de carácter se codificaron de manera amplia incluyendo el color dominante sobre los segmentos internos.

(0) blanco

(1) rojo

13. Forma del ápice de los segmentos internos. Este carácter se estableció de manera similar al de la forma del ápice en los segmentos externos, solo que en relación a la serie de segmentos más interiores de la flor.

(0) acuminados (1) agudos (2) mucronados

14. Espinas en areolas del pericarpelo. La presencia de espinas sobre el pericarpelo es consistente entre especie. Para diferenciar espina de otra estructura (p. ejemplo cerda, carácter 14), se considera que es un órgano lignificado en forma de prominencia larga, endurecida ya que incluye tejidos secundarios además de epidérmicos (Font Quer, 1979; Moreno, 1984).

(0) ausentes (1) presentes

15. Color de las cerdas. El color de las cerdas es distintivo en las diferentes especies analizadas. Pueden ser color marrón claro o amarillo como en *Strophocactus wittii*, o de color pardo oscuro como en *Selenicereus hamatus*.

(0) marrón-amarillo (1) pardo oscuro

16. Espinas en areolas del tubo receptacular. El tubo receptacular puede estar cubierto o no de espinas; se codificó su presencia de forma congruente con el carácter 14.

(0) ausentes (1) presentes

17. Forma del fruto. La forma del fruto puede tener significado filogenético en Cactaceae (Buxbaum, 1955). Las formas del fruto es consistente entre especies.

(0) globoso (1) piriforme (2) ovoide

18. Color del fruto maduro. De manera similar al color de los segmentos del perianto, el color del fruto es un carácter útil para distinguir entre especies. Se definieron los estados de carácter en un sentido amplio donde se consideró el color dominante.

(0) verde

(1) rojo

(2) amarillo

19. Espinas en areolas del fruto. Existen especies con espinas en el fruto como *Strophocactus chontalensis*, mientras que en otras especies el fruto es desnudo, como *Epiphyllum*. Al igual que el pericarpelo y tubo receptacular se tomó a la espina como un órgano lignificado, cilíndrico y endurecido (Font Quer, 1979; Moreno, 1984).

(0) ausentes

(1) presentes

20. Cerdas en areolas del fruto. También pueden existir cerdas (estructuras menos rígidas que una espina, aplanadas, tortuosas) como en *Strophocactus testudo*, mientras que en otras especies el fruto puede carecer de ellas.

(0) ausentes

(1) presentes

21. Persistencia de restos del perianto en el fruto. En varias especies de Cactaceae los remanentes florales pueden permanecer en el ápice del fruto, aunque en otras especies los restos caen completamente (Buxbaum, 1955).

(0) deciduos

(1) persistentes

22. Forma de la semilla. Este carácter se codificó utilizando la proporción entre la longitud y el diámetro de la semilla lo que permitió reconocer diferentes categorías (Barthlott y Hunt, 2000).

(0) oval

(1) ampliamente oval

23. Quilla. La diferenciación de la periferia de la semilla está presente en algún grado en varios géneros de Cactaceae. En algunas especies sobrepasa la parte dorsal de la semilla y corresponde a un plegamiento de las capas superiores de la testa (Barthlott y Hunt, 2000). En algunas especies como *Strophocactus chontalensis* y representantes de *Selenicereus* no presentan dicha diferenciación.

(0) ausente

(1) presente

24. Tamaño de las células en la testa. En algunas especies el tamaño de las células de la testa es más o menos uniforme en todas las regiones de la semilla. Sin embargo existen casos donde el tamaño puede ser diferente entre regiones (Barthlott y Hunt, 2000). Las especies de *Acanthocereus*, *Peniocereus* y dos de *Strophocactus* presentan células de tamaño diferente, más pequeñas en la región hilo-micropilar respecto a la región lateral; mientras tanto en especies de *Selenicereus*, *Epiphyllum*, *Strophocactus testudo*, las células son de tamaño uniforme.

(0) uniformes

(1) pequeñas hacia la región hilo-micropilar

25. Forma de la célula. Se refiere al contorno de las células desde una vista superficial. En la región lateral de la semilla, la forma es isodiamétrica cuando la longitud y el diámetro son más o menos iguales, y alargada cuando un eje es mayor que el otro (Barthlott y Hunt, 2000). *Strophocactus*

testudo y *S. chontalensis* presentan forma celular alargada a diferencia de especies de *Peniocereus* y *Acanthocereus* en donde la forma de las células es isodiamétrica.

(0) isodiamétrica (1) alargada

26. Curvatura de la pared anticlinal. En la misma región lateral de la semilla, la pared anticlinal de las células puede ser más o menos recta, curvada irregularmente u ondulada (Barthlott y Hunt, 2000). La forma ondulada se observó en *Strophocactus chontalensis*, mientras que la forma curvada irregularmente se presentó en *S. testudo*, para el resto de las terminales los límites se observaron rectos.

(0) rectos (1) curvados irregularmente

27. Intersticios en la superficie de la semilla. Las uniones entre las células de la testa pueden presentar depresiones (intersticios) o pueden no presentarlas (Barthlott y Hunt, 2000). *Strophocactus chontalensis* y *S. testudo* no presentan intersticios a diferencia de las terminales pertenecientes a *Peniocereus*, *Epiphyllum* y *Selenicereus* en donde se observaron intersticios entre las uniones celulares.

(0) ausentes (1) presentes

28. Microrrelieve de las paredes periclinales. Barthlott y Hunt (2000), definen este carácter como el microrrelieve de las paredes periclinales de las células de la testa de la semilla, incluyendo la cutícula. El microrrelieve es liso en *Selenicereus* y *Strophocactus chontalensis*; estriado en *Acanthocereus*, o verrugoso como en *Strophocactus testudo*, *Epiphyllum hookeri*.

(0) liso (1) estriado (2) verrugoso

29. Orientación de la región hilo-micropilar. La orientación de la región que comprende al hilo y al micrópilo de acuerdo a Barthlott y Hunt (2000) es relativa al eje longitudinal. En especies como *Peniocereus oaxacensis*, *Epiphyllum crenatum* y *Strophocactus testudo* la orientación es basal, mientras que para el resto de las terminales la orientación es oblicua.

(0) basal

(1) oblicua

30. Posición de la región hilo-micropilar. Este carácter de acuerdo a Barthlott y Hunt (2000) está asociado con el borde de la testa; puede presentarse al mismo nivel que el borde de la testa y entonces su posición es superficial, como en especies de *Strophocactus*, *Selenicereus* y *Epiphyllum*; también puede encontrarse por debajo del borde de la testa, como en *Nyctocereus serpentinus*, *Acanthocereus tetragonus* y *A. chiapensis*; en otros casos la profundidad de la región hilo-micropilar es mayor y entonces es profundamente impresa, como en algunas especies de *Peniocereus*.

(0) superficial

(1) impresa

(2) profundamente impresa

31. Forma de la región hilo-micropilar. Se refiere a la forma que adquiere la región hilo-micropilar, de acuerdo con Barthlott y Hunt (2000). Puede ser oval como en la mayoría de las terminales analizadas, o puede presentarse en forma de banda curva, también llamada de tipo *Hylocereus*, como en *Strophocactus chontalensis*, *S. wittii*, *Selenicereus grandiflorus* y *Epiphyllum hookeri*.

(0) oval

(1) banda curva

32. Grosor de la testa. La técnica de desgaste y cortes anatómicos permiten caracterizar a la semillas y obtener parámetros como el grosor de la testa. Se observó que el grosor varía entre las especies desde menos de 1 mm en

Strophocactus testudo y *S. chontalensis*, hasta 4 mm en *Nyctocereus serpentinus* (Fig. 15).

(0) < 0.2 mm (1) >0.2 mm

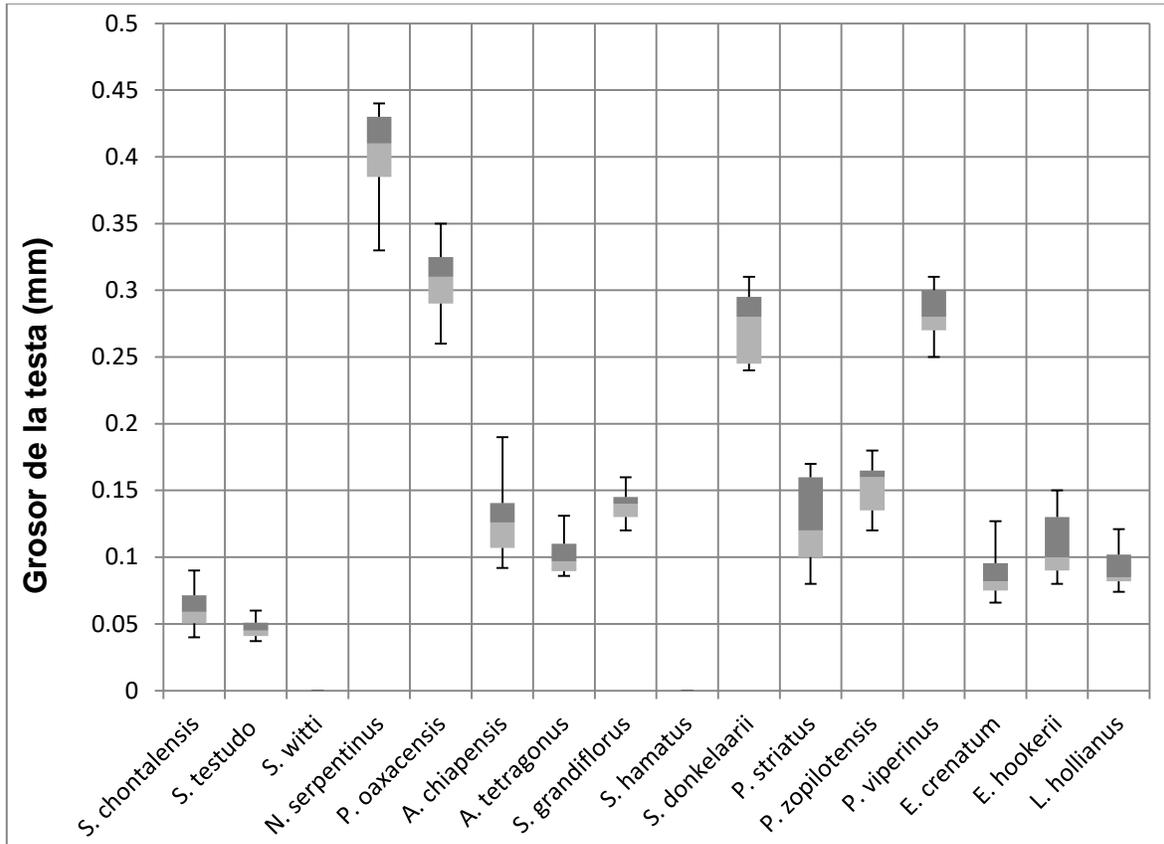


Figura 15. Grosor de la testa para el conjunto de especies en estudio.

33. Epidermis. Las características dérmicas de los tallos en Cactaceae poseen un alto valor informativo, incluso para diferenciar a nivel genérico y específico (Terrazas y Arias, 2002 y Grego-Valencia *et al.*, 2015). Principalmente la epidermis se presenta con células rectangulares de pared periclinal lisa, sin embargo a veces la pared periclinal se proyecta hacia afuera y se denomina papila. En algunas especies de *Peniocereus* las papilas son de gran longitud y en otras especies la proyección es muy corta tomando la apariencia de domos, como en el caso de *S. chontalensis* y *S. testudo*.

(0) lisa (1) papila de domo bajo (2) papila larga

Apéndice 2. Matriz de datos

Especie	Caracteres		
	0-10	11-20	21-33
<i>Acanthocereus chiapensis</i>	0100003032	0011?10110	1211001101000
<i>Acanthocereus oaxacensis</i>	0100013032	1011011111	1101001211010
<i>Acanthocereus tetragonus</i>	0100002032	1001?10110	1211000111000
<i>Disocactus crenatus</i>	2211001022	0010002101	1110001200000
<i>Epiphyllum hookerii</i>	2211001021	0000?02100	1100001210100
<i>Lemaireocereus hollianus</i>	0101013032	0001002111	0211001011000
<i>Nyctocereus serpentinus</i>	0100013032	1011111111	0201001211010
<i>Peniocereus striatus</i>	0100013032	0001111110	121110121200?
<i>Peniocereus viperinus</i>	0100013132	1111111110	1111001212012
<i>Peniocereus zopilotensis</i>	0100013032	0021111110	1211001212002
<i>Selenicereus donkelaarii</i>	1111013032	0011012111	1100101010110
<i>Selenicereus grandiflorus</i>	1111013032	0011010111	1100101010100
<i>Selenicereus hamatus</i>	1111012012	0021112211	11011011101?0
<i>Strophocactus chontalensis</i>	1111002021	0001010111	1101100?10101
<i>Strophocactus testudo</i>	1111102022	0011010011	1100110200001
<i>Strophocactus wittii</i>	2211101031	0010000111	?111001110100

Apéndice 3. Ejemplares de herbario revisados.

Strophocactus chontalensis (Alexander) Ralf Bauer. **MÉXICO.** Chiapas: Municipio La Trinitaria. Estación de microondas La Trinitaria II, 17.5 km de Comitán a Ciudad Cuauhtémoc. S. Arias 1640, 20 de enero de 2007 (MEXU, ECOSUR). **Oaxaca:** *Distrito Yautepec. Km 145, sobre la carretera 190, a 300 m del entronque Santiago Vargas. M. Yáñez 03, 16 de marzo de 2012 (MEXU). *La Capillas, 2 km después del entronque a Santiago Vargas, km 147, sobre la carretera 190. M. Yáñez 04, 16 de marzo de 2016 (MEXU). *A 2.8 km del entronque Santiago Vargas-San Cristóbal, hacia la antena de microondas. M. Yáñez 05, 16 de marzo de 2016 (MEXU). Entre Tequisistlán y Totolapan a 23 km de Río Hondo. E. B. Leuenberger 2539, 20 de octubre de 1978 (MEXU). Nejapa. H. Bravo-Hollis 3025, 21 de marzo de 1957 (MEXU). Nejapa. H. Bravo-Hollis 5085, 09 de mayo de 1965 (MEXU). Portillo de Nejapa. H. Sánchez-Mejorada 70-4042, 09 de abril de 1970 (MEXU). San Juan Acaltepec. H. Bravo-Hollis 3186, 09 de mayo de 1957 (MEXU). Portillo de Nejapa. H. Bravo-Hollis s.n. (MEXU). Distrito Yautepec, Torre de microondas, San Cristóbal al Oeste de Portillo de Nejapa, carretera Tehuantepec-Oaxaca. R. Torres 7433, 18 de septiembre de 1985 (MEXU). Km 683, Hwy 190. J. Bleck 462, octubre de 1980 (HNT).

Strophocactus testudo (Karw. ex Zucc.) Ralf Bauer. **BELICE.** Distrito Cayo. A lo largo de la autopista occidental, kilómetro 35. T. B. Croat 24799, 21 de junio de 1973 (MO). 11.3 km al norte de Bullet Tree Falls Village en la carretera El Pilar, al oeste de las ruinas. D. E. Atha 1095, 11 de julio de 1995 (MO). A lo largo del Río Macal, entre San Luis y Cuevas. T. B. Croat 23519, 28 de mayo de 1973 (MO). Cerca del puente sobre el Río Macal, al sur de San Luis, A. H. Gentry 7618, 27 de mayo de 1973 (MO). Al norte del Río. P. H. Gentle 1311, 25 de junio de 1934 (MO). **COSTA RICA.** Guanacaste, Quebrada, Parque Nacional Santa Rosa. M. Kimnach 2427, 11 de marzo de 1983 (HNT). A lo largo de la Quebrada Calera, en el cruce de la carretera principal de acceso, Península de Santa Elena. M. H. Grayum 11656, 18 de agosto de 2003 (MO, CR). Monteverde, montaña abajo. A.

H. Gentry 71673, 14 de julio de 1990 (MO). Ciudad Heredia. J. C. Solomon 19143, 03 de septiembre de 1990 (INB, MO). Cuenca del Sapo, Río Sapo, camino a San Dimas, 5 km antes de Peñas Blancas. J. F. Morales 7913, 03 de abril de 2001 (INB, MO). 20 Km al noreste de Liberia, a lo largo del río. J. C. Solomon 603, 06 de agosto de 1973 (CR, KNOX). Cantón de Heredia. J. C. Solomon 19143, 03 de septiembre de 1990 (INB). **EL SALVADOR.** Jardín Botánico La Laguna. J. Flores JF-00292, 01 de septiembre de 1987 (MO). **GUATEMALA.** Sin localidad. O. F. Cook 22114, 1922 (MO). Departamento Izabal, Municipio Morales. C. C. Deam 6029, 27 de mayo de 1909 (MO). Departamento Alta Verapaz, Municipio Panzos, Finca Mercedes, Telemán, en las faldas de la Sierra de la Minas, quebrada Mercedes. E. Martínez 22745, 14 de julio de 1988 (MO). **HONDURAS.** Puerto Cortez F. J. Dyer 258, 26 de abril de 1917. Tegucigalpa. F. J. Dyer 265, 16 de mayo de 1917. Departamento Atlántida, La Fragua. P. Stanley s/n, 07 de febrero de 1928. Tegucigalpa. F. J. Dyer 270, 07 de abril de 1918. Sin datos de localidad, W. Baker 1023, 1976 (HNT). Departamento Francisco Morazán, Municipio Ojojona, A. Molina 31485, 23 de mayo de 1976 (MO). Departamento Atlántida, Municipio La Ceiba, en las laderas inferiores del monte, Cangrejal. T. G. Yuncker 8607, 23 de julio de 1938 (MO). En las laderas de las montañas y las llanuras costeras, en los alrededores de la Ceiba. T. G. Yuncker 8231, 05 de julio de 1938 (MO). **MÉXICO. Campeche:** Palizada. E. Matuda 3897, 25 de julio de 1939 (MEXU). Tonalá. B. P. Reko 4597. Lacanja-Chanzayab, camino Palenque Boca Lacantum. E. M. Martínez 15061, 07 de noviembre de 1985 (MEXU). A 5 km al sureste de cruceo Corozal, camino Boca Lacantum. E. M. Martínez 12148, 21 de abril de 1985 (MEXU). **Oaxaca:** Municipio, Matías Romero H. Bravo-Hollis, s/n, mayo de 1951 (MEXU). Municipio, Matías Romero. H. Bravo-Hollis, s/n, 1964 (MEXU). Istmo de Tehuantepec. C. Gallardo 1897, 23 de julio de 1996 (MEXU). Distrito Tuxtepec, predio el Águila, al oeste de San Agustín, entrando por la Reforma. R. Torres 11026, 19 de enero de 1988 (MEXU). **Quintana Roo:** Sabana el Jaguactal. J. S. Flores 10199, 02 de mayo de 1984 (XAL). 6 km al suroeste de Puerto Morelos. O. Téllez 3574, 12 de septiembre de 1980 (MEXU). Puerto Morelos, camino a Vallarta y leona Vicario. O Téllez 3578, 12 de septiembre de

1980). **Tabasco:** A lo largo del Río Payacatengo, al este de Teapa. Birdsey 307, 1953 (HNT). Municipio Centla, Ejido Carlos A. Madrazo, aprox. 15 km al noreste de Frontera. S. Zamudio 925, 9 de julio de 1983 (IBUJAT). Municipio Balancan, carretera 30, a 4 km de la frontera con Guatemala. P. E. Valvidia 2037, 04 de diciembre de 1975 (XAL). Municipio, Jonuta, localidad Pino Suarez. M. A. Guadarrama 6884, 17 de septiembre de 1998 (MEXU). Municipio Centla, selva inundable cerca del camino que va a la Pera y Pozo petrolero el Españadal A. Novelo 2772, 10 de julio de 1998 (MEXU). Municipio Tacotalpa, 9.3 km antes del ejido Zunú y Patastal. C. P. Cowan 3429, 27 de mayo de 1982 (MO). P. Tenorio 3292, sin datos de colecta, (MEXU). Rancho Dos Montes, km 12, carretera Villahermosa-Escárcega, detrás del aeropuerto. A. Magaña 2095, 08 de septiembre de 1988 (MEXU). Km 1.9 del camino Tenosique-Estapilla. C. P. Cowan 3292, 14 de octubre de 1980 (MEXU). Km 5 de la carretera de Meocoacan-Chiltepec. A. Magaña 308, 23 de julio de 1981 (MEXU). **Veracruz:** Municipio Catemaco, isla, Laguna. L. Scheinvar 6069, 26 de noviembre de 1993 (MEXU). Matías Romero. H. Bravo-Hollis s/n, 09 de mayo de 1951 (MEXU). 2 km del Río Tonalá, rumbo a Coatzacoalcos. A. D. Orozco 271, 02 de agosto de 1973 (MEXU). Catemaco. H. Bravo-Hollis s/n, 1967 (MEXU). Municipio Santiago Tuxtla. L. Scheinvar 680, 28 de mayo de 1967 (MEXU). La Ceiba al este de Santiago Tuxtla. L. Scheinvar 648, 24 de mayo de 1967 (MEXU). Municipio Jesús Carranza, a 1.1 km al este de Cuauhtémoc. V. Ramírez 647, 15 de junio de 2007 (MEXU). Los mangos, a 1.5 km al sur de Catemaco. R. Hernández 695, 09 de junio de 1970 (MEXU). Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. G. Ibarra 3129, 20 de mayo de 1987 (MEXU). Municipio Jaltipan, al principio de camino a Lomas de Tecamichapan. L. Scheinvar 6054, 25 de noviembre de 1993 (MEXU). Coatzacoalcos. H. Bravo-Hollis s/n, 09 de mayo de 1955 (MEXU). Entre Puente Nacional y Paso de Oveja. C. Delgadillo 30, 25 de julio de 1965 (MEXU). Corral Falso. H. Sánchez-Mejorada 2163, 11 de noviembre de 1973 (MEXU). Municipio Ciudad Alemán, entre Tierra Blanca y Cd. Alemán, a 1 km de la desviación a Temazcal. L. Scheinvar 6051, 24 de noviembre de 1993 (MEXU). Municipio Emiliano Zapata, carretera Xalapa-Veracruz, entre Cerro Gordo y Plan del Río. G.

Castillo 2662, 14 de mayo de 1982 (XAL). *Municipio Emiliano Zapata, a 3 km de Plan de Río, a 1.5 km al norte de 6 de Enero. M. Yáñez 01, 6 de marzo de 2012 (MEXU). *Catemaco, 4.6 km sobre el camino de Catemaco a Coyame. M. Yáñez 02, 07 de marzo de 2012 (MEXU). Carrizal. E. A. Goldman 694, 12 de mayo de 1914. Kubisch s/n, 1976 (HNT). Minatitlán. King s/n, 1958 (HNT). Municipio Catemaco, Ejido balzapote, aprox. 3 km al norte de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas. P. Heitz 1015, 05 enero de 1993 (XAL). Catemaco, Laguna de Sontecomapan, transecto entre el Estero de Fraile y El Cacahuate. F. Méndez 170, 20 de abril de 1974 (MEXU). Municipio Jalcomulco, Cerro del brujo. G. Castillo 8694, 20 de abril de 1974 (MEXU). Municipio Jaltipan, al principio del camino de Lomas de Tecamichapan. L. Scheinvar 6053, 25 de noviembre de 1993 (MEXU). Catemaco. H. Bravo-Hollis s/n, 1955 (MEXU). Catemaco. H. Bravo-Hollis s/n, 15 de agosto de 1954 (MEXU). Municipio Xalapa, Palo Gacho. L. Scheinvar 861, 02 de septiembre de 1972 (MEXU). Municipio Actopan, El Descabezadero, 3 km antes de Chicuasen. R. V. Ortega 664, 28 de diciembre de 1976 (XAL).

NICARAGUA. Comarca de El Cabo, 56 millas al NW de Puerto Cabezas. T. W. Brown s/n, 28 de abril de 1967 (HNT). Departamento Estelí, llano El Pozo, a 19 km de Estelí, camino a la laguna de Miraflores. P. P. Moreno 21075, 29 de marzo de 1983 (MEXU, MO). Mesas Moropontente. G. Davidse 30634, 29 de mayo de 1985 (MO). 9 km al oeste de la laguna de Miraflores, junto a la carretera a Estelí, sobre camino pedregoso. W. D. Stevens 29756, 07 de mayo de 2010 (MO, HULE). 7 km al oeste de la laguna de Miraflores. W. D. Stevens 29737, 07 de mayo de 2010 (MO, HULE). Departamento Contales, a 6.7 km de La Libertad junto a la carretera a Santo Tomás. W. D. Stevens 31577, 14 de mayo de 2011 (MO, HULE). Departamento Chinandega, Municipio de Cinco Pinos, comunidad Las Pozas, Quebrada Las Pozas. I. Coronado 607, 04 de mayo de 2004 (MO, HULE). Departamento Atlántico Norte, aprox. 1.3 km al NW de Alamikamba, a lo largo de un curso seco de agua W. D. Stevens 8155, 25 de abril de 1978 (MO). A lo largo de camino a Panua, entrada aprox. A 7.6 km al noroeste de Santa Marta, aprox. 1.6 km al noroeste de Panua y 5.7 km de la carretera principal. W. D. Stevens

7779, 20 de abril de 1978 (MO). Cerca de Tala Has y Puente Mango, sobre el Río Kusalaya. W. D. Stevens 7631 18 de abril de 1978 (MO).

Strophocactus wittii (K. Schum.) Britton & Rose. **BRASIL.** Amazonas, a lo largo del Río Cuauburi, vivinity de Cachoeira Carangueijo, J. M. Poule 1824, 03 de julio de 1979 (HNT). Estado San Gabriel, 2 km de la Comunidad Jowavira. B. cerca de Ilha de Flores, W. Nelson 1728, 30 de diciembre de 1989 (HNT). Municipio de Bujari, base del río Purus, río Antimari, estado forestal de Antimari, estación FUNTAC. Daly 9489, 11 de marzo de 1997 (HNT). Amazonas, Río Negro, Ponta do Pagadao, S. Mori 21931, 04 de agosto de 1991 (NY). Municipio de San Gabriel de Cachoeira, Sao Marcelino. Amazonas, Foz de rio Xie, C. Farney 1767, 22 de octubre de 1987 (RB). Amazonas, Rio Negro, San Antonio, S. Mori s/n, 23 de junio de 1992 (NY). Amazonas, Boca do Acre, Rio Inauiní, M. G. Bovini 2954, 06 de diciembre 2009 (RB). **COLOMBIA.** Municipio de Leticia, Corregimiento de Tarapacá, Parque Natural Amacuyacu, Margen derecho del río Cotuhé, en los alrededores de “Caña Brava”. A. Rudas 2129, 19 de junio de 1991(MO). Municipio Guainia, ca. 30 km al sur de San Carlos de río Negro (Venezuela) y San Felipe (Colombia), adyacente a la Isla Cigarrón. R. Liesner 9030, 03 de febrero de 1980 (MO). Municipio de Vaupés, Mitú y alrededores, arroyo inundado J. L. Zarucchi 1616, 21 de mayo de 1976 (MO). **PERU.** Mishana, Río Nanay. J. Solomon 3524, 13 de julio 1977 (MO). Momoncillo, bajo Río Momón Tributaria de Río Nanay cerca de Iquitos, J. Jones 9494, 30 de noviembre de 1979 (MO). Río Tacsha Curaray. T. Croat 20404, 18 de septiembre de 1972 (RB). Iquitos, Río Nanay, Quebrada Moropan, por encima de Bellavista, S. McDaniel 20379, 07 de enero de 1976 (MO). Iquitos, Río Momón cerca del Balcón. S. McDaniel 23175, 05 de noviembre de 1979 (MO). Loreto, en el Río Momón, C. Davison s/n, octubre de 1979 (HNT). Loreto cerca de Iquitos, C. Davison s/n, diciembre de 1979 (HNT). **VENEZUELA.** San Carlos de Río Negro, aproximadamente a 20 km al sur de la confluencia del río Negro y Brazo Casiquire. H. L. Clark 7632, 17 de junio de 1980 (MO). 20 km de la confluencia del río Negro y Brazo Casiquire. H. Clark 7369, 20 de febrero de 1980 (MO). Bosque de la Isla Chicharral, en Río Negro. H. Clark 7664, 16 de Agosto de 1980 (MO).