



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

## POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

SISTEMÁTICA

DELIMITACIÓN DEL COMPLEJO *STENOCACTUS CRISPATUS* (CACTACEAE)

# TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**MOISÉS MIGUEL ANGEL FRANCO CHÁVEZ**

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

COMITÉ TUTOR: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO  
INSTITUTO DE BIOLOGÍA, UNAM

DRA. MARTHA JUANA MARTÍNEZ GORDILLO  
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

CD. MX. MARZO, 2020



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.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

OFICIO CPCB/173/2020

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. 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 11 de noviembre de 2019, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **SISTEMÁTICA** del alumno **FRANCO CHÁVEZ MOISÉS MIGUEL ANGEL** con número de cuenta **307046262** con la tesis titulada "**Delimitación del complejo *Stenocactus crispatus* (Cactaceae)**", realizada bajo la dirección del **DR. ANGEL SALVADOR ARIAS MONTES**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. SONIA VÁZQUEZ SANTANA  
Vocal: DR. LEONARDO OSVALDO ALVARADO CÁRDENAS  
Secretario: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO  
Suplente: DRA. MARÍA HILDA FLORES OLVERA  
Suplente: DR. DANIEL SÁNCHEZ CARBAJAL

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

**ATENTAMENTE**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 6 de febrero de 2020.

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**

  
**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



c. c. p. Expediente del alumno

**COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**UNIDAD DE POSGRADO**

Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria  
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX  
Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por la formación profesional y académica que me brindo durante mi estancia en la maestría.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca proporcionado en mis estudios de Posgrado.

Al proyecto “Sistemática en tres linajes de Cactaceae contrastantes” IN208619, DGAPA-PAPIIT, por el apoyo financiero con el cual se pudo realizar el presente trabajo de investigación.

A los miembros del comité tutor:

Dr. Salvador Arias Montes quien me recibió en su laboratorio para continuar con mis estudios profesionales y en todo momento, me brindó apoyo, consejos y conocimientos para ser un mejor estudiante.

Dra. Teresa Terrazas Salgado y la Dra. Martha Martínez Gordillo por sus observaciones, recomendaciones y correcciones puntuales realizadas en los tutorales y en la revisión de la tesis las cuales, fueron de valiosa utilidad para mejorar mi trabajo.

## **AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL**

Al Dr. Salvador Arias, por la confianza depositada en mí para llevar a cabo este trabajo y brindarme la oportunidad de seguir creciendo a nivel profesional.

A los miembros del jurado Dra. Sonia Vázquez Santana, Dra. Teresa Terrazas Salgado, Dr. Leonardo Alvarado, Dra. Hilda Flores y Dr. Daniel Sánchez Carbajal quienes amablemente revisaron este trabajo y propusieron correcciones para enriquecerlo.

A la M. en C. María Berenit Mendoza Garfias por su apoyo en la obtención de las fotografías de las semillas en el microscopio electrónico de barrido del Laboratorio Nacional de Microscopía y Fotografía de la Biodiversidad (LMF1-LaNaBio).

A la M. en C. María del Rosario García Peña quien me apoyo en la búsqueda de ejemplares tipo del género *Stenocactus*.

Al M. en C. Cristian Cervantes, por instruirme en el paquete estadístico R y por sus valiosas asesorías en estadística las cuales fueron de gran importancia para el desarrollo de esta investigación.

Al Dr. David Aquino, quien siempre me apoyo amablemente en cuestiones de taxonomía y me brindó su experiencia en el género *Stenocactus*.

A mis compañeros de laboratorio: Yolanda, Isaura, Silvia, Daniel y Xóchitl, quienes contribuyeron con su granito de arena para poder llevar a cabo este manuscrito.

## **DEDICATORIA**

A mis padres Graciela y Miguel, gracias por su apoyo y cariño incondicional, el compromiso que hicieron para que yo saliera adelante está rindiendo frutos.

A mi hermano Freddy, quien siempre me ha brindado su mano y ha estado conmigo en todo momento.

A mis tíos Miguel, Laura y César, quienes han sido fundamentales a lo largo de mis casi 30 años de vida.

A mi abuelita Laura quien fue la responsable de educarme de niño y me inculcó la mentalidad de superarme a través del estudio.

# INDICE

RESUMEN.....	12
INTRODUCCIÓN.....	14
Objetivo general .....	16
Objetivos particulares .....	16
ANTECEDENTES .....	17
Historia taxonómica del género <i>Stenocactus</i> .....	17
Las especies de <i>Stenocactus</i> .....	18
El complejo <i>Stenocactus crispatus</i> .....	21
Estudios morfológicos en <i>Stenocactus</i> .....	23
Delimitación de especies en la familia Cactaceae .....	25
MATERIALES Y MÉTODOS.....	28
Revisión de literatura.....	28
Trabajo en campo.....	28
Morfología.....	30
Espinass.....	31
Flores .....	33
Semillas.....	33
Análisis estadístico.....	35
RESULTADOS.....	37
Estadística descriptiva .....	37
Análisis discriminante.....	63
Análisis discriminante con caracteres vegetativos y reproductivos.....	63
Análisis discriminante para especies con cuatro espinas centrales.....	66
Análisis discriminante para especies con tres espinas centrales .....	69
DISCUSIÓN.....	72
Caracteres de importancia para el reconocimiento de especies.....	72
Reconocimiento de especies .....	75
CONCLUSIONES.....	86
LITERATURA CITADA.....	87
APÉNDICE 1. Especies reconocidas en la presente tesis del complejo <i>S. crispatus</i> .....	94
APÉNDICE 2. Clave de identificación para las especies del complejo <i>S. crispatus</i> .....	98
APÉNDICE 3. Descripción diagnóstica de las especies del complejo <i>S. crispatus</i> .....	100

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de las especies de <i>Stenocactus</i> y el complejo <i>S. crispatus</i> .....	23
Figura 2. Distribución geográfica de las especies colectadas del complejo <i>S. crispatus</i> .....	30
Figura 3. Espinas centrales y radiales en <i>Stenocactus</i> . .....	32
Figura 4. Categorización de las espinas radiales en <i>Stenocactus</i> .....	32
Figura 5. Caracteres cuantitativos evaluados en flor.....	33
Figura 6. Gráficos de la orientación de la espina central media en <i>S. crispatus</i> , <i>S. heteracanthus</i> , <i>S. obvallatus</i> , <i>S. lamellosus</i> y <i>S. anfractuosus</i> .....	43
Figura 7. Gráficos de la orientación de espinas centrales superiores y laterales en <i>S. crispatus</i> , <i>S.</i> <i>heteracanthus</i> , <i>S. obvallatus</i> , <i>S. lamellosus</i> y <i>S. anfractuosus</i> .....	44
Figura 8. Gráficos de la orientación de espinas centrales superiores y laterales en <i>S. phyllacanthus</i> y <i>S. pentacanthus</i> .....	45
Figura 9. Gráficos de la orientación de espinas centrales laterales y superiores en <i>S.</i> <i>dichroacanthus</i> .....	46
Figura 10. Gráficos de la orientación de espinas radiales en <i>S. crispatus</i> y <i>S. heteracanthus</i> .....	46
Figura 11. Gráficos de la orientación de espinas radiales en <i>S. obvallatus</i> , <i>S. lamellosus</i> , <i>S.</i> <i>anfractuosus</i> y <i>S. pentacanthus</i> .....	47
Figura 12. Gráficos de la orientación de espinas radiales en <i>S. phyllacanthus</i> y <i>S. dichroacanthus</i> .....	48
Figura 13. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la espina central lateral derecha. ....	49
Figura 14. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la espina central lateral izquierda.....	49
Figura 15. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la espina central superior. ....	50
Figura 16. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la espina central media. ....	50



Figura 17. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para el ancho de la espina central superior. ....	51
Figura 18. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la espina radial a derecha. ....	51
Figura 19. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la espina radial a izquierda.....	52
Figura 20. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la flor.....	54
Figura 21. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud del estilo.....	55
Figura 22. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud del pericarpelo.....	55
Figura 23. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud del perianto .....	56
Figura 24. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para el ancho del tubo receptacular .....	56
Figura 25. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la semilla.....	59
Figura 26. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para el ancho de la semilla.....	59
Figura 27. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la región hilo-micropilar.....	60
Figura 28. Microrelieve de las células de la testa de las semillas .....	61
Figura 29. Microfotografías de las células de la testa de las semillas.....	62
Figura 30. Microfotografías de las semillas en vista lateral.....	62
Figura 31 Gráfico de las dos primeras funciones canónicas utilizando caracteres vegetativos y reproductivos para los miembros del complejo <i>S. crispatus</i> .....	64
Figura 32. Gráfico de las dos primeras funciones canónicas utilizando caracteres vegetativos y reproductivos para los miembros del complejo <i>S. crispatus</i> con cuatro espinas.....	67

Figura 33. Gráfico de las dos primeras funciones canónicas utilizando caracteres vegetativos y reproductivos para los miembros del complejo <i>S. crispatus</i> con tres espinas. ....	70
Figura 34. Tallos, flores y areolas de las especies de <i>S. crispatus</i> y <i>S. anfractuosus</i> .....	82
Figura 35. Tallos, flores y areolas de las especies de <i>S. dichroacanthus</i> y <i>S. heteracanthus</i> .....	83
Figura 36. Tallos, flores y areolas de las especies de <i>S. lamellosus</i> y <i>S. obvallatus</i> .....	84
Figura 37. Tallos, flores y areolas de las especies de <i>S. pentacanthus</i> y <i>S. phyllacanthus</i> .....	85

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Especies aceptadas de <i>Stenocactus</i> por diferentes taxónomos.....	19
Tabla 2. Localidades y coordenadas de recolectas de especies del complejo <i>S. crispatus</i> . ....	29
Tabla 3. Caracteres evaluados en el estudio.....	34
Tabla 4. Media, orientación, rango y grupos a partir de la prueba Mardia-Watson-Wheeler de la espina central .....	40
Tabla 5. Media y desviación estándar de los caracteres de las espinas.....	41
Tabla 6. Media y desviación estándar de orientación de las espinas.. ....	42
Tabla 7. Media y desviación estándar de los caracteres florales.....	54
Tabla 8. Media y desviación estándar de los caracteres de las semillas .....	58
Tabla 9. Coeficientes canónicos de las dos primeras funciones para caracteres vegetativos y reproductivos para los miembros del complejo <i>S. crispatus</i> .....	64
Tabla 10. Número y porcentaje de individuos correctamente clasificados a partir del análisis discriminante clasificatorio para especies del complejo <i>S. crispatus</i> .....	65
Tabla 11. Distancia de Mahalanobis de los caracteres vegetativos y reproductivos en las especies del complejo <i>S. crispatus</i> . ....	65
Tabla 12. Coeficientes canónicos de las dos primeras funciones para caracteres vegetativos y reproductivos para los miembros del complejo <i>S. crispatus</i> con cuatro espinas centrales.....	67
Tabla 13. Número y porcentaje de individuos correctamente clasificados a partir del análisis discriminante clasificatorio para especies con cuatro espinas centrales del complejo <i>S. crispatus</i> . ....	68
Tabla 14. Distancia de Mahalanobis de los caracteres vegetativos y reproductivos en especies con cuatro espinas centrales del complejo <i>S. crispatus</i> . ....	68
Tabla 15. Coeficientes canónicos de las dos primeras funciones para caracteres vegetativos y reproductivos para los miembros del complejo <i>S. crispatus</i> con tres espinas centrales. ....	70
Tabla 16. Número y porcentaje de individuos correctamente clasificados a partir del análisis discriminante clasificatorio para especies con tres espinas centrales del complejo <i>S. crispatus</i> . ....	71

Tabla 17. Distancia de Mahalanobis de los caracteres vegetativos y reproductivos en especies con tres espinas centrales del complejo *S. crispatus* .....71

## RESUMEN

*Stenocactus* (Cactaceae) es un género complejo debido al pobre entendimiento de las especies, resultado de los escasos trabajos taxonómicos. La primera investigación bibliográfica del uso de los nombres del género resultó en el reconocimiento de únicamente seis especies y un complejo de 16 nombres asociados a *Stenocactus crispatus* por parte de Nigel Paul Taylor. El complejo *S. crispatus* se caracteriza por plantas con pigmentos florales que varían del púrpura oscuro al rosa purpúreo y por la gran variabilidad morfológica que exhiben sus tallos. El presente trabajo planteó la delimitación de las especies del complejo *S. crispatus* evaluando caracteres del tallo, flor y semillas, mediante análisis morfométricos, así como la identificación de aquellos caracteres que permitan discriminar taxones. Por medio de Análisis Canónico Discriminante y Análisis Canónico Clasificadorio aplicados a 23 caracteres morfológicos cuantitativos (15 vegetativos y ocho reproductivos) se reconocieron ocho especies (*S. anfractuosus*, *S. crispatus*, *S. dichroacanthus*, *S. heteracanthus*, *S. lamellosus*, *S. obvallatus*, *S. pentacanthus* y *phyllacanthus*). La longitud de la flor, el número de espinas centrales y radiales, la orientación de la espina central media y espina central lateral derecha y la longitud de la semilla resultaron informativos para la delimitación de las especies. El uso de la micromorfología de la semilla como herramienta taxonómica resultó de nula utilidad para reconocer especies. Se espera que los caracteres diagnósticos encontrados en este trabajo puedan ser evaluados en las demás especies que integran al género *Stenocactus*.

# ABSTRACT

*Stenocactus* (Cactaceae) is a complex genus due to poor understanding of the species derived from a scarce taxonomic work. The first bibliographical investigation about the use of the names of the genus resulted in recognition of only six species and one complex of 16 names associated with *Stenocactus crispatus* by Nigel Paul Taylor. The *S. crispatus* complex is characterized by plants with floral pigments that vary from dark purple to purple pink and by the great morphological variability exhibited in their stems. The present study proposed the delimitation of the *S. crispatus* species' complex which evaluated stem, flower and seed characters, through morphometric analyses, as well as the identification of those characters that allow taxa to be discriminated against. Eight species were identified (*S. anfractuosus*, *S. crispatus*, *S. dichroacanthus*, *S. heteracanthus*, *S. lamellosus*, *S. obvallatus*, *S. pentacanthus* and *S. phyllacanthus*) by means of Canonical Discriminant Analysis and Canonical Classificatory Analysis applied to 23 quantitative morphological characters (15 vegetative and eight reproductive). The length of the flower, the number of central and radial spines, the orientation of the middle central spine and right lateral central spine, and the length of the seed were informative for the delimitation of the species. The use of the seed's micromorphology as a taxonomic tool was useless to identify species. It is expected that the diagnostic characters found in this study can be evaluated in the other species that make up the genus *Stenocactus*.

# INTRODUCCIÓN

La sistemática es el estudio científico de la diversidad de los organismos y sus objetivos principales radican en describir y descubrir especies, así como determinar las relaciones filogenéticas de los taxones (Simpson, 1961; Wiens, 2007). Dentro de la sistemática, la delimitación e identificación de especies son actividades particularmente trascendentales, puesto que permiten describir a las especies, como condición primordial para darles nombre y clasificarlas (Morrone, 2013). La delimitación de especies se puede entender como el proceso de establecimiento de los límites entre ellas (Wiens, 2007) y su importancia es crítica en áreas como la biología de la conservación y la biología evolutiva (Yang y Rannala, 2010).

Los atributos morfológicos son los más empleados en la sistemática y continúan siendo fundamentales para la identificación y clasificación (Stevens, 1986; Morrone, 2013). El estudio de las poblaciones naturales es una actividad importante para la identificación de especies (Meyrán, 1979), puesto que permite comprender la variación morfológica en los diferentes grupos de organismos y de esta manera reconocer caracteres diagnósticos para la delimitación de los taxones (Pino-Bodas *et al.*, 2011).

El género *Stenocactus* (K. Schum.) A. W. Hill (Cactaceae, Cactoideae, Cacteae) es endémico de México y se encuentra distribuido en los estados de Oaxaca, Tlaxcala, Puebla, Estado de México, Ciudad de México, Hidalgo, Querétaro, Guanajuato, San Luis Potosí, Jalisco, Aguascalientes, Zacatecas, Coahuila, Tamaulipas y Nuevo León (Meyrán, 1980; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Guzmán *et al.*, 2003). Incluye a plantas pequeñas (no mayores de 12 cm de diámetro), generalmente solitarias, con costillas numerosas (generalmente 25 a 55 y en ocasiones hasta cerca de 120) y onduladas, con areolas espaciadas, flores campanuladas o en forma de embudo y con escamas en el pericarpelo (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Hunt *et al.*, 2006).

*Stenocactus* es un género de fácil reconocimiento dentro de la familia Cactaceae, pues casi todas las especies que lo integran se caracterizan por presentar costillas numerosas, delgadas, más o menos onduladas y sinuadas. Sin embargo, las especies son difíciles de identificar y delimitar debido a la gran variación que presentan los tallos (generalmente tres o cuatro espinas centrales, en algunas especies de una a dos y en algunas otras hasta nueve, espinas radiales 2-25 y tallos pequeños no mayores a 12 cm de diámetro) lo cual, ha llevado al supuesto de que existen numerosas especies (Bravo-Hollis, 1969; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001). Taylor (1979) realizó la primera sinopsis bibliográfica para *Stenocactus* reconociendo sólo seis especies (*S. coptonogonus* (Lem.) A. Berger, *S. crispatus* (DC.) A. Berger, *S. multicostatus* (Hildm.) A. Berger, *S. phyllacanthus* (Mart.) A. Berger, *S. sulphureus* (A. Dietr.) Bravo y *S. vaupelianus* (Werderm.) F.M. Knuth). De éstas seis especies, *S. crispatus* destaca por formar un complejo de 16 nombres (*E. guerraianus* (Backeb), *E. kellerianus* (Krainz), *E. multiareolatus* (Bravo), *S. anfractuosus* (Mart.) A. Berger, *S. arrigens* (Link) A. Berger, *S. bustamantei* (Bravo), *S. confusus* (Britton & Rose) F.M. Knuth, *S. crispatus*, *S. dichroacanthus* (Mart.) A. Berger, *S. heteracanthus* (Muehlenpf.) A. Berger, *S. lamellosus* (A. Dietr.) A. Berger, *S. lancifer* (A. Dietr.) A. Berger, *S. lexarzai* (Bravo), *S. obvallatus* (DC.) A. Berger, *S. pentacanthus* (Lem.) A. Berger y *S. violaciflorus* (Quehl) A. Berger). Dicho complejo se caracteriza por la ausencia de pigmento floral amarillo y por la gran variabilidad morfológica que presentan sus individuos (número de costillas, forma, tamaño, y color de espinas), inclusive dentro de una misma población. Por consiguiente, en el presente trabajo se pretende corroborar si los nombres que conforman el complejo *S. crispatus* pertenecen a una misma especie o si es posible delimitar otros taxones, a partir de análisis morfométricos, en particular técnicas de estadística multivariada (análisis discriminante canónico y clasificatorio) para atributos vegetativos y reproductivos.



# OBJETIVOS

## Objetivo general

- Delimitar las especies del complejo *S. crispatus* Taylor (1979), evaluando un conjunto de caracteres del tallo, flor y semilla, mediante análisis morfométricos.

## Objetivos particulares

- Describir la variación de los caracteres vegetativos y reproductivos que se evaluarán para la delimitación de las especies del complejo *S. crispatus*.
- Identificar los caracteres morfométricos que permitan discriminar a las especies que conforman el complejo *S. crispatus*.

# ANTECEDENTES

## Historia taxonómica del género *Stenocactus*

Schumann (1898) propuso el nombre *Stenocactus* como un subgénero dentro del género *Echinocactus* Link et Otto, en el cual agrupó a un peculiar grupo de pequeñas biznagas, caracterizadas por tener numerosas costillas sumamente delgadas y flores pequeñas con escamas (Sánchez-Mejorada, 1981).

Britton y Rose (1922) fragmentaron a *Echinocactus* dando origen a nuevos géneros. Entre los taxones segregados se encontraba *Stenocactus* de Schumann, pero en el proceso de revisión bibliográfica, encontraron que ciertas especies de este grupo fueron incluidas en un género llamado *Echinofossulocactus* Lawr., por Lawrence (1841), quien incluyó 36 especies descritas en tres secciones diferentes (Sánchez-Mejorada, 1981). La sección denominada *Glatiatores* Lawr., contenía 10 especies con el nombre de *Echinofossulocactus*, mientras que las dos secciones restantes incluyeron a especies pertenecientes a los géneros *Ferocactus* Britton y Rose., *Astrophytum* Lemaire., *Thelocactus* (Schumann) Britton et Rose., y *Echinocactus* Link & Otto. (Hunt, 1980).

Bajo la interpretación de Anderson (2001), resucitaron el nombre *Echinofossulocactus*, eligiendo a *E. coptonogonus* como lectotipo por ser la primera especie en la lista de Lawrence. El nombre *Echinofossulocactus* no fue aceptado por la comunidad botánica, especialmente por Carlos Spegazzini (1923), quien en su trabajo “Breves notas cactológicas” excluyó a *Echinofossulocactus* argumentando, entre las causas, ser un nombre anárquico y demasiado largo, por tal razón lo sustituyó por *Brittonrosea* Spegazzini. No obstante, el nombre fue considerado superfluo, con base en el Código de Nomenclatura Botánica (Tjaden, 1982). De igual forma se propuso la abreviación

*Efosus* por Orcutt en 1926, siendo rechazado por ser la abreviatura del nombre más antiguo (Heath, 1989).

Hunt (1980) realizó un análisis de los problemas nomenclaturales y taxonómicos relacionados con este grupo de cactáceas, llegando a la conclusión que *Echinocactus helophorus* Lem. (*E. platyacanthus*) concordaba mejor como lectotipo dentro de la lista Lawrence y lo propuso como nuevo lectotipo de *Echinofossulocactus*, convirtiéndolo, de esta manera, en un sinónimo de *Echinocactus* (Anderson, 2001). Brummitt (1987), en su reporte del Comité para Spermatophyta en 1987, sobre la resolución del nombre correcto para el género, menciona que, tras la lectotipificación de Hunt en 1980, el nombre *Echinofossulocactus* pasa a ser un sinónimo de *Echinocactus*, ocasionando que la conservación de *Stenocactus* ya no fuera necesaria, al ser el nombre correcto para el género.

## **Las especies de *Stenocactus***

Las especies de *Stenocactus* presentan varios caracteres morfológicos comunes (costillas delgadas, onduladas y sinuadas); sin embargo, también existen otros caracteres con gran variación (número y forma de espinas, número de costillas y color de la flor, por mencionar algunos). Aunado a lo anterior, las numerosas descripciones de especies hechas en forma deficiente, algunas veces basadas en un solo ejemplar, y en la mayoría de los casos, sin que se hubiera preservado el material original y sin ilustración, la falta de observación de las variaciones de una población y la carencia del registro de las localidades en numerosas descripciones, han contribuido a aumentar la confusión en delimitar las especies de este género (Meyrán, 1972; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

Britton y Rose (1963) reconocieron 22 especies y de acuerdo con sus observaciones en campo, el número de especies reconocidas debería ser mayor. Dicha propuesta fue retomada por Bravo-Hollis

y Sánchez-Mejorada (1991), aceptando 21 especies, pero con novedades congruentes con la nueva información disponible para ese tiempo.

Taylor (1979) realizó la primera sinopsis bibliográfica sobre taxonomía y nomenclatura, ofreciendo una evaluación sobre los nombres publicados, concluyendo que solo deben reconocerse seis especies. Dentro de estas seis especies, destaca *S. crispatus*, por formar un complejo de 16 nombres (*E. guerraianus*, *E. kellerianus*, *E. multiareolatus*, *S. anfractuosus*, *S. arrigens*, *S. bustamantei*, *S. confusus*, *S. crispatus*, *S. dichroacanthus*, *S. heteracanthus*, *S. lamellosus*, *S. lancifer*, *S. lexarzai*, *S. obvallatus*, *S. pentacanthus* y *S. violaciflorus*).

Por otro lado, Anderson (2001), con base en el Grupo Internacional de Sistemática de las Cactaceae, aceptó 10 especies, dentro de las cuales, tres se encuentran en una categoría incierta (*S. hastatus*, *S. rectispinus* y *S. sulphureus*). Meyrán (2003) realizó una clave taxonómica basada principalmente en caracteres de las espinas y flores, reconociendo 20 especies.

Hunt *et al.* (2006) reconoció ocho especies, remarcando la enorme variación que poseen las especies y el gran número de nombres que deben ser descartados, por tener deficiencias en su descripción original. Las especies aceptadas por cada taxónomo se presentan en la Tabla 1.

Tabla 1. Especies aceptadas de *Stenocactus* por diferentes taxónomos.

Espece	Britton y Rose, 1963	Taylor, 1979	Bravo, 1991	Anderson, 2001	Hunt, <i>et</i> <i>al.</i> 2006	Meyrán, 2003
<i>S. albatu</i> (A. Dietr) F.M. Knuth	X		X			X
<i>S. anfractuosus</i> (Mart.) A. Berger	X		X			X
<i>S. arrigens</i> (Link) A. Berger	X		X			X
<i>S. boedekerianus</i> (A. Berger)	X		X			X
<i>S. confusus</i> (Britton & Rose) F.M. Knuth	X					

<i>S. coptonogonus</i> (Lem.) A. Berger	X	X	X	X	X	X
<i>S. crispatus</i> (DC.) A. Berger	X	X	X	X	X	X
<i>S. dichroacanthus</i> (Mart.) A. Berger	X		X			
<i>S. gladius</i> (Link & Otto) A. Berger	X					
<i>S. grandicornis</i> (Lem.) A. Berger	X					
<i>S. hastatus</i> (Hopffer) A. Berger	X			X		
<i>S. heteracanthus</i> (Muehlenpf.) A. Berger	X		X			X
<i>S. lancifer</i> (A. Dietr.) A. Berger	X		X			
<i>S. lamellosus</i> (A. Dietr.) A. Berger	X		X			X
<i>S. lloydii</i> (Britton & Rose) A. Berger	X		X			X
<i>S. multicostatus</i> (Hildm.) A. Berger	X	X	X	X	X	X
<i>S. obvallatus</i> (DC.) A. Berger	X		X	X	X	X
<i>S. ochoterenanus</i> (Tiegel)				X	X	X
<i>S. pentacanthus</i> (Lem.) A. Berger	X		X			X
<i>S. phyllacanthus</i> (Mart.) A. Berger	X	X	X	X	X	X
<i>S. rectispinus</i> (Schmoll)				X		
<i>S. spinosus</i> (Wegener) P.V. Heath						X
<i>S. sulphureus</i> (A. Dietr.) Bravo		X	X	X	X	X
<i>S. tetraxyphus</i> (Otto ex K. Schum.) A. Berger			X			X
<i>S. tricuspидatus</i> (Scheidw.) Britton & Rose	X					
<i>S. vaupelianus</i> (Werderm.) F.M. Knuth		X	X	X	X	
<i>S. violaciflorus</i> (Quehl) A. Berger	X					X

<i>S. wippermannii</i> (Muehlenpf.) A. Berger	X		X			
<i>S. zacatecasensis</i> (Britton & Rose) A. Berger	X		X			X

## El complejo *Stenocactus crispatus*

Taylor (1979) llevó a cabo una investigación bibliográfica del uso de los nombres del género *Stenocactus*, llegando a la conclusión de que, de los 36 epítetos válidamente publicados, solo seis nombres (*S. coptonogonus*, *S. crispatus*, *S. multicostatus*, *S. phyllacanthus*, *S. sulphureus* y *S. vaupelianus*) se deben considerar como taxones distintivos. El resto de los epítetos los refirió como sinónimos probables a los anteriores. También refirió que los siguientes nombres son conespecíficos con *S. crispatus*: *E. guerraianus*, *E. kellerianus*, *E. multiareolatus*, *S. anfractuosus*, *S. arrigens*, *S. bustamantei*, *S. confusus*, *S. dichroacanthus*, *S. heteracanthus*, *S. lamellosus*, *S. lancifer*, *S. lexarzai*, *S. obvallatus*, *S. pentacanthus* y *S. violaciflorus*.

Las flores de este complejo poseen pigmentos florales que varían del púrpura oscuro, rosa purpúreo y lila en la franja central de los segmentos internos del perianto, mientras que el borde es blanco. Sin embargo, algunas especies pueden presentar bordes rosas a lila, con la franja media más intensa. Por otra parte, la franja media puede ser variable entre especies y en ocasiones es indiscernible o no se presenta (Meyrán, 1981).

Este complejo exhibe una distribución amplia dentro del territorio mexicano, abarcando los estados de Oaxaca, Tlaxcala, Puebla, Estado de México, Ciudad de México, Hidalgo, Querétaro, Guanajuato, San Luis Potosí, Jalisco, Aguascalientes, Zacatecas, Coahuila, Tamaulipas y Nuevo León (Figura 1).

Dentro del complejo *S. crispatus*, tres nombres fueron publicados de plantas cultivadas en Europa, pero refirieron a México como procedencia, sin asignar tipo y con ausencia de datos de flor y fruto

en el protólogo (Taylor, 1979): *Echinocactus anfractuosus* (*S. anfractuosus*) y *E. dichroacanthus* (*S. dichroacanthus*) descritos por Martius (1837) y *E. pentacanthus* (*S. pentacanthus*.) publicado por Lemaire (1838).

Cuatro nombres se publicaron con base en plantas cultivadas en Europa, con origen en México, sin designar tipo y con descripción de la flor (Taylor, 1979): *E. arrigens* (*S. arrigens*) publicado por Link (1840), *Echinofossulocactus confusus* (*S. confusus*) descrito por Britton y Rose (1922), *E. lancifer* (*S. lancifer*) y *E. lamellosus* (*S. lamellosus*) publicados por Dietrich en 1839 y 1847, respectivamente.

Cuatro nombres se publicaron con localidad tipo y con ilustración en el protólogo, que se puede considerar como el tipo (Taylor, 1979): *S. bustamantei* descrita por Bravo-Hollis (1937), basado en plantas procedentes de Hidalgo, *E. violaciflorus* (*S. violaciflorus*), descrita por Quehl (1912), basado en plantas de Zacatecas, *S. lexarzai* publicado por Bravo (1937), con base en plantas de Real del Monte, Hidalgo y *Echinofossulocactus multiareolatus*, publicado por Bravo-Hollis (1959), basado en plantas de Apam, Estado de México.

Un nombre se publicó con localidad tipo, pero con descripción deficiente y sin designación de tipo (Taylor, 1979): *E. heteracanthus* (*S. heteracanthus*), descrito por Muehlenpfordt (1845), basado en plantas de Real del Monte, Hidalgo.

Dos nombres fueron publicados con localidad de procedencia, pero sin asignar tipo y con descripción de la flor (Taylor, 1979): *Echinofossulocactus kelleranus* descrito por Krainz (1946) con base en plantas de Schmoll, Cadereyta, Querétaro y *Echinofossulocactus guerraianus* publicado por Backeberg (1942), basado en plantas de Barranca de Venados, Hidalgo.

Dos nombres se encuentran lectotipificados, pero se desconoce la localidad tipo (Taylor, 1979): *Cactus crispatus* (*S. crispatus*) y *Cactus obvallatus* (*S. obvallatus*), ambos descritos por Candolle (1828).

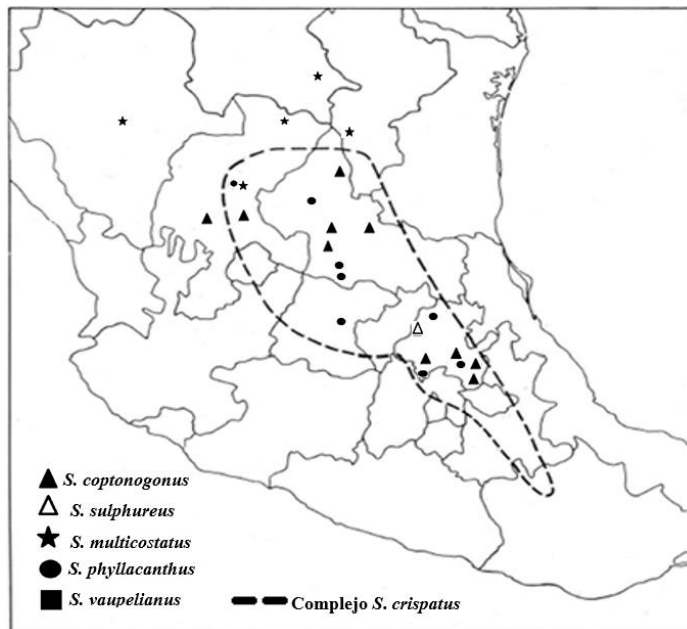


Figura 1. Distribución de las especies de *Stenocactus* y el complejo *S. crispatus*, tomado de Taylor (1979).

## Estudios morfológicos en *Stenocactus*

Aunque existen escasos trabajos taxonómicos en *Stenocactus*, hay antecedentes sobre comparaciones morfológicas, que permiten la identificación de algunas especies.

Meyrán (1981), a través de un extenso trabajo en campo, separó a las especies del género *Stenocactus* en dos grupos con base en la forma y dimensión de las flores. El primero de ellos se caracteriza por la presencia de flores grandes (25-40 mm), infundibuliformes, con una porción tubular, de 13-15 mm de longitud y 4.6 mm de diámetro, con escamas dispuestas frecuentemente en forma laxa, y una cavidad nectarial de 7-9 mm. Especies como *S. heteracanthus*, *S. lamellosus* y *S. obvallatus*, presentan flores con dichas características. El segundo grupo lo integran especies que exhiben flores pequeñas (menores a 20 mm), cortamente infundibuliformes a campanuladas,



con tubo corto, de 3 a 4 mm de longitud, siendo *S. arrigens*, *S. crispatus* y *S. phyllacanthus* quienes representan dicho grupo.

La diferenciación entre espinas centrales y radiales en el tallo es una de las razones por la cual la identificación de especies es una actividad compleja en *Stenocactus*, pues está sujeta a la interpretación arbitraria de las espinas. Bravo-Hollis (1969) menciona que la denominación de espinas centrales debe estar enfocada a lo morfológico (grosor, longitud y color) y no a la posición que éstas guardan en la areola. Al aclarar las diferencias entre las espinas radiales y centrales, Meyrán (1972) toma la decisión de dividir al género en dos grupos, de acuerdo al número de espinas centrales, aquellas que tienen tres y las que presentan cuatro; sin embargo, existen excepciones en donde en una misma localidad hay individuos con tres o cuatro como en el caso de *S. anfractuosus* (Meyrán, 1973b).

El estudio de las semillas, en numerosos grupos de angiospermas ha confirmado su importancia tanto en caracteres morfológicos como morfométricos dentro de la taxonomía de grupos particulares (Brisson y Peterson, 1976; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2006; Aquino *et al.*, 2019). Además, se considera que los rasgos de las semillas son estables y poco afectados por factores ambientales (Anderson, 2001). En *Stenocactus*, las semillas han sido un carácter poco estudiado, pese a los escasos atributos de importancia taxonómica que caracteriza al género. De manera general, se ha reportado que las semillas son pequeñas, con testa ampliamente reticulada, de color negro marrón brillante, con superficie cóncava e hilo basal amplio y truncado (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001). A nivel de especie, Scheinvar (1982) realizó descripciones de las semillas que ya incluían la dimensión (largo y ancho) en *S. anfractuosus*, *S. heteracanthus*, *S. obvallatus*, *S. coptonogonus*, *S. dichroacanthus*, *S. phyllacanthus* y *S. crispatus*.

Rangel (2009) describió características morfológicas de la semilla en *Stenocactus*, logrando reconocer atributos como la longitud de la semilla y la región hilo-micropilar, la forma y color en

*S. albatrus*, *S. anfractuosus*, *S. arrigens*, *S. coptonogonus*, *S. crispatus*, *S. dichroacanthus*, *S. heteracanthus*, *S. lamellosus*, *S. obvallatus*, *S. ochoterenanus*, *S. sulphureus*, *S. tetraxyphus* y *S. vaupelianus*.

## **Delimitación de especies en la familia Cactaceae**

La delimitación de especies en Cactaceae es un ejercicio complejo debido a la inherente plasticidad fenotípica que presentan (Nobel, 1978), aunado a la escasez de trabajos sobre las causas de la variación morfológica (López-Borja *et al.*, 2017).

El uso de la morfología para la delimitación de especies en Cactaceae, en conjunto con técnicas de estadística multivariada (análisis de conglomerados, análisis de componentes principales, análisis discriminantes), ha demostrado ser de gran utilidad para reconocer la variabilidad morfológica de las especies y delimitar grupos que exhiben una complejidad taxonómica (Mota-Lambert *et al.*, 2006; Arroyo-Cosultchi *et al.*, 2010; Aquino, 2014).

Para las especies que conforman el complejo *Coryphantha elephantidens*, Vázquez-Benítez (2007) realizó un estudio para definir los límites de la variabilidad morfológica y demarcar unidades reconocibles. Mediante técnicas de estadística multivariada (análisis de conglomerados y análisis de componentes principales) delimitó a *C. bumamma* (C. Ehrenb.) Britton & Rose de *C. retusa* (Pfeiff.) Britton & Rose, siendo las espinas radiales subuladas y la proporción del ancho de los tubérculos, los caracteres que las delimitan.

Sánchez *et al.* (2013) llevaron a cabo un trabajo de delimitación de especies del género *Echinocereus* sección *Triglochidiati*. Las funciones canónicas 1 y 2 del análisis discriminante canónico aplicado a caracteres vegetativos explicaron 74.1 % y 15.6% de la variabilidad total, además de reconocer cuatro grupos. Un segundo análisis discriminante canónico para caracteres

vegetativos y reproductivos arrojó que la función canónica 1 y 2 en conjunto explicaron 82.3% de la variación total, reconociendo seis grupos.

Tapia *et al.* (2016) evaluaron la morfometría de las variables de orientación y tamaño de las espinas, con el propósito de investigar patrones de espinación en la delimitación de especies del género *Neobuxbaumia*, ante la ausencia de caracteres reproductivos. A partir de la aplicación de un análisis discriminante canónico se llegó a la conclusión que la orientación y longitud de las espinas radiales y centrales, mostraron potencial para identificar a la mayoría de las especies de *Neobuxbaumia*, además, mediante un análisis canónico clasificatorio las especies identificadas *a priori* como *N. tetetzo* se agruparon correctamente en un 86%, mientras que *N. sanchesmejoradae*, *N. mezcalsensis* y *N. squamulosa* presentaron un porcentaje de agrupación correcta más bajo (80% a 85%).

Cervantes (2017) realizó un estudio para determinar los límites entre especies que conforman el complejo *Echinocereus parkeri* dentro de la sección *Costati*. Mediante un análisis discriminante canónico y discriminante clasificatorio, se identificaron tres especies (*E. parkeri* N.P. Taylor, *E. rayonesensis* N.P. Taylor y *E. nivosus* Glass & R.A. Foster), con cinco caracteres diagnósticos: número de espinas radiales y centrales, posición angular de la espina radial R4, número de costillas y la relación altura/diámetro del tallo.

Para *Stenocactus* se tienen pocos trabajos de delimitación de especies, destacando el realizado por Martínez (2010), quien a partir de herramientas de estadística multivariada (análisis de componentes principales, análisis canónico discriminante y análisis discriminante clasificatorio), aplicadas exclusivamente a caracteres vegetativos en ejemplares de herbario, logró delimitar a *S. coptonogonus*, *S. crispatus*, *S. lamellosus*, *S. ochoterenanus*, *S. obvallatus*, *S. phyllacanthus*, *S. sulphureus* y *S. zacatecasensis*. Entre los caracteres significativos reportados se encuentran el tipo de costilla, número de espinas radiales, tipo de espinación, presencia de espina central, orientación de la espina central y la rigidez de la espina sub-central media.

A pesar de que el género *Stenocactus* es endémico de México y posee una distribución amplia dentro del territorio, los estudios de delimitación de especies son escasos. El complejo *S. crispatus* es un claro ejemplo, pues se le han asignado alrededor de 16 nombres, basándose únicamente en revisiones bibliográficas sin un correspondiente estudio de campo. Ante la falta de estudios de poblaciones silvestres de *Stenocactus*, el presente trabajo plantea la delimitación de especies del complejo *S. crispatus* (Taylor, 1979), a partir de la aplicación de análisis morfométricos, en particular técnicas de estadística multivariada (análisis discriminante canónico y clasificatorio), para evaluar atributos vegetativos y reproductivos.

# MATERIALES Y MÉTODOS

## Revisión de literatura

Se realizó una revisión bibliográfica enfocada a la taxonomía, distribución y delimitación de las especies del complejo *S. crispatus*, con la finalidad de prescindir de sinónimos nomenclaturales, obtención de datos fenológicos para la colecta en campo y buscar los caracteres morfológicos para la delimitación de especies.

De acuerdo a las propuestas de clasificación de Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) y Meyrán (2003), las cuales, son resultado del estudio de poblaciones en campo, se evaluaron siete nombres del complejo *S. crispatus* (*S. anfractuosus*, *S. crispatus*, *S. dichroacanthus*, *S. heteracanthus*, *S. lamellosus*, *S. obvallatus* y *S. pentacanthus*) y se añadió a *S. phyllacanthus* con el propósito de encontrar algún carácter vegetativo que permita diferenciarlo ante la ausencia de caracteres florales en gran parte del año.

## Trabajo en campo

Con base en la revisión del herbario se visitaron 18 puntos de muestreo, que comprenden la distribución de las especies del complejo *S. crispatus* (Tabla 2; Figura 2) en los meses de octubre a febrero de los años 2017 y 2018. En cada sitio se registraron 10 individuos y se tomaron tres fotografías por planta, con escala, para la toma de datos de espinas. Se colectaron dos individuos por sitio de muestreo, con el propósito de cultivarlas en la colección de Cactáceas del JB-IB, UNAM y recolectar flores y semillas para complementar la matriz de datos para los análisis estadísticos de este trabajo. Se recolectaron de 10 a 20 flores por localidad, cuando las plantas se encontraban en etapa reproductiva. Las flores fueron fotografiadas con escala, posteriormente se realizaron cortes longitudinales para otra toma fotográfica. Finalmente se herborizaron o fueron

fijadas en una solución de FAA (Formaldehído, agua destilada, alcohol etílico, ácido acético; relación 10: 35: 50: 5, respectivamente) para su conservación. Se recolectaron frutos para la obtención de semillas, las cuales, se guardaron en bolsas de papel celofán rotuladas. Todas las localidades fueron georreferenciadas con un GPS Garmin eTrex Vista H.

Tabla 2. Localidades y coordenadas de recolectas de especies del complejo *S. crispatus*.

Especie	Localidad	No de colecta	Individuos muestreados	Coordenadas geográficas	Altitud (ms.n.m)
<i>S. crispatus</i>	Tepelmeme, Oaxaca	MF 006	10	17° 53' 45.6" N 97° 25' 08.5" W	2284
	Santiago Amatlán, Oaxaca	DA 13	10	17° 33' 15.9" N 97° 12' 39.5" W	2356
	Esperanza, Puebla	MF 007	10	18° 50' 40.7" N 97° 22' 53.4" W	2493
<i>S. obvallatus</i>	Tequixquiac, Estado de México	MF 017	10	19° 53' 46.9" N 99° 10' 18.2" W	2366
<i>S. heteracanthus</i>	Actopan, Hidalgo	MF 008	10	20° 11' 07.6" N 98° 55' 11" W	2462
	Real del Monte, Hidalgo	MF 016	10	20° 07' 46.3" N 98° 40' 56.8" W	2886
<i>S. lamellosus</i>	Peña Miller, Querétaro	MF 005	10	21° 09' 24.2" W 99° 50' 03.3" N	2267
<i>S. anfractuosus</i>	Metzquititlán, Hgo	MF 001	10	20°23' 56.0" N 98° 37' 28.9" W	1841
<i>S. phyllacanthus</i>	San Luis de la Paz, Guanajuato	SA 2253	10	21° 9' 50.4" N 100° 30' 0.4" W	2253
	Tierra Nueva, San Luis Potosí	MF 014	10	21° 41' 41.7" N 100° 39' 32.3" W	1965
<i>S. pentacanthus</i>	San José Iturbide, Guanajuato	MF 011	10	20° 00' 37" N 100 21' 31.5" W	2148
	San Luis de la Paz, Guanajuato	MF 012	10	21° 10' 27.1" N 100° 29' 46.6" W	2196
	Dr Mora, Guanajuato	MF 013	10	21° 07' 04.2" N 100° 17' 19.5" W	2226
	San Diego de la Unión, Guanajuato	SA 2254	10	21° 27' 0.02" N 100° 42' 7.9" W	2093
	Boyé, Querétaro	MF 004	10	20° 40' 39" N 99° 44' 13.9" W	2114
	Gandhó, Hidalgo	MF 010	10	20° 30' 35.5" N 99° 41' 27.2" W	1758
<i>S. dichroacanthus</i>	Chilcuahutla, Hgo	MF 009	10	20° 22' 01" N 99° 15' 24.2" W	2020
	El Vergel, Guanajuato	MF 015	10	21° 22' 32.3" N 100° 22' 06.9" W	1650

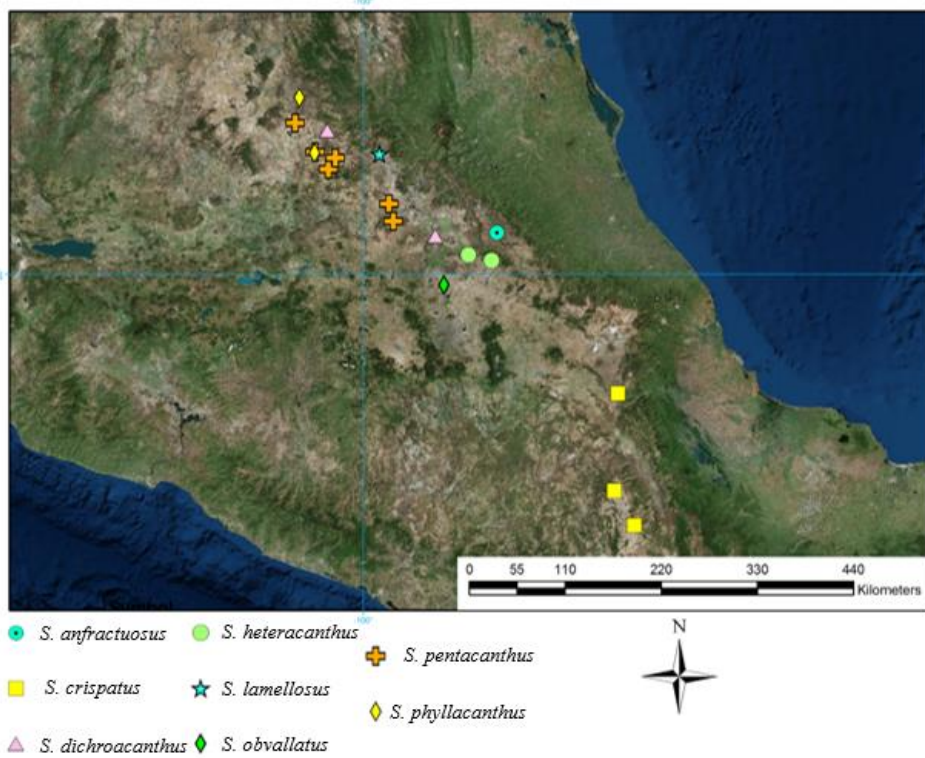


Figura 2. Distribución geográfica de las especies colectadas del complejo *S. crispatus*

## Morfología

Se eligieron un total de 23 caracteres morfológicos cuantitativos (Tabla 3), de los cuales, 15 son vegetativos (atributos del tallo, específicamente espinas) y ocho reproductivos. De los ocho reproductivos, cinco son florales y tres son seminales.

Con base en el estudio previo de Martínez (2010), en esta tesis se decide que los caracteres vegetativos a analizar son las espinas, dado que, únicamente estos caracteres funcionaron para el reconocimiento de especies.

La terminología de los caracteres morfológicos del tallo se basó en la clave de identificación de las especies de *Stenocactus* de Meyrán (2003). A su vez, la terminología de los atributos reproductivos se fundamentó en Anderson (2001) para el caso de las flores, y en Barthlott y Hunt (2000) para las semillas.

## Espinas

En *Stenocactus*, la diferencia entre espinas centrales y radiales no solo radica en la posición que ocupan dentro de la areola, el grosor, longitud y el color, son elementos importantes al momento de diferenciarlas (Meyrán, 1972). Las espinas centrales se caracterizan por ser de mayor longitud que las radiales, y posicionarse en la parte superior de la areola. Por lo general, el número de espinas centrales divide a las especies en tres grupos: plantas que tienen tres espinas centrales constantes, aquellas que presentan cuatro espinas constantes y una tercera categoría, donde en una misma población pueden existir individuos con tres o cuatro espinas, inclusive en un mismo individuo (Meyrán, 2003). Para este estudio las espinas centrales se clasificaron en espina central media, lateral derecha, lateral izquierda y superior (Figura 3).

Bravo (1969) menciona que las espinas radiales, generalmente son más pequeñas y menos anchas que las espinas centrales y se localizan en la zona basal de la areola (Figura 3), aunque en ocasiones se pueden encontrar en la parte apical de la misma. Para este trabajo, el primer par de espinas radiales, que se encuentran cercanas a los  $180^\circ$ , se clasificaron en espina radial *a* derecha y espina radial *a* izquierda. Los siguientes pares de espinas se establecieron de la misma manera, hasta la letra *h*; las espinas radiales localizadas en el ápice de la areola se nombraron espinas radiales superiores y se les asignó la letra *s* (Figura 4). Se evaluaron los caracteres cuantitativos seleccionados (Tabla 3) de cinco areolas por individuo, para un total de 10 plantas por localidad, por medio de fotografías adquiridas en campo y el uso del programa ImageJ ver.1.48b. Dada la posición paralela de las espinas centrales (superiores y laterales) y radiales con respecto al eje de la areola, la posición angular de éstas se evaluó utilizando un esquema  $0-360^\circ$ . La espina central media al ser porrecta, su orientación se evaluó de manera perpendicular al plano de la areola utilizando un esquema  $0-180^\circ$ . La orientación de la espina central media se definió de acuerdo a



los grados de inclinación que presentó: difusa ( $46^{\circ}$ - $75^{\circ}$ ), divaricada ( $76^{\circ}$ - $105^{\circ}$ ) reclinada ( $106^{\circ}$ - $135^{\circ}$ ) y descendente ( $136^{\circ}$ - $165^{\circ}$ ), Moreno (1984).

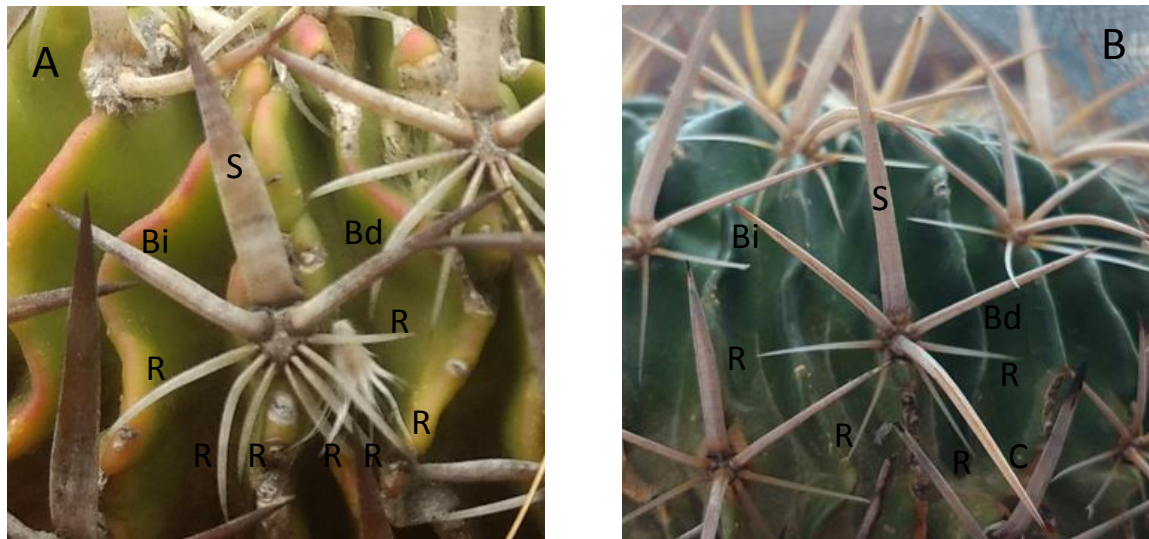


Figura 3. Espinas centrales y radiales en *Stenocactus*. A) Ejemplar con tres espinas centrales. B) Ejemplar con cuatro espinas centrales. S. Espina central superior. Bd. Espina central lateral derecha. Bi. Espina central lateral izquierda. C. Espina central media. R. Espinas radiales.

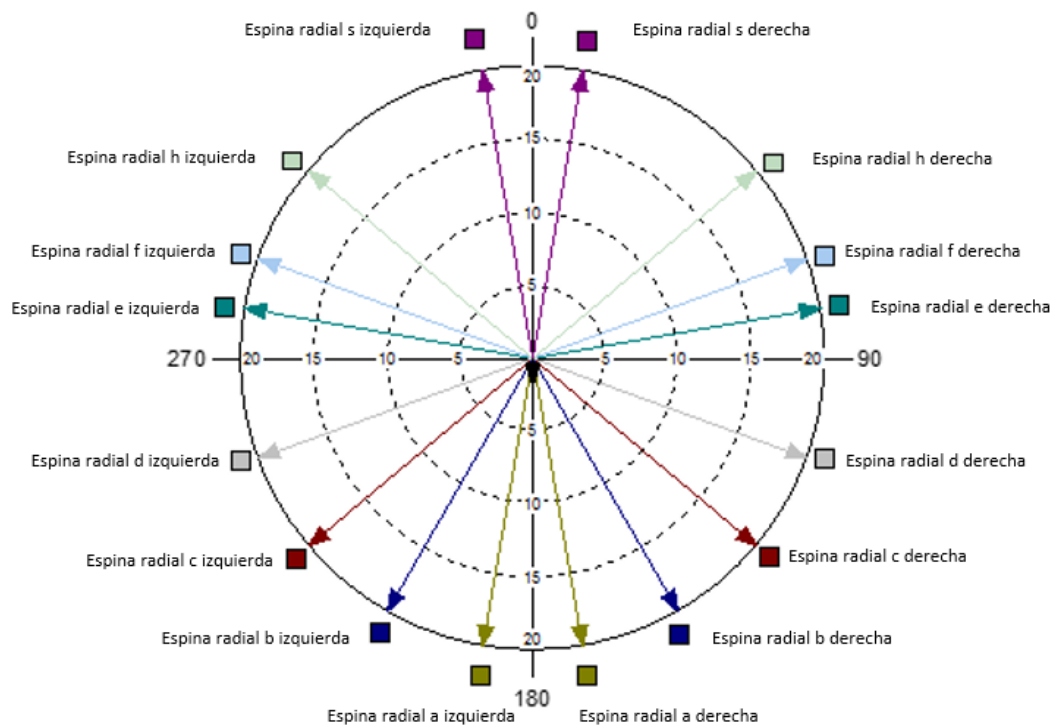


Figura 4. Categorización de las espinas radiales en *Stenocactus*.

## Flores

Las flores se obtuvieron en campo, como también en invernadero, a partir de los ejemplares que se depositaron en la colección de cactáceas del Jardín Botánico, en dos periodos que comprendieron de octubre a marzo, durante los años 2017-2018 y 2018-2019. Las flores se recolectaron al tercer día de antesis, para evitar una toma de datos en diferentes estadios de la misma. Veinte flores por localidad fueron cortadas longitudinalmente y se fotografiaron con escala métrica. Mediante el programa ImageJ ver.1.48b se midieron los caracteres cuantitativos correspondientes (Tabla 3; Figura 5).



Figura 5. Caracteres cuantitativos evaluados en flor. A. Longitud. B. Longitud de pericarpelo. C. Longitud de perianto. D. Ancho del tubo receptacular a la altura de la primera serie de estambres. E. Longitud del estilo.

## Semillas

Las muestras de semillas se consiguieron de frutos procedentes de 13 localidades. En el caso de las colectas MF 004, MF 009, MF 010, MF 015 y MF 017 se necesitó de polinización manual, realizada ex situ. Por medio de un microscopio estereoscópico (OLYMPUS LG-PS2) y el programa Image

Pro Plus Version 6.1 Media Cybernetics, se tomaron fotografías de 20 semillas con escala métrica por localidad. Para la medición del largo, ancho de la semilla y la longitud de la región hilo-micropilar se utilizó el programa ImageJ ver.1.48b.

Las semillas se sometieron a un tratamiento para la eliminación del mucílago, que consistió en sonicación con agua y tres gotas de detergente biológico (TWEEN), posteriormente se secaron y almacenaron en bolsas de papel celofán rotuladas. Finalizado el tratamiento, las semillas se colocaron en un metalizador marca Quorum modelo Q150RES para su cubierta metálica y poder observarlas en el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB). Posteriormente se obtuvieron imágenes digitales (tres vistas por especie) procedentes del MEB marca Hitachi modelo SU1510 y voltaje de 10.0kV y 15.0Kv para la descripción de la micromorfología la cual se basó en la terminología utilizada por Barthlott y Hunt (2000).

Tabla 3. Caracteres evaluados en el estudio.

Caracteres reproductivos	Caracteres vegetativos
<b>Flor</b>	<b>Espinas</b>
Longitud de flor (La)	Longitud de la espina central superior (CS)
Longitud de estilo (Le)	Longitud de la espina central lateral derecha (CLD)
Longitud de pericarpelo (Lp)	Longitud de la espina central lateral izquierda (CLI)
Longitud de perianto (Lpe)	Longitud de la espina central media (CM)
Ancho del tubo receptacular a partir de la primera serie de estambres (Gtr)	Ancho de la base de la espina central superior (ACS)
<b>Semilla</b>	Ángulo de la espina central superior (AnCS)
Longitud de semilla (Ls)	Ángulo de la espina central lateral derecha (AnCLD)
Ancho de semilla (As)	Ángulo de la espina central lateral izquierda (AnCLI)
Longitud de la región hilo-micropilar (LHM)	Ángulo de la espina central media (AnCM)
	Número de espinas centrales (NC)
	Longitud de la espina radial a derecha (Erad)
	Longitud de la espina radia a izquierda (Erai)
	Ángulo de la espina radial a derecha (AnErad)
	Ángulo de la espina radial a izquierda (AnErai)
	Número de espinas radiales (NR)

## **Análisis estadístico**

A cada carácter morfológico se le aplicó estadística descriptiva (media y desviación estándar) y se elaboraron gráficos de boxplot (con excepción del carácter de orientación de las espinas). Adicionalmente se efectuaron pruebas de ANOVA, para comparación de medias de los caracteres entre especies y se complementó con una prueba de Tukey ( $P < 0.05$ ), para detectar diferencias significativas. Los análisis se llevaron a cabo en el programa RStudio Version 1.1.423.

El análisis de las variables de longitud y orientación de las espinas se evaluó con apoyo del programa Oriana, version 4.02 (Kovach Computing Services, 2014), el cual calculó los estadísticos circulares como la media y la desviación estándar, además de elaborar los gráficos circulares. Se empleó la prueba Mardia-Watson-Wheeler (Batschelet, 1981), con la intención de observar diferencias significativas en la orientación de la espina central media. Reyes *et al.* (2009) mencionan que esta prueba no paramétrica tiene el propósito de ver que tan significativamente diferentes son las muestras una de la otra, siendo que la diferencia puede darse en ángulo promedio, en la varianza angular o en ambos parámetros. Esta prueba se realizó en el programa RStudio Version 1.1.423.

Los caracteres se transformaron a logaritmo natural (caracteres continuos), raíz cuadrada (caracteres discretos) y arcoseno (proporciones), para cumplir con las suposiciones de normalidad y homogeneidad de varianzas para llevar a cabo los análisis multivariados (Johnson y Wichern, 1982; Zar, 2010).

Se llevaron a cabo análisis discriminantes los cuales permiten asignar o clasificar distintos individuos dentro de grupos previamente definidos (Pérez-López, 2014). En este caso los grupos reconocidos a priori fueron las especies. Se efectuó un análisis discriminante canónico (ADC) con

los caracteres vegetativos y reproductivos, para conocer el peso y la contribución que éstos aportan a la discriminación de las especies. Posteriormente se realizó un segundo ADC para aquellas especies que presentaron cuatro espinas centrales y un tercer ADC para especies con tres espinas centrales. El mismo procedimiento se llevó a cabo para el análisis discriminante clasificatorio (ADCL), cuya finalidad radica en obtener el porcentaje de individuos correctamente clasificados. Para los tres ADC se calculó la distancia de Mahalanobis ( $D^2$ ), la cual separa a los grupos a partir de las distancias existentes entre los centroides. Este estadístico utiliza una prueba de Fisher para conocer la significancia de la discriminación, donde la hipótesis nula radica en la igualdad de medias muestrales de dos grupos, indicando que la distancia entre los centroides es cero (Acevedo, 2013). Todo el trabajo estadístico se realizó en RStudio Version 1.1.423.

# RESULTADOS

Se analizaron un total de 180 plantas para 18 localidades (Tabla 2; Figura 2) para las siete supuestas especies del complejo *S. crispatus* (*S. anfractuosus*, *S. crispatus*, *S. dichroacanthus*, *S. heteracanthus*, *S. lamellosus*, *S. obvallatus* y *S. pentacanthus*) y *S. phyllacanthus*, siendo *S. pentacanthus* la especie que presentó el mayor número de localidades.

## Estadística descriptiva

Se obtuvieron tres patrones de espinación, determinado por el número de espinas centrales presentes en las areolas de las especies de *Stenocactus* analizadas. El primer patrón corresponde a *S. crispatus*, *S. heteracanthus*, *S. lamellosus* y *S. obvallatus*, quienes ostentan cuatro espinas centrales (superior, lateral derecha, lateral izquierda y media). El segundo patrón existe en *S. dichroacanthus*, *S. pentacanthus* y *S. phyllacanthus*, quienes poseen tres espinas centrales (superior, lateral derecha, y lateral izquierda). *S. anfractuosus* fue la única especie con el tercer patrón al presentar individuos con tres y cuatro espinas (Tabla 5).

La prueba de Mardia-Watson-Wheeler mostró diferencias significativas en la orientación de la espina central media formando cuatro grupos (Tabla 4): *S. obvallatus* forma el grupo A al presentar en promedio un ángulo de  $141.53^\circ$ , siendo una orientación descendente ( $136^\circ$ - $165^\circ$ ), sin embargo, algunas espinas también presentaron disposición reclinada ( $106^\circ$ - $135^\circ$ ). El grupo B lo conforman *S. anfractuosus*, *S. heteracanthus* procedente de Real del Monte, Hidalgo y *S. crispatus*, cuyos promedios angulares (Tabla 4) dieron una orientación divaricada ( $76^\circ$ - $105^\circ$ ), no obstante, algunas espinas también presentaron orientación reclinada ( $106^\circ$ - $127^\circ$ ). *S. heteracanthus* procedente de

Actopan forma el grupo C al exhibir un ángulo promedio de  $87.45^\circ$  siendo divaricada ( $76^\circ$ - $105^\circ$ ) la orientación de la espina central media, sin embargo, algunas espinas presentaron orientación difusa ( $70^\circ$ - $75^\circ$ ). *S. lamellosus* conformó al grupo D al presentar una orientación divaricada ( $76^\circ$ - $98^\circ$ ) con el menor promedio angular ( $\bar{x}=78.11$ ), sin embargo, algunas de las espinas también presentaron una orientación difusa ( $50^\circ$ - $75^\circ$ ) (Tabla 4; Figura 6). La Figura 16 muestra la gran variación que existe en la longitud de la espina central media, resaltando *S. anfractuosus* por tener la espina más larga ( $\bar{x}=26.308$ ) (Tabla 5).

La distribución de la espina central superior resultó parecida entre todas las especies (Figuras 7,8 y 9) y su longitud es variable (Figura 15).

La espina central lateral derecha en *S. crispatus* mostró mayor promedio angular, pues algunas llegaron a posicionarse después de  $100^\circ$  (Tabla 6; Figura 7A). Esta misma espina en *S. anfractuosus*, *S. dichroacanthus* y *S. lamellosus* se caracterizó por posicionarse antes de los  $90^\circ$  y exhibir menor promedio angular (Tabla 6; Figura 7D, 7E y 9A). La espina lateral izquierda de *S. anfractuosus*, *S. dichroacanthus*, *S. heteracanthus* y *S. lamellosus* se ubicó después de los  $270^\circ$  obteniendo el mayor promedio angular (Tabla 6; Figuras 7B, 7D, 7E y 9A). Respecto a *S. crispatus*, *S. obvallatus*, *S. pentacanthus* y *S. phyllacanthus*, la espina lateral izquierda se localizó antes de los  $270^\circ$  exhibiendo la menor media angular (Tabla 6; Figuras 7A, 7C, 8A y 8B). En cuanto a la longitud, la espina central derecha e izquierda muestra notable variabilidad a nivel interespecífico, destacando a *S. anfractuosus* que exhibe las espinas con mayor longitud (Figura 13 y 14; Tabla 5).

Las especies con cuatro espinas centrales (a excepción de *S. obvallatus*) poseen espinas centrales superiores más angostas, en comparación con aquellas especies con tres espinas (Figura 17; Tabla 5). Sin embargo, tal espina en los ejemplares de *S. dichroacanthus*, provenientes de la localidad

MF 015 alcanzó dimensiones menores a 1 mm. *S. phyllacanthus* de San Luis Potosí en promedio mostró las espinas más anchas (Tabla 5).

De manera consistente, las espinas radiales se presentaron en pares y opuestas. Todas las especies mostraron el primer par de espinas radiales (espina radial *a* derecha y espina radial *a* izquierda), pero la presencia de las subsecuentes varió, llegando a existir hasta siete pares, como en el caso de *S. heteracanthus*. Sin embargo, el número de espinas radiales fue inconstante entre algunas especies, siendo *S. heteracanthus* quien más espinas radiales presentó (8-14 espinas), seguido de *S. dichroacanthus*, que posee 4-8 espinas. *S. phyllacanthus* presenta de 2-6 espinas, al igual que *S. crispatus* y *S. obvallatus*. En general, *S. pentacanthus*, *S. lamellosus* y *S. anfractuosus* presentaron menor número de espinas radiales, llegando a tener de dos a cuatro espinas. *S. crispatus*, *S. heteracanthus*, *S. lamellosus* y *S. obvallatus* presentaron de una a dos espinas radiales superiores, mientras que *S. anfractuosus*, *S. dichroacanthus*, *S. pentacanthus* y *S. phyllacanthus* no presentaron espinas radiales superiores (Tabla 5, Figuras 10, 11 y 12).

Los gráficos circulares de la orientación de espinas radiales (Figuras 10, 11 y 12) revelaron una distribución homogénea dentro de la areola. Sin embargo, en especies que únicamente exhiben las espinas radiales *a* (*S. crispatus* procedente de Tepelmeme, Oaxaca y *S. pentacanthus* procedente de Boyé, Querétaro), se notó una clara tendencia de éstas a alejarse de los 180°. Las espinas radiales *a* de *S. lamellosus* mostraron un patrón similar (Figuras 10A, 11D y 11F). Las espinas radiales *a*, más pequeñas, las desplegó *S. crispatus* (Figuras 18 y 19).

Las flores con mayor longitud pertenecen a *S. lamellosus* ( $\bar{X}=43.11$ ), mientras que las flores de *S. crispatus*, procedentes de Esperanza, Puebla mostraron los valores más bajos ( $\bar{X}=22.77$ ; Tabla 7).

Los diagramas de boxplots (Figura 20) muestran la variación intraespecífica y interespecífica en la longitud de la flor. Las flores de *S. crispatus* alcanzan valores mínimos de 20 mm y máximos de



28 mm, siendo las plantas de Tepelmeme y Santiago Amatlán, Oaxaca, las que tienen las flores más largas. Las flores de *S. heteracanthus*, mostraron una mayor variación entre las dos localidades muestreadas. Las flores de *S. heteracanthus* con mayor longitud, se encontraron en Real de Monte, Hidalgo, llegando a medir hasta 46 mm como máximo y un mínimo de 30 mm, difiriendo en gran medida con las flores de *S. heteracanthus*, pertenecientes a Actopan, Hidalgo, las cuales presentan una menor dimensión y de acuerdo a la prueba de Tukey pertenecen a grupos diferentes.

Especie	Localidad	Media y desviación estándar	Orientación	Rango	Grupos a partir de la prueba Mardia-Watson-Wheeler
<i>S. obvallatus</i>	Tequixquiac, Edo. Méx.	141.53°±17.07°	Descendente	136°-165°	A
			Reclinada	106°-135°	
<i>S. crispatus</i>	Esperanza, Pue.	99.62°± 11.00°	Reclinada	106°-123°	B
			Divaricada	78°-105°	
<i>S. crispatus</i>	Santiago Amatlán, Oax.	99.39°± 13.06°	Reclinada	106°-127°	B
			Divaricada	76°-105°	
<i>S. crispatus</i>	Tepelmeme, Oax.	97.86°± 10.71°	Reclinada	106°-118°	B
			Divaricada	79°-105°	
<i>S. anfractuoso</i>	Metzquitlán, Hgo.	97.15°± 14.69°	Reclinada	106°-125°	B
			Divaricada	76°-105°	
<i>S. heteracanthus</i>	Real del Monte, Hgo.	89.86°± 11.81°	Reclinada	106°-112°	B
			Divaricada	76°-105°	
<i>S. heteracanthus</i>	Actopan, Hgo	87.45°± 9.60°	Divaricada	76°-105°	C
			Difusa	70°-75°	
<i>S. lamellosus</i>	Peña Miller, Qro.	78.11°± 10.18°	Divaricada	76°-98°	D
			Difusa	50°-75°	

Tabla 4. Media, orientación, rango y grupos a partir de la prueba Mardia-Watson-Wheeler de la espina central media

Tabla 5. Media y desviación estándar de los caracteres de las espinas. CLD: longitud de espina central lateral derecha. CLI: longitud de espina central lateral izquierda. CS: longitud de espina central superior. CM: Longitud de espina central media. ACS: ancho de la espina central superior. NC: Número de espinas centrales. Erad: longitud de la espina radial a derecha. Erai: longitud de espina radial a izquierda. NR: número de espinas radiales. Todas las mediciones están en milímetros, con excepción de NC y NR.

Especie	Colecta	CLD	CLI	CS	CM	ACS	NC	Erad	Erai	NR
<i>S. crispatus</i>	MF 006	20.39 ± 6.26	20.73 ± 6.16	17.33 ± 6.24	20.75 ± 2.97	1.70 ± 0.28	4	6.32 ± 1.29	6.23 ± 1.29	2
<i>S. crispatus</i>	DA 13	13.14 ± 2.93	13.56 ± 3.55	11.92 ± 3.62	14.84 ± 5.56	1.25 ± 0.36	4	6.11 ± 1.13	6.21 ± 1.25	3.7±0.72
<i>S. crispatus</i>	MF 007	13.09 ± 4.87	12.70 ± 4.32	14.81 ± 10.02	13.04 ± 7.27	1.68 ± 0.45	4	5.58 ± 1.57	5.70 ± 1.59	4.04±1.06
<i>S. obvallatus</i>	MF 017	15.44 ± 5.60	15.56 ± 6.19	16.34 ± 10.23	16.07 ± 8.60	2.39 ± 0.79	4	8.76 ± 2.490	9.19 ± 2.53	4.6±0.92
<i>S. heteracanthus</i>	MF 008	12.35 ± 3.38	12.10 ± 3.77	19.35 ± 7.04	9.78 ± 4.72	1.20 ± 0.336	4	8.03 ± 1.77	7.94 ± 2.12	9.3±1.18
<i>S. heteracanthus</i>	MF 016	13.59 ± 4.17	14.05 ± 3.78	20.09 ± 8.11	16.76 ± 8.80	1.50 ± 0.36	4	9.55 ± 2.19	9.55 ± 2.81	8.78±2.07
<i>S. lamellosus</i>	MF 005	14.31 ± 4.63	14.14 ± 4.09	11.83 ± 4.30	12.83 ± 4.94	1.31 ± 0.38	4	9.62 ± 3.148	9.72 ± 3.02	3.04±0.87
<i>S. anfractuosus</i>	MF 001	21.56 ± 6.23	21.79 ± 6.44	25.75 ± 11.69	26.30 ± 10.95	1.98 ± 0.46	3.6 ± 0.49	8.99 ± 1.86	8.91 ± 2.21	3±1.01
<i>S. phyllacanthus</i>	SA 2253	8.28 ± 2.28	8.25 ± 2.16	11.45 ± 3.27		2.26 ± 0.55	3	7.27 ± 1.59	7.55 ± 1.67	4.3±0.75
<i>S. phyllacanthus</i>	MF 014	9.47 ± 2.06	9.23 ± 2.12	13.32 ± 3.46		2.93 ± 0.50	3	6.40 ± 1.57	6.31 ± 1.53	3.24±0.93
<i>S. pentacanthus</i>	MF 011	11.04 ± 3.41	10.71 ± 2.83	11.80 ± 5.03		2.65 ± 0.52	3	6.15 ± 2.06	8.58 ± 2.10	4
<i>S. pentacanthus</i>	MF 012	8.01 ± 1.68	8.07 ± 1.76	10.07 ± 3.21		2.53 ± 0.38	3	6.90 ± 1.68	6.99 ± 1.59	4
<i>S. pentacanthus</i>	MF 013	11.93 ± 3.89	12.13 ± 4.35	17.41 ± 9.63		2.67 ± 0.53	3	7.19 ± 1.98	7.01 ± 1.96	4
<i>S. pentacanthus</i>	SA 2254	20.28 ± 8.48	20.74 ± 8.33	28.51 ± 12.43		2.31 ± 0.58	3	7.30 ± 1.90	7.74 ± 1.94	2.28±0.64
<i>S. pentacanthus</i>	MF 004	15.50 ± 5.72	14.14 ± 5.02	18.01 ± 9.32		1.92 ± 0.49	3	5.33 ± 1.20	5.27 ± 1.19	2
<i>S. pentacanthus</i>	MF 010	19.36 ± 7.78	18.78 ± 6.90	28.74 ± 15.22		2.77 ± 0.76	3	10.28 ± 2.80	10.28 ± 2.80	3.08±0.90
<i>S. dichroacanthus</i>	MF 009	12.19 ± 3.45	12.63 ± 4.10	17.46 ± 7.41		2.39 ± 0.72	3	7.11 ± 1.96	7.24 ± 2.03	6.12±0.96
<i>S. dichroacanthus</i>	MF 015	10.77 ± 3.22	10.45 ± 3.68	8.03 ± 2.55		0.94 ± 0.28	3	6.90 ± 1.45	6.63 ± 1.54	4.26±0.63

Tabla 6. Media y desviación estándar de orientación de las espinas. AnCLD: ángulo de espina central lateral derecha. AnCLI: ángulo de espina central lateral izquierda. AnCS: ángulo espina central superior. AnCM: ángulo de espina central media. AnErad: ángulo de la espina radial a derecha. AnErai: ángulo de la espina radial a izquierda.

Especie	Colecta	AnCLD	AnCLI	AnCS	AnCM	AnErad	AnErai
<i>S. crispatus</i>	MF 006	73.22°±14.29°	288.36°± 11.83°	356.33°± 5.39°	97.86°± 10.71°	137.47°±10.84°	221.70°±8.23°
<i>S. crispatus</i>	DA 13	77.21°± 11.95°	276.90°± 11.17°	357.80°± 8.20°	99.39°± 13.06°	148.97°±9.87°	202.83°±10.21°
<i>S. crispatus</i>	MF 007	72.77°±1600°	285.20°± 15.89°	358.73°± 7.86°	99.62°± 11.00°	151.77°±10.89°	203.67°±9.87°
<i>S. obvallatus</i>	MF 017	71.21°± 12.36°	286.51°± 11.16°	358.62°± 9.08°	141.53°±17.07°	146.73°±17.59°	206.05°±14.32°
<i>S. heteracanthus</i>	MF 008	61.71°± 13.95°	301.49° ±14.55°	359.39°± 8.44°	87.45°± 9.60°	163.00°±10.16°	198.26°±12.36°
<i>S. heteracanthus</i>	MF 016	72.46°± 11.33°	292.30°±12.68°	354.99°±10.34°	89.86°± 11.81°	152.37°±14.36°	207.11°±15.41°
<i>S. lamellosus</i>	MF 005	57.56°± 13.81°	303.06°± 12.52°	355.95°±10.20°	78.11°± 10.18°	139.94°±10.03°	223.02°±8.78°
<i>S. anfractuosus</i>	MF 001	56.90°± 13.31°	300.43°± 14.80°	355.94°± 7.98°	97.15°± 14.69°	145.60°±12.79°	209.26°±15.19°
<i>S. phyllacanthus</i>	SA 2253	69.15°± 15.48°	287.53°± 14.08	358.53°± 6.96°		160.87°±8.66°	196.49°±8.89°
<i>S. phyllacanthus</i>	MF 014	64.35°± 14.18°	294.89°± 15.82°	357.03°±10.22°		151.74°±11.58°	209.70°±10.05°
<i>S. pentacanthus</i>	MF 011	63.73°±14.31°	292.86°±13.43°	356.06°± 6.26°		149.88°±9.19°	199.95°±10.37°
<i>S. pentacanthus</i>	MF 012	67.77°±12.88°	285.29°± 11.57°	357.17°± 5.93°		153.22°±8.54°	197.61°±9.13°
<i>S. pentacanthus</i>	MF 013	72.32°± 13.35°	286.80°± 14.20°	356.59°± 7.05°		155.27°±10.93°	204.88°±14.28°
<i>S. pentacanthus</i>	SA 2254	63.16°± 12.46°	296.13°±12.80°	356.41°± 7.94°		145.25°± 9.48°	210.64°±10.46°
<i>S. pentacanthus</i>	MF 004	62.97°±17.02°	293.51°± 13.11°	356.02°± 8.23°		144.64°±8.05°	206.21°±10.37°
<i>S. pentacanthus</i>	MF 010	68.79°±16.40°	291.53°± 11.81°	358.99°±11.77°		150.74°±10.38°	205.61°±12.87°
<i>S. dichroacanthus</i>	MF 009	54.11°±10.62°	306.87°± 11.46°	356.15°± 6.14°		154.26°±12.89°	202.93°±11.98°
<i>S. dichroacanthus</i>	MF 015	54.62°±11.98°	298.17°± 12.65°	358.24°±10.25°		155.65°±10.83°	205.15°±12.23°

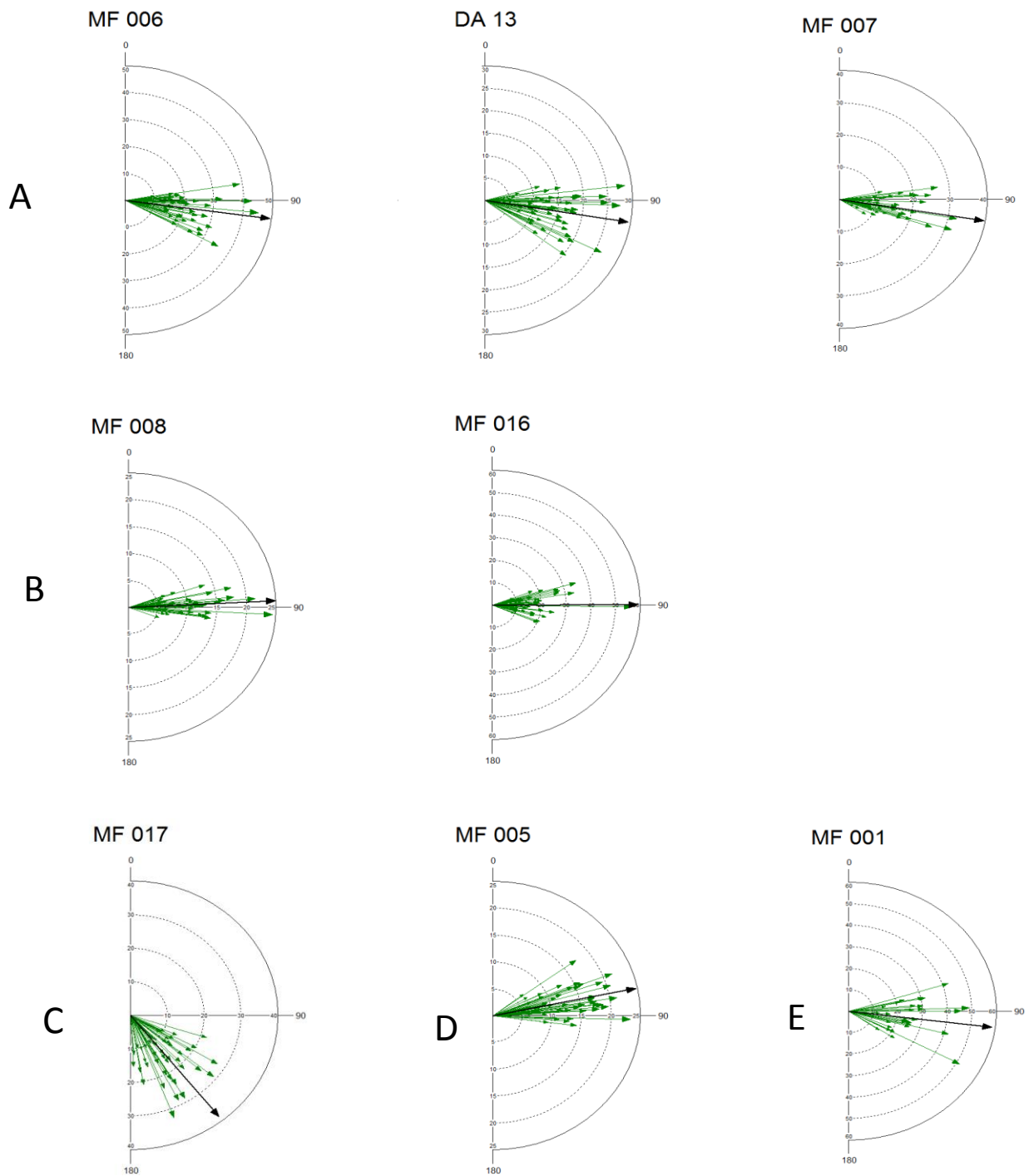


Figura 6. Gráficos de la orientación de la espina central media. A: *S. crispatus*. B: *S. heteracanthus*. C: *S. obvallatus*. D: *S. lamellosus*. E: *S. anfractuusus*.

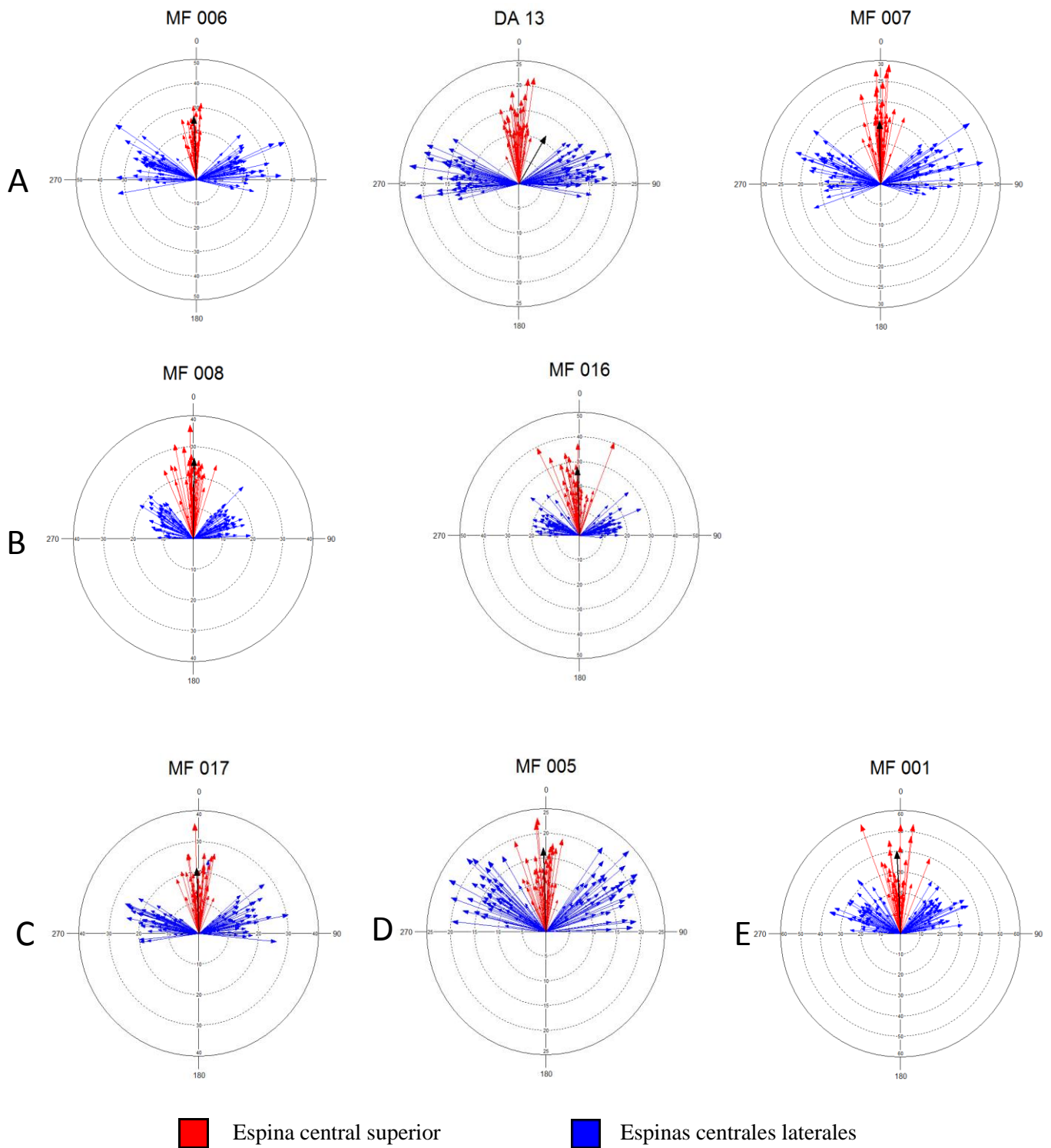


Figura 7. Gráficos de la orientación de espinas centrales superiores y laterales. A: *S. crispatus*. B: *S. heteracanthus*. C: *S. obvallatus*. D: *S. lamellosus*. E: *S. anfractuusus*.

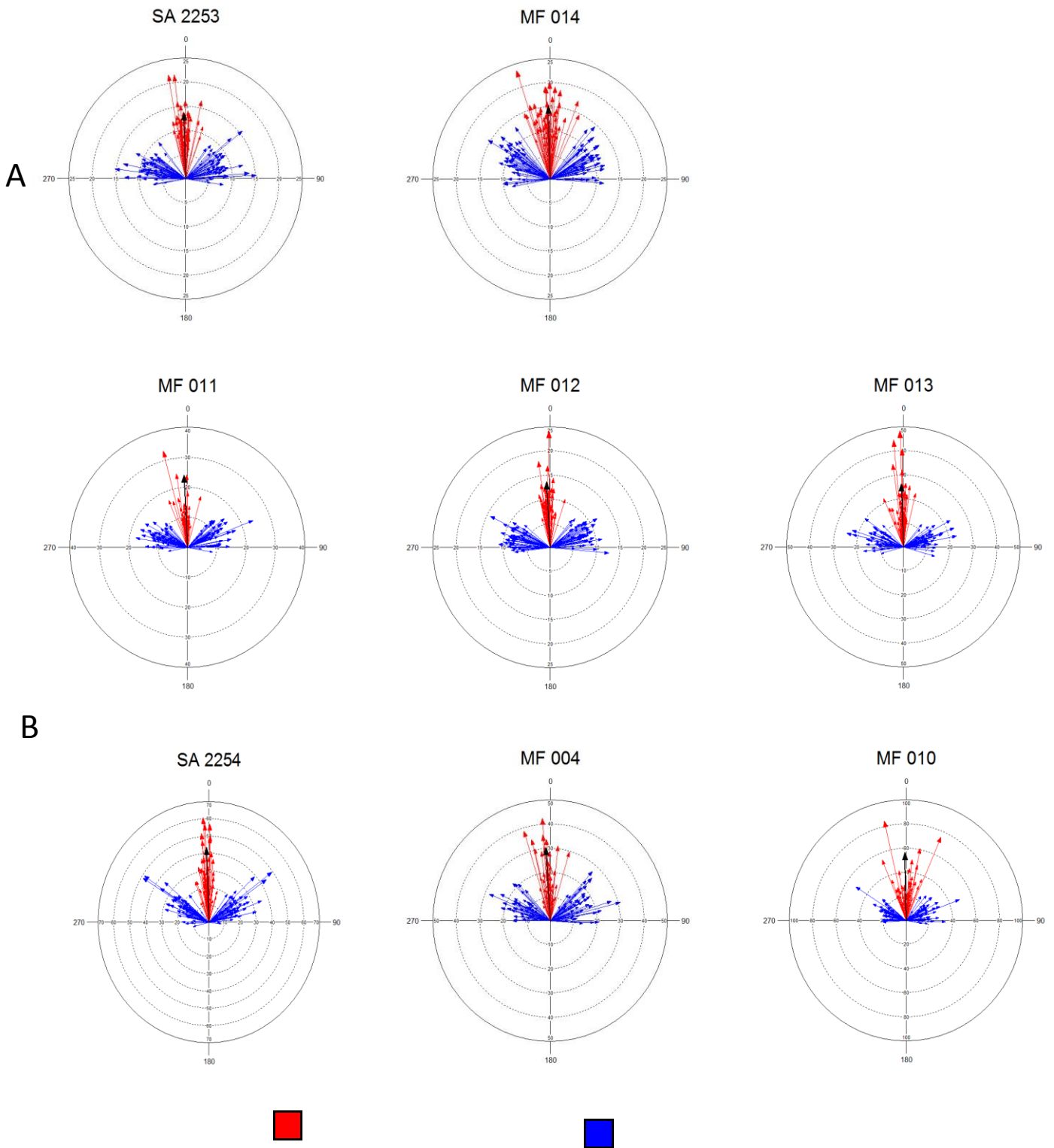


Figura 8. Gráficos de la orientación de espinas centrales superiores y laterales. A: *S. phyllacanthus*. B: *S. pentacanthus*.

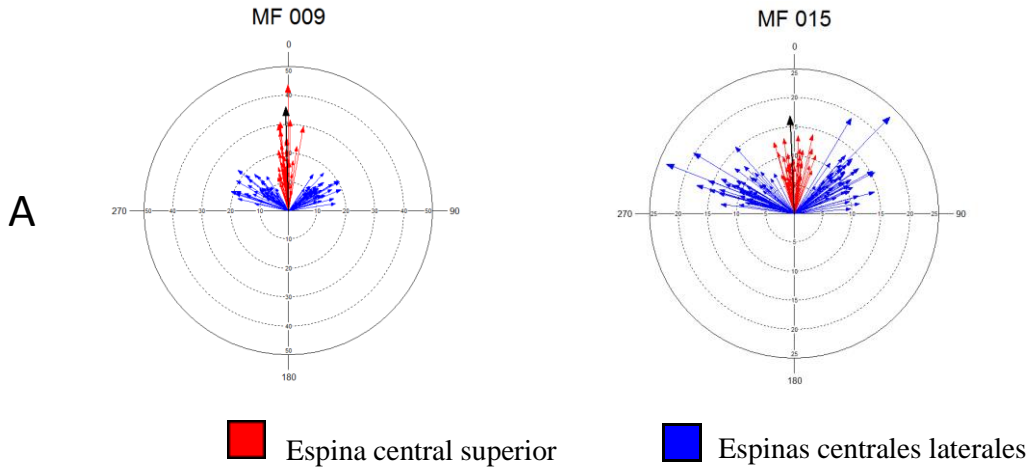


Figura 9. Gráficos de la orientación de espinas centrales laterales y superiores. A: *S. dichroacanthus*.

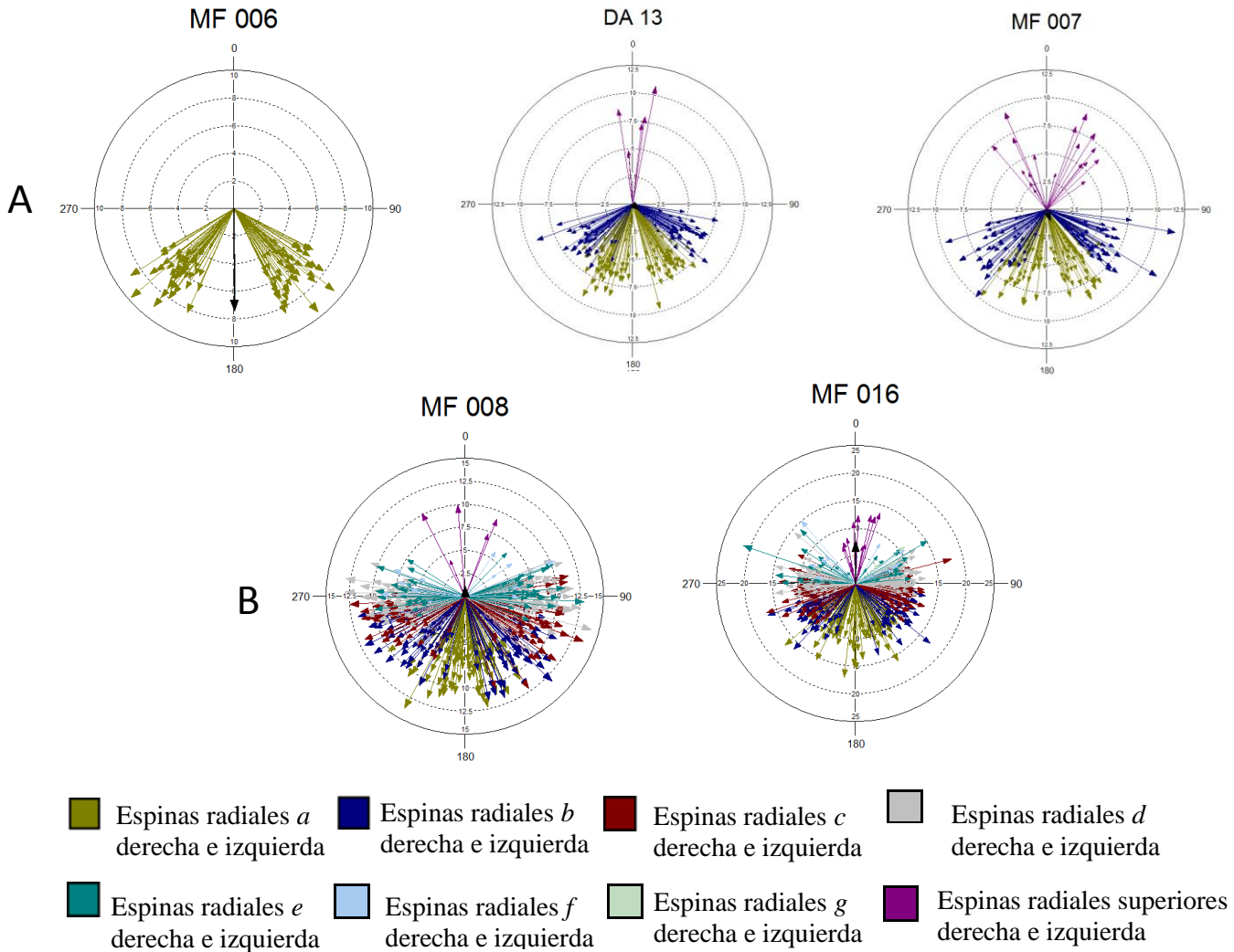


Figura 10. Gráficos de la orientación de espinas radiales. A: *S. crispatus*. B: *S. heteracanthus*.

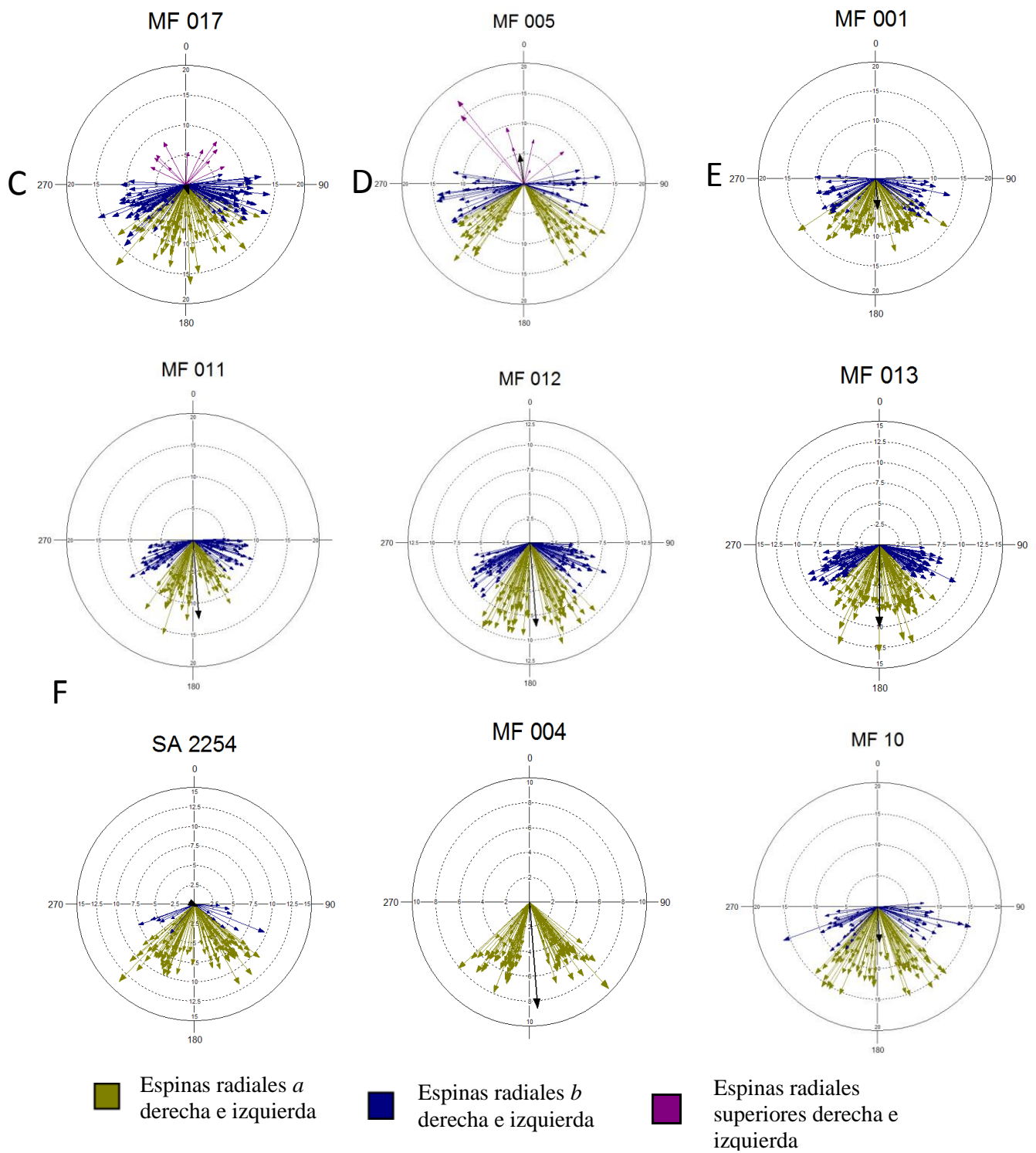
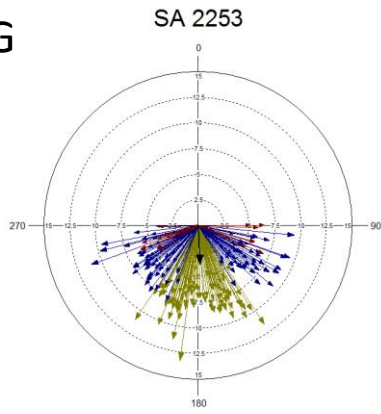
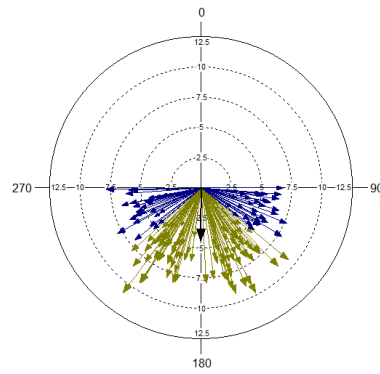
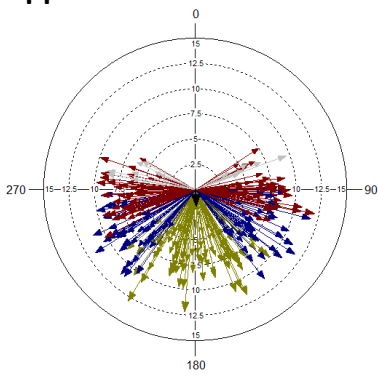
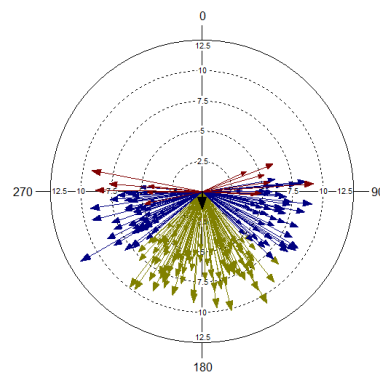


Figura 11. Gráficos de la orientación de espinas radiales. C: *S. obvallatus*. D: *S. lamellosus*. E: *S. anfractuosus*. F: *S. pentacanthus*



**G****MF 014****H****MF 009****MF 015**

Espinas radiales *a* derecha e izquierda  
  Espinas radiales *b* derecha e izquierda  
  Espinas radiales *c* derecha e izquierda  
  Espinas radiales *d* derecha e izquierda

Figura 12. Gráficos de la orientación de espinas radiales. G: *S. phyllacanthus*. H: *S. dichroacanthus*.

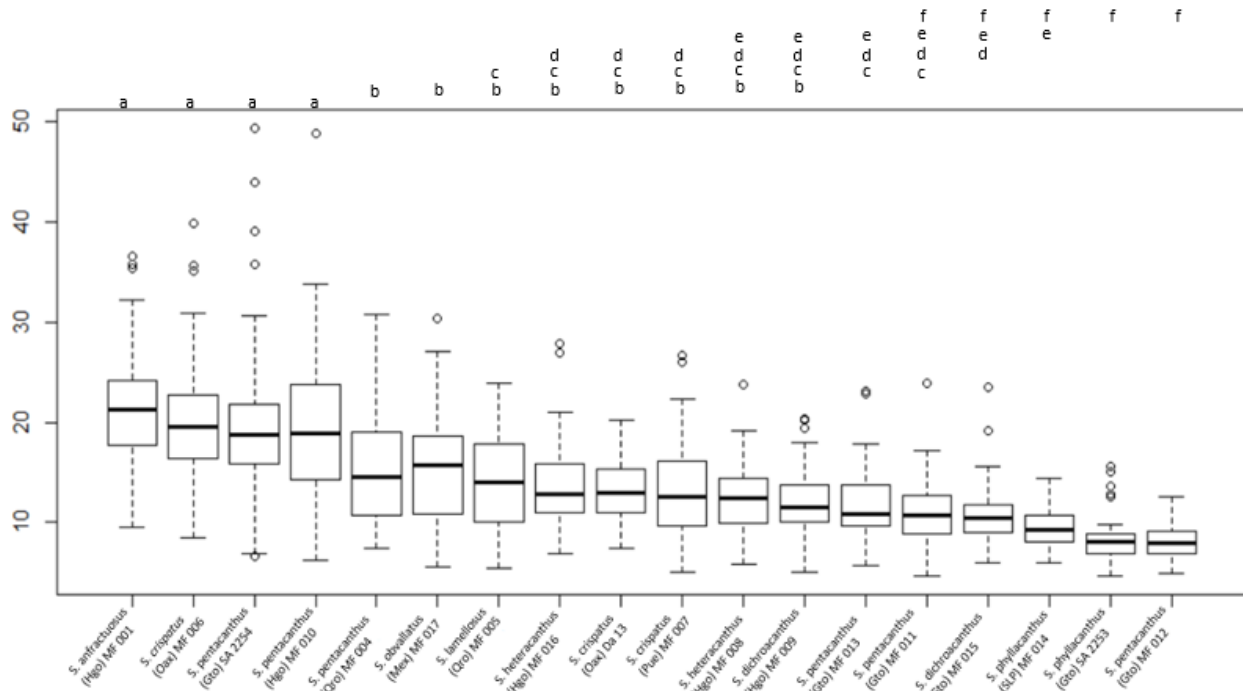


Figura 13. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la espina central lateral derecha.

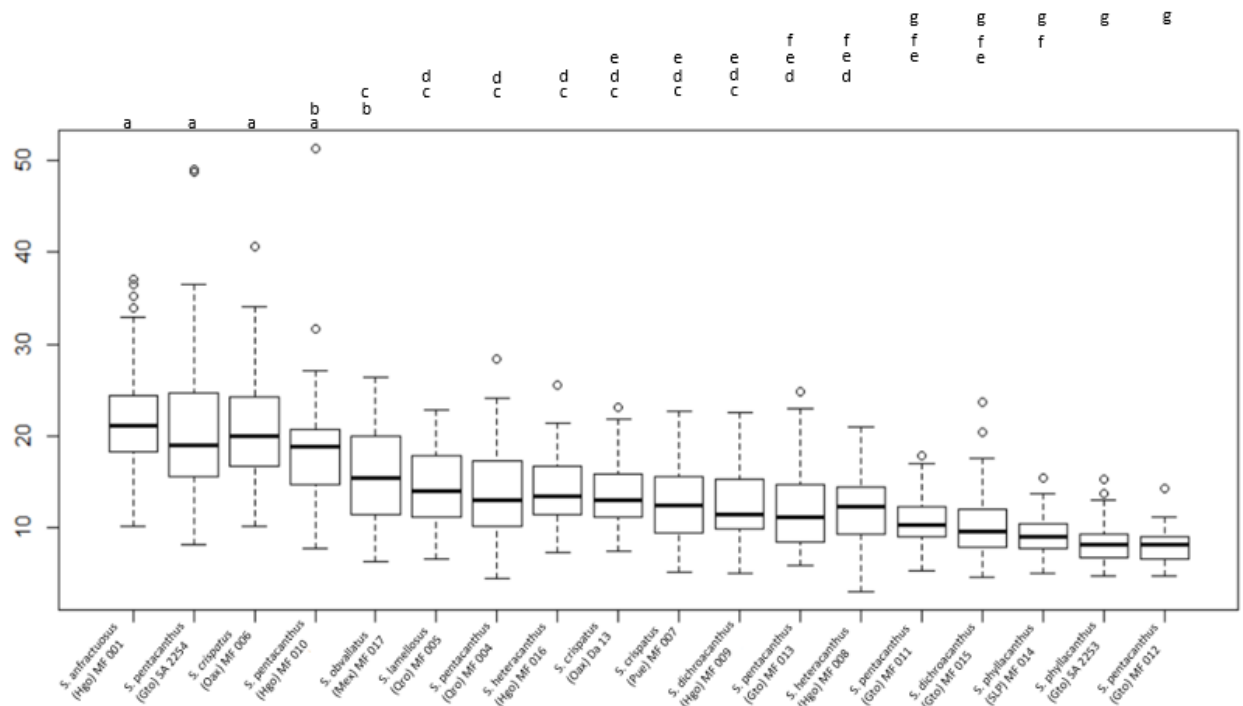


Figura 14. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la espina central lateral izquierda.

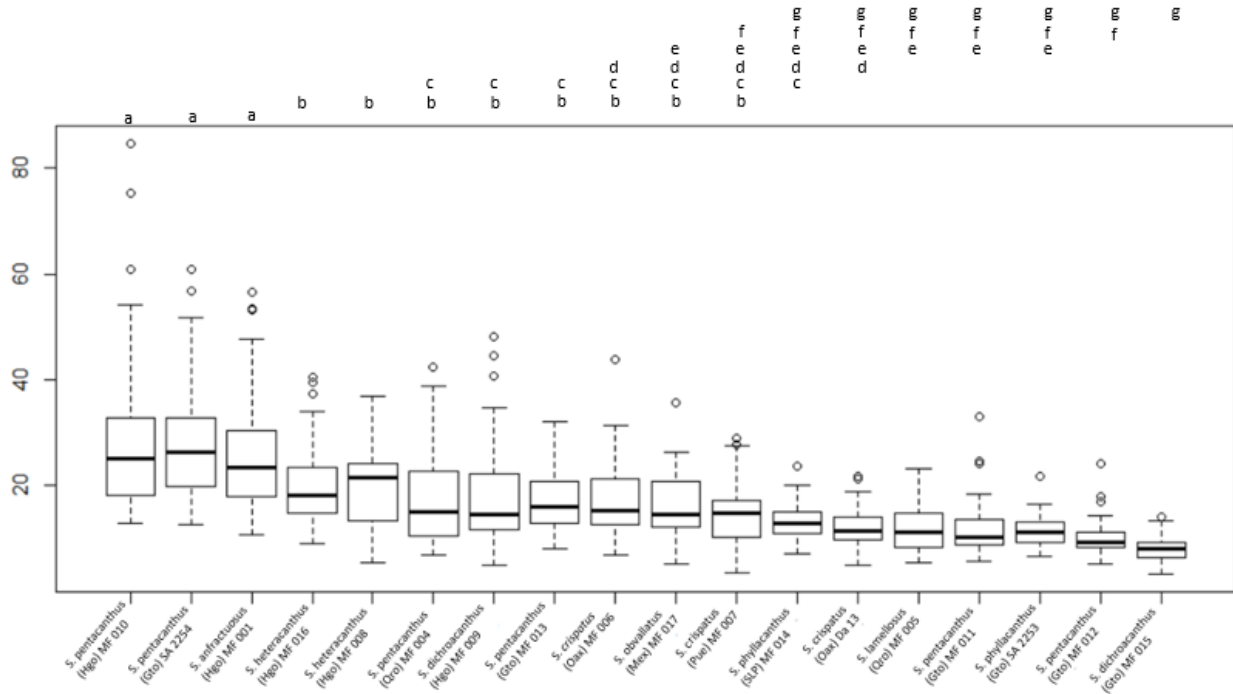


Figura 15. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la espina central superior.

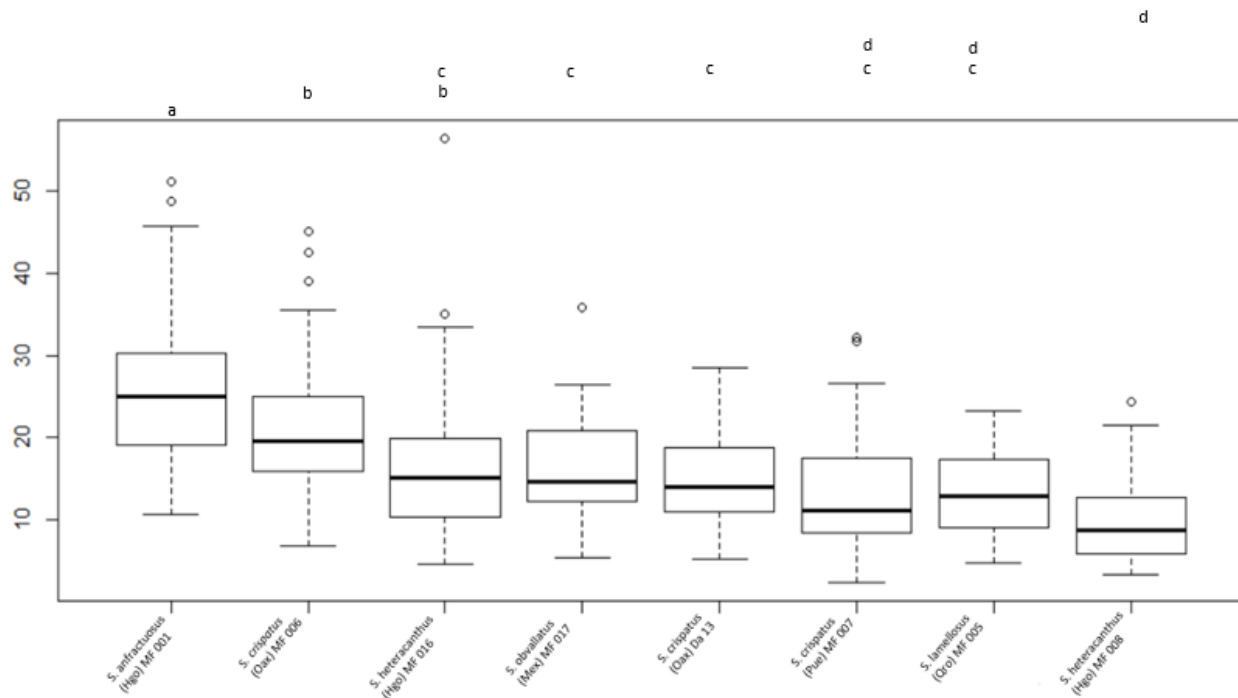


Figura 16. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la espina central media.

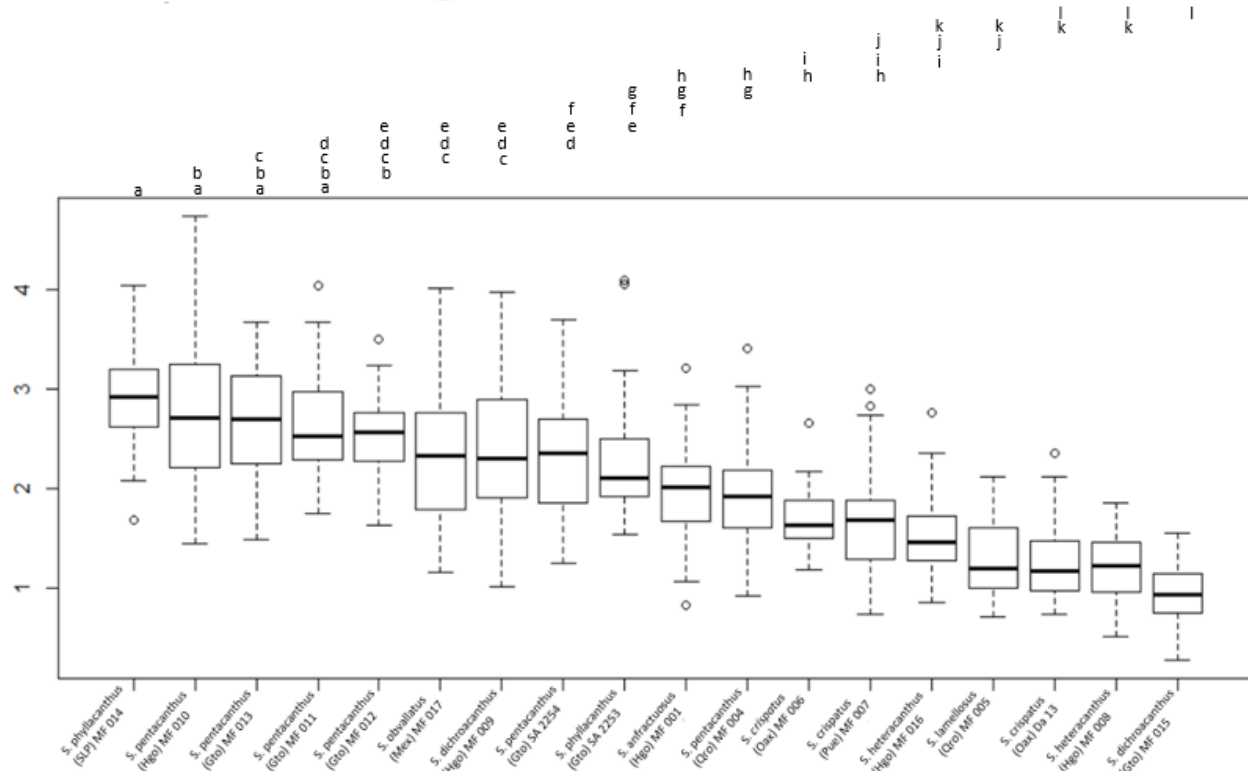


Figura 17. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para el ancho de la espina central superior.

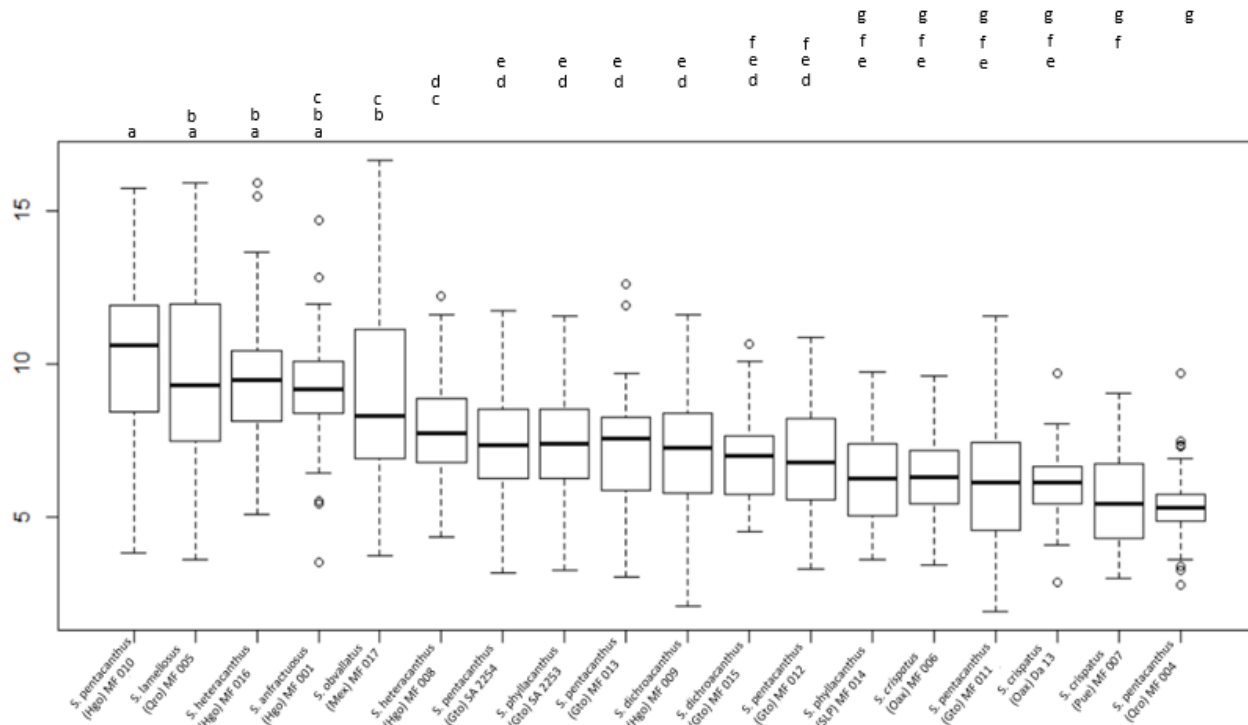


Figura 18. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la espina radial *a* derecha.

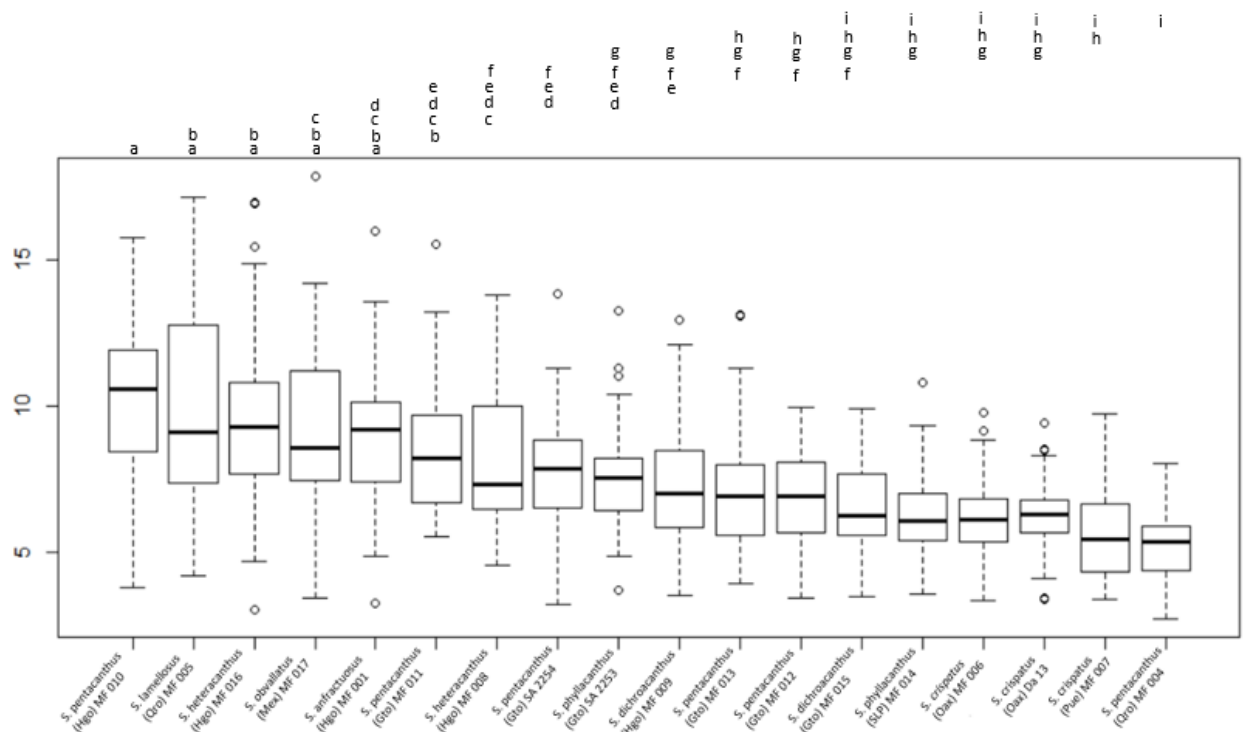


Figura 19. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la espina radial *a* izquierda.

Un comportamiento similar se observó en *S. phyllacanthus*, donde las plantas colectadas en Tierra Nueva, San Luis Potosí, mostraron flores de mayor longitud (20-33 mm) a diferencia de San Luis de la Paz, Guanajuato (18-28 mm). De acuerdo con la prueba de Tukey las dos poblaciones de *S. phyllacanthus* no se agrupan y junto con *S. heteracanthus* muestra valores altos de desviación estándar (Tabla 7). Las flores de *S. pentacanthus* colectadas en San José Iturbide, San Luis de la Paz y Doctor Mora, Guanajuato, mostraron flores de mayor tamaño (26-39 mm) que las recolectadas en Boyé, Querétaro (22-30 mm) y Gandhó, Hidalgo (23- 26 mm). La prueba de Tukey agrupó a las poblaciones de Guanajuato y Querétaro, separándolas de las plantas de Hidalgo. Las flores de *S. dichroacanthus* son las más pequeñas dentro de las especies de este estudio (20-27 mm) y mostraron valores similares, a pesar que las dos colectas de esta especie se llevaron a cabo en

diferentes estados. Las flores de *S. obvallatus* demostraron tener la menor variación, exhibiendo valores de 25 a 30 mm.

La longitud del estilo se comporta de manera similar al carácter anterior (Figura 21), destacando nuevamente que *S. lamellosus* tiene el estilo más largo (26.46 mm) y a *S. heteracanthus*, proveniente de Actopan, por poseer el estilo más corto (11.52 mm).

De manera general, el pericarpelo resultó ser más corto que el perianto en todas las especies (Tabla 7), exceptuando a *S. lamellosus*, el cual alcanzó una media de 23.69 mm en el pericarpelo y 19.03 mm del perianto. Este particular rasgo, diferencia a *S. lamellosus* de todas las especies de este estudio (Figura 22). *S. crispatus*, *S. dichroacanthus* y *S. phyllacanthus* poseen las flores con el pericarpelo más corto.

Las flores de *S. heteracanthus* de Real de Monte, Hidalgo, tiene el perianto más largo (15-25 mm), mientras que el más corto corresponde a la población de *S. crispatus* de Esperanza, Puebla. Se observa en la figura 23, que el perianto de los ejemplares de *S. pentacanthus* provenientes de Guanajuato muestran una variación similar, al igual que en *S. dichroacanthus*. *S. lamellosus* posee el tubo receptacular más ancho ( $\bar{x}=2.78$ ), mientras que las flores de *S. phyllacanthus* de San Luis de la Paz, Guanajuato y Tierra Nueva, San Luis Potosí, exhibieron los tubos más angostos ( $\bar{x}=1.02$  y  $\bar{x}=1.26$ , respectivamente). La figura 24 muestra una variación parecida de este carácter en *S. pentacanthus*.

Tabla 7. Media y desviación estándar de los caracteres florales. La. Longitud de la flor. Le. Longitud del estilo. Lp. Longitud del pericarpelo. Lpe. Longitud del perianto. Gtr. Ancho del tubo receptacular a la altura de la primera serie de estambres. Mediciones en milímetros.

Especie	No. Colecta	La	Le	Lp	Lpe	Gtr
<i>S. crispatus</i>	MF 006	24.86±1.57	13.31±1.51	11.09±1.38	13.77±1.16	2.10±0.16
<i>S. crispatus</i>	DA 13	25.80±2.15	13.97±1.81	10.49±1.29	15.39±1.79	2.03±0.16
<i>S. crispatus</i>	MF 007	22.77±1.58	11.31±1.25	10.24±0.97	12.48±1.23	1.84±0.19
<i>S. obvallatus</i>	MF 017	27.74±1.25	15.84±0.90	12.08±1.60	15.53±1.19	1.97±0.32
<i>S. heteracanthus</i>	MF 008	27.04±2.53	11.8±0.64	11.52±1.37	15.16±1.98	1.38±0.17
<i>S. heteracanthus</i>	MF 016	38.67±4.00	22.82±2.6	16.53±2.75	21.89±3.09	2.53±0.23
<i>S. lamellosus</i>	MF 005	43.11±3.75	26.46±2.11	23.69±2.22	19.03±2.32	2.78±0.46
<i>S. anfractuosus</i>	MF 001	28.65±1.66	15.1±1.34	12.54±1.58	15.94±1.26	1.76±0.25
<i>S. phyllacanthus</i>	SA 2253	23.86±2.41	13.62±1.62	10.45±1.09	13.21±2.08	1.02±0.11
<i>S. phyllacanthus</i>	MF 014	27.34±3.45	12.58±1.83	11.79±1.79	15.48±2.26	1.26±0.24
<i>S. pentacanthus</i>	MF 011	29.12±2.30	16.11±1.68	12.69±1.67	16.15±2.13	2.41±0.30
<i>S. pentacanthus</i>	MF 012	33.48±3.70	16.98±1.36	13.71±2.10	19.21±2.67	2.42±0.31
<i>S. pentacanthus</i>	MF 013	31.18±2.80	16.81±2.46	13.17±2.05	17.99±2.50	2.23±0.32
<i>S. pentacanthus</i>	SA 2254	31.20±2.77	16.25±0.96	12.60±2.00	18.17±2.22	2.44±0.30
<i>S. pentacanthus</i>	MF 004	26.70±2.20	13.46±1.83	11.61±1.52	14.76±1.51	2.33±0.25
<i>S. pentacanthus</i>	MF 010	25.74±1.30	14.33±2.69	11.81±0.99	13.88±1.13	1.82±0.24
<i>S. dichroacanthus</i>	MF 009	24.44±1.54	13.7± 1.32	10.39±1.61	13.60±1.43	1.77±0.22
<i>S. dichroacanthus</i>	MF 015	23.39±2.15	12.35±1.67	9.68±1.12	13.55±2	1.45±0.28

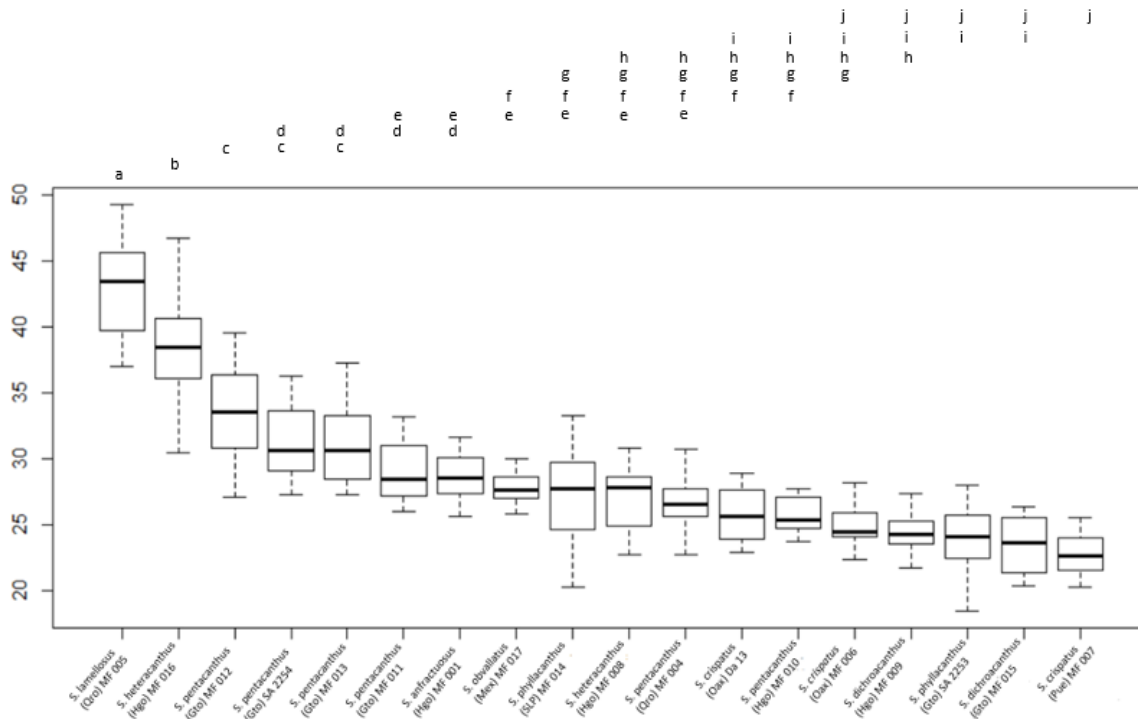


Figura 20. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la flor.

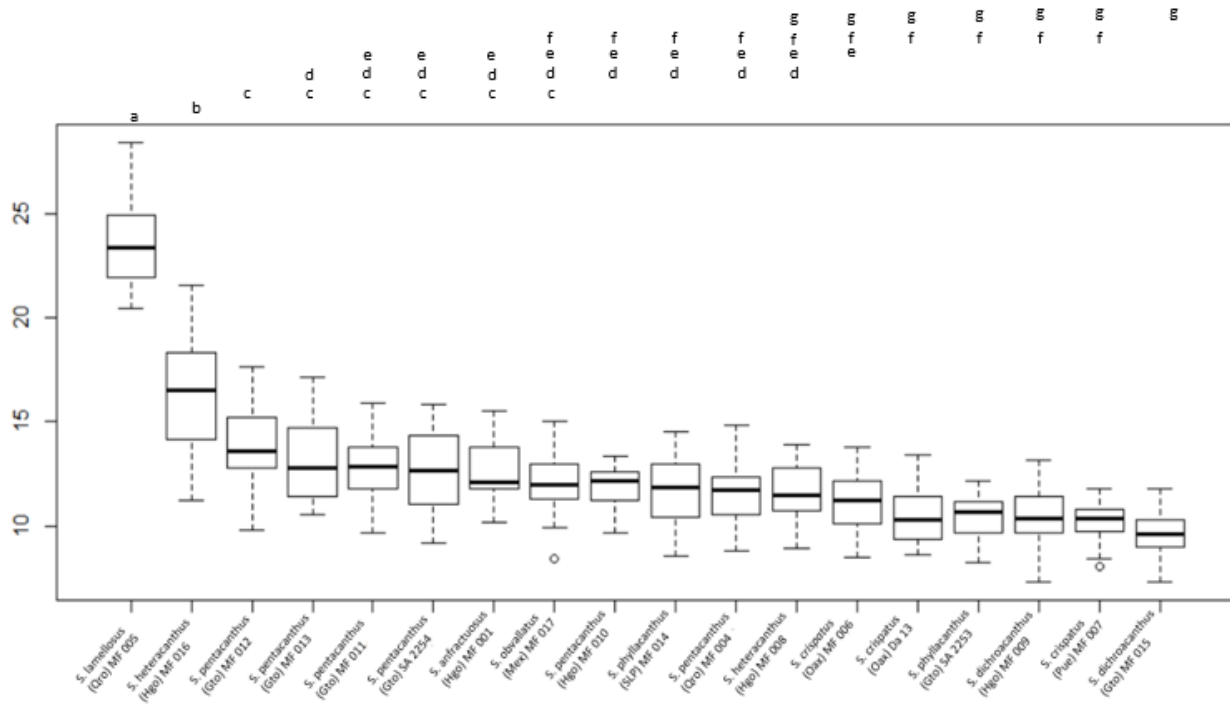


Figura 21. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud del estilo.

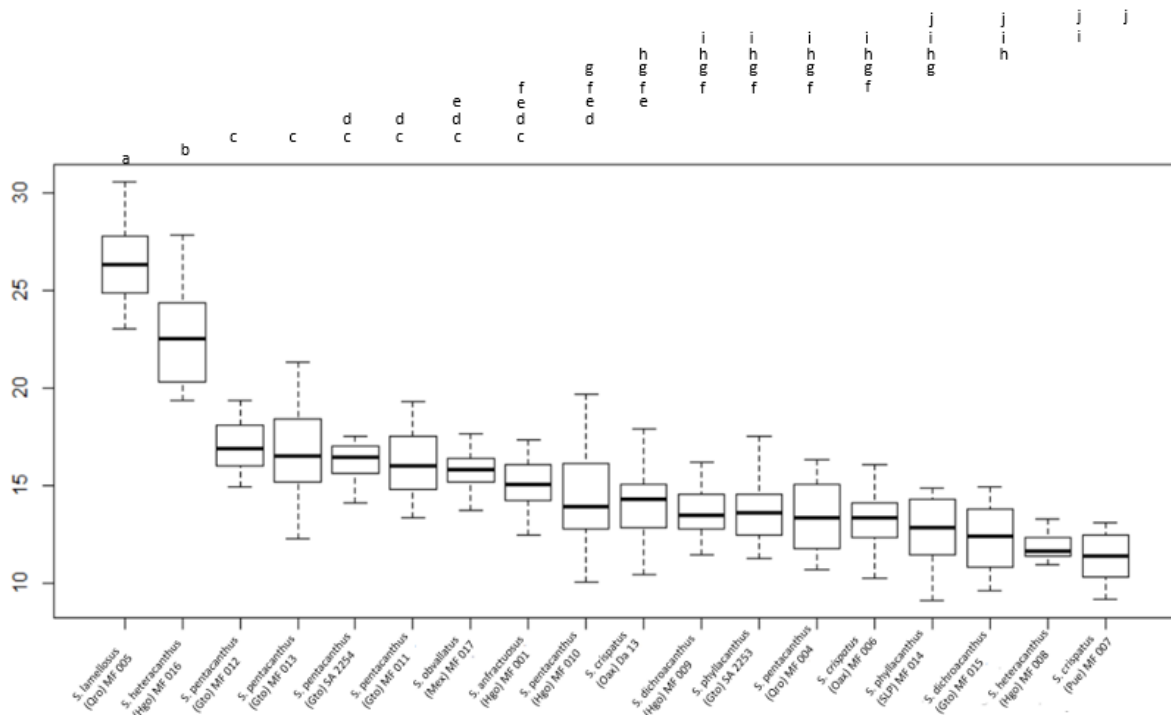


Figura 22. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud del pericarpelo.



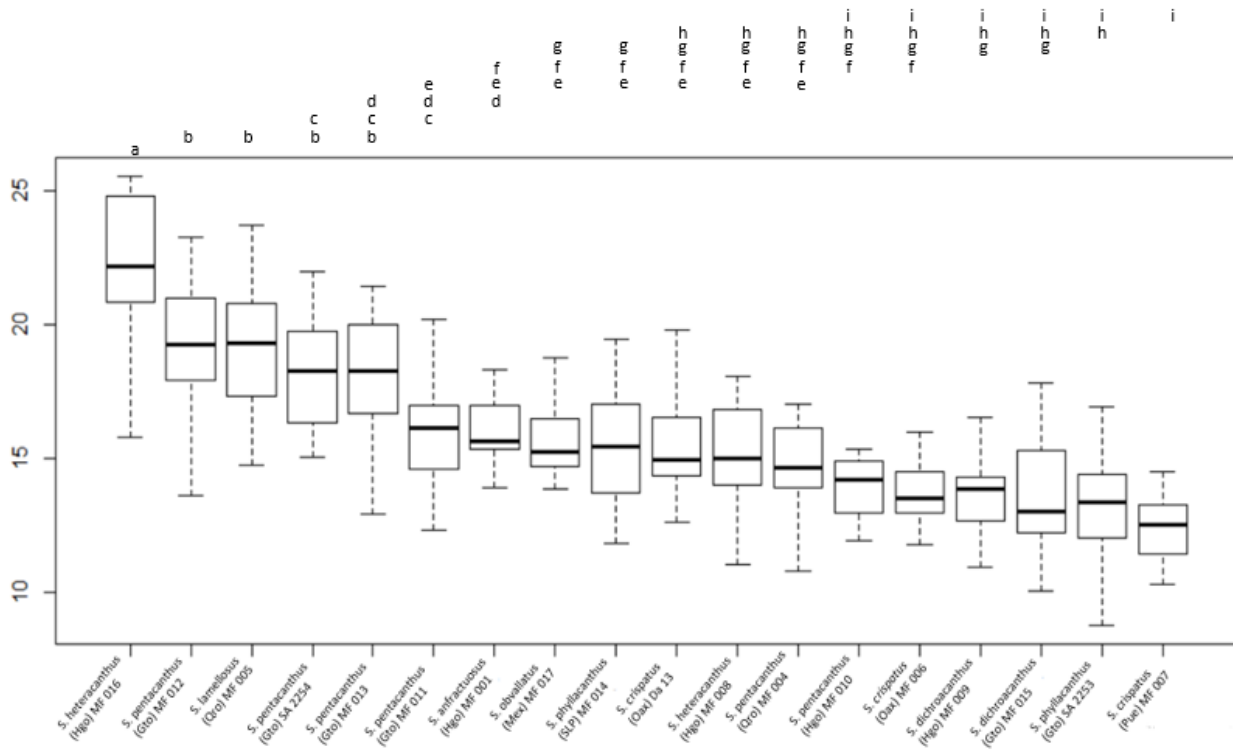


Figura 23. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud del perianto

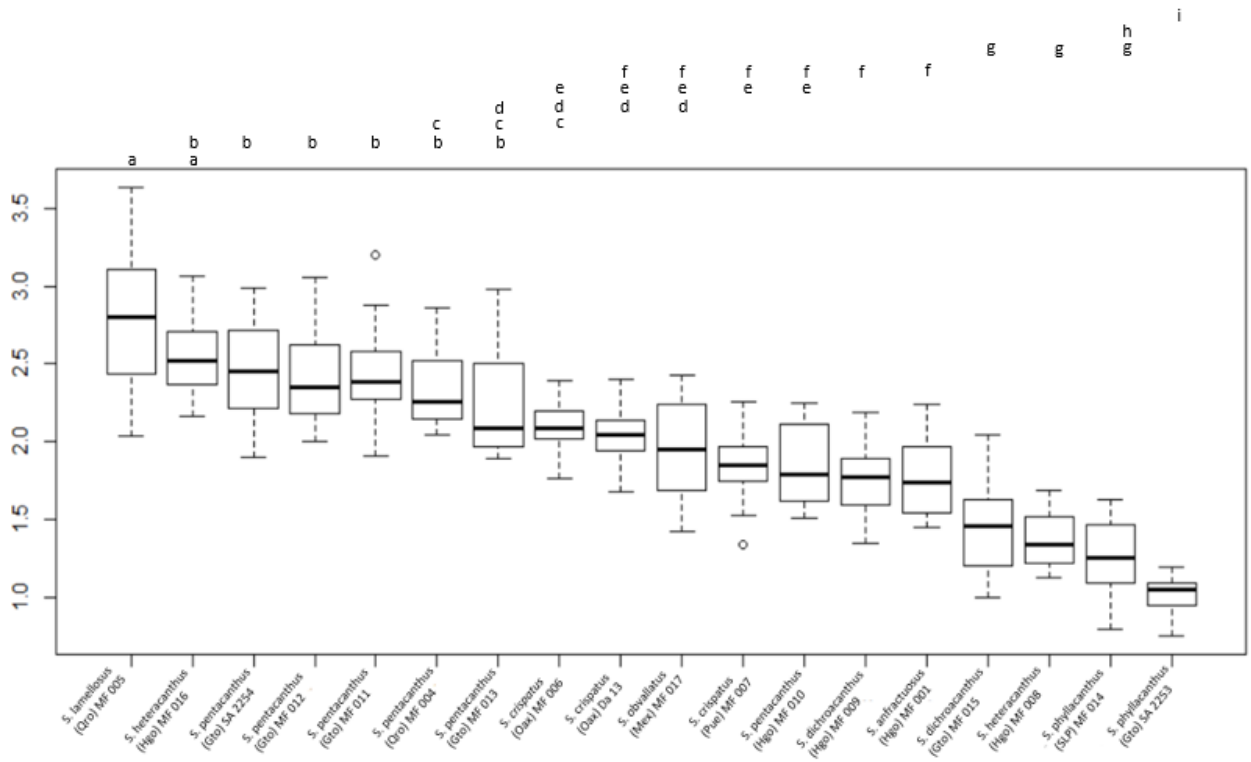


Figura 24. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para el ancho del tubo receptacular

La longitud de las semillas de *S. heteracanthus* de Real del Monte, Hidalgo, mostró la media más alta, mientras que las semillas de *S. dichroacanthus* provenientes de la localidad MF 015 y *S. phyllacanthus* poseen el menor valor (Tabla 8). Siguiendo la propuesta de tamaño (longitud) de semillas de Barthlott y Hunt (2000), éstas son grandes en *S. heteracanthus*, *S. lamellosus*, *S. obvallatus* (2.0-2.6 mm). *S. anfractuosus*, *S. dichroacanthus*, y *S. phyllacanthus* son de tamaño medio (1.2-1.9 mm). Las semillas de *S. crispatus* y *S. pentacanthus* se pueden considerar grandes o de tamaño medio (Tabla 8; Figura 25), llegando a presentar longitudes mínimas de 1.7 mm y máximas de 2.6 mm, como en el caso de *S. pentacanthus* de Gandhó, Hidalgo. El boxplot de la longitud (Figura 25), muestra que las semillas de *S. phyllacanthus* tienen valores similares y de acuerdo con la prueba de Tukey se agrupan. Si bien las semillas de *S. heteracanthus* son grandes, éstas exhiben una gran variabilidad entre localidades formando grupos separados a partir de la prueba de Tukey. Misma situación se presenta en las localidades de *S. dichroacanthus*.

Las semillas con mayor anchura las ostentó *S. heteracanthus* de Real del Monte, en contraste, *S. dichroacanthus* del Vergel y *S. phyllacanthus* poseen las semillas más angostas (Tabla 8). *S. phyllacanthus* exhibe valores similares en cuanto a este carácter, en comparación con *S. crispatus*, *S. dichroacanthus*, *S. heteracanthus* y *S. pentacanthus*, donde se observa una mayor variación intraespecífica (Figura 26).

La longitud de la región hilo-micropilar se determinó según el libro de Barthlott y Hunt (2000). *S. heteracanthus*, *S. lamellosus*, *S. obvallatus* y *S. anfractuosus* mostraron una región hilo-micropilar grande, en tanto, las semillas de *S. phyllacanthus* de San Luis de la Paz, Guanajuato y Tierra Nueva, San Luis Potosí, presentaron una región hilo-micropilar de tamaño medio, siendo éstas las que poseen menor longitud en cuanto a este carácter (Tabla 8). La región hilo-micropilar en *S.*

*crispatus*, *S. pentacanthus* y *S. dichroacanthus* reflejó una mayor variabilidad interespecífica al presentar semillas con región grande y de tamaño medio entre las localidades (Figura 27).

Tabla 8. Media y desviación estándar de los caracteres de las semillas. Ls: longitud de semilla. As: ancho de semilla. LHM: longitud de la región hilo-micropilar. Todas las mediciones están en milímetros.

Especie	No de colecta	Ls	As	LHM
<i>S. crispatus</i>	MF 006	1.91±0.09	1.91±0.17	1.27±0.11
<i>S. crispatus</i>	DA 13	1.88±0.05	1.83±0.07	1.38±0.09
<i>S. crispatus</i>	MF 007	2.03±0.15	1.97±0.09	1.22±0.09
<i>S. obvallatus</i>	MF 017	2.07±0.09	2.03±0.11	1.62±0.05
<i>S. heteracanthus</i>	MF 008	2.01±0.14	2.04±0.20	1.71±0.12
<i>S. heteracanthus</i>	MF 016	2.61±0.15	2.48±0.14	1.96±0.12
<i>S. lamellosus</i>	MF 005	2.45±0.19	2.04±0.16	1.63±0.21
<i>S. anfractuosus</i>	MF 001	1.89±0.14	1.75±0.09	1.33±0.10
<i>S. phyllacanthus</i>	SA 2253	1.83±0.07	1.73±0.14	1.05±0.13
<i>S. phyllacanthus</i>	MF 014	1.80±0.11	1.71±0.08	1.11±0.13
<i>S. pentacanthus</i>	MF 011	2.07±0.10	1.88±0.04	1.34±0.11
<i>S. pentacanthus</i>	MF 012	1.92±0.10	1.84±0.09	1.32±0.10
<i>S. pentacanthus</i>	MF 013	1.98±0.09	1.87±0.12	1.34±0.12
<i>S. pentacanthus</i>	SA 2254	1.94±0.15	1.81±0.12	1.31±0.16
<i>S. pentacanthus</i>	MF 004	2.00±0.07	2.11±0.09	1.30±0.06
<i>S. pentacanthus</i>	MF 010	2.35±0.16	2.20±0.12	1.87±0.25
<i>S. dichroacanthus</i>	MF 009	1.89±0.07	1.83±0.05	1.18±0.05
<i>S. dichroacanthus</i>	MF 015	1.49±0.06	1.56±0.09	1.48±0.08

La micromorfología de las semillas es homogénea en todas las especies de este estudio. Las células de la testa son elongadas y en el caso de *S. phyllacanthus* y *S. lamellosus* son aún mayores (Figura 28). Las paredes anticlinales son gruesas y elevadas; el microrelieve de las paredes periclinales es verrugoso y cóncavo (Figuras 28 y 29). También se observa que las células son gradualmente más pequeñas conforme se acercan a la región hilo-micropilar (Figura 30). Todas las semillas presentan quilla, pero es variable en cuanto a la forma y en ocasiones es poco evidente como en el caso de *S. phyllacanthus* y *S. lamellosus* (Figura 30).

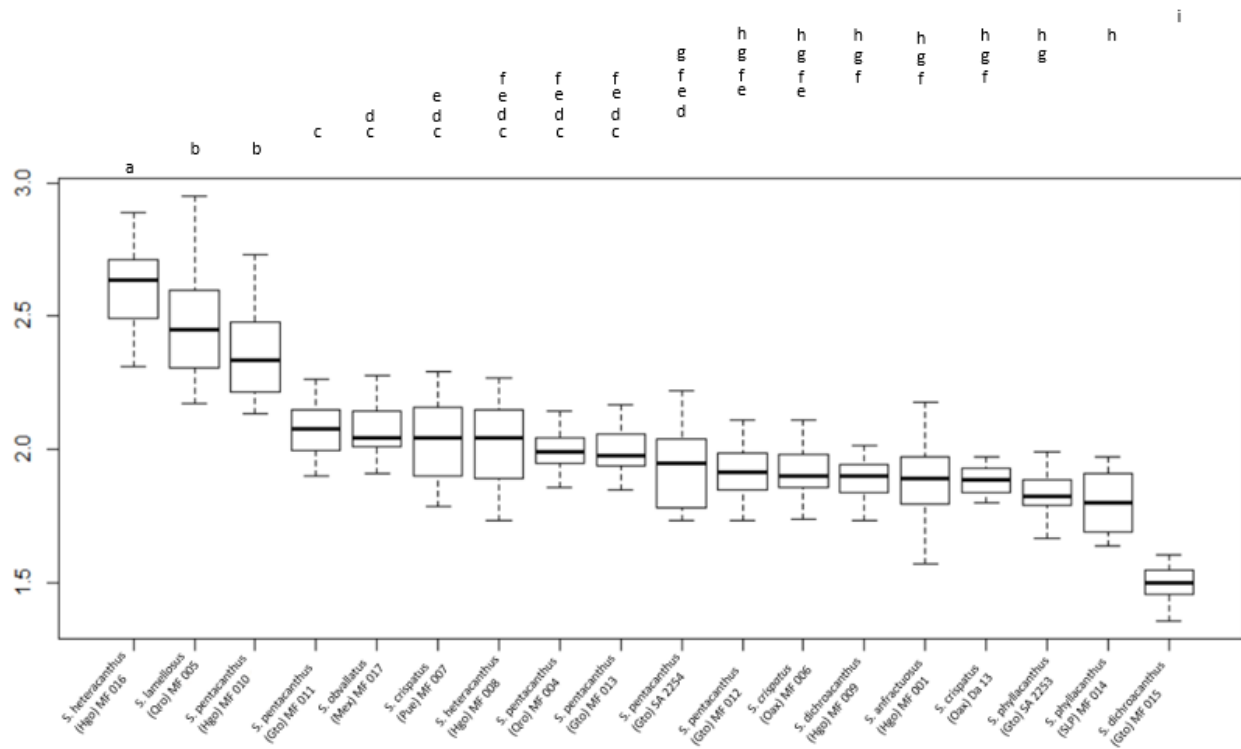


Figura 25. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la semilla.

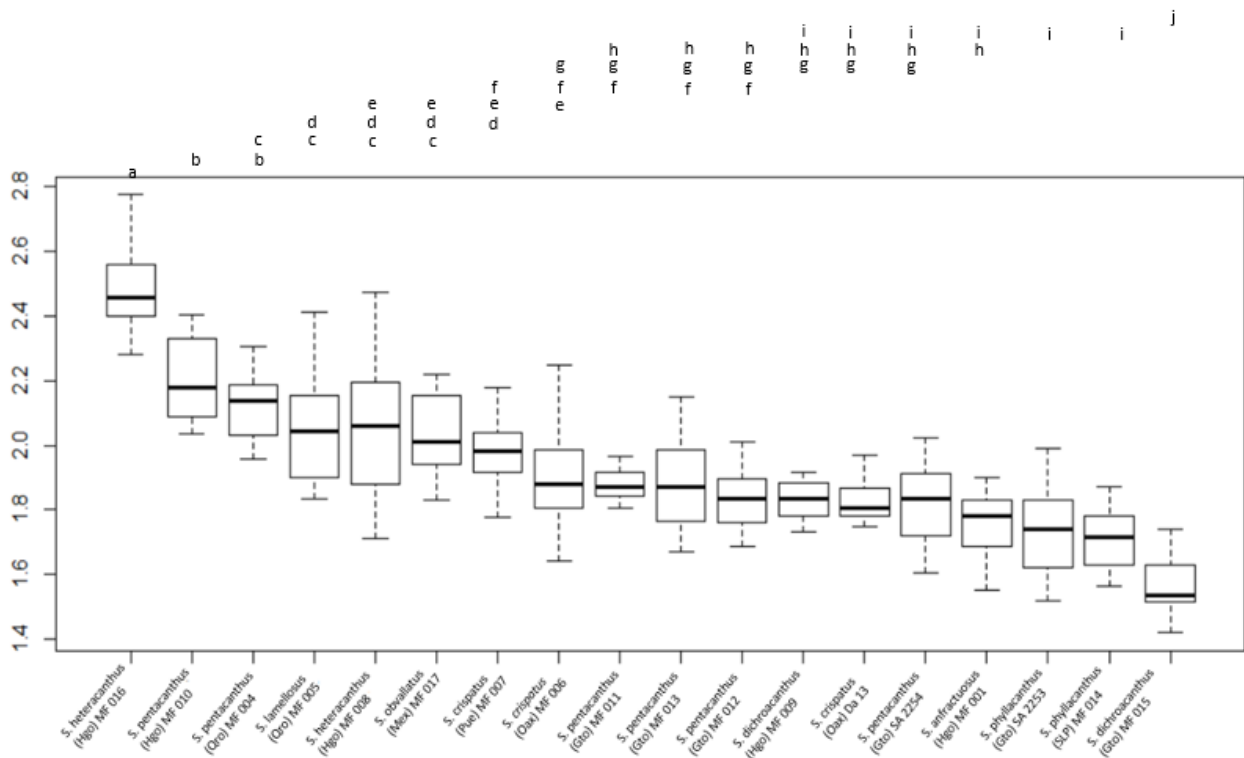


Figura 26. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para el ancho de la semilla.

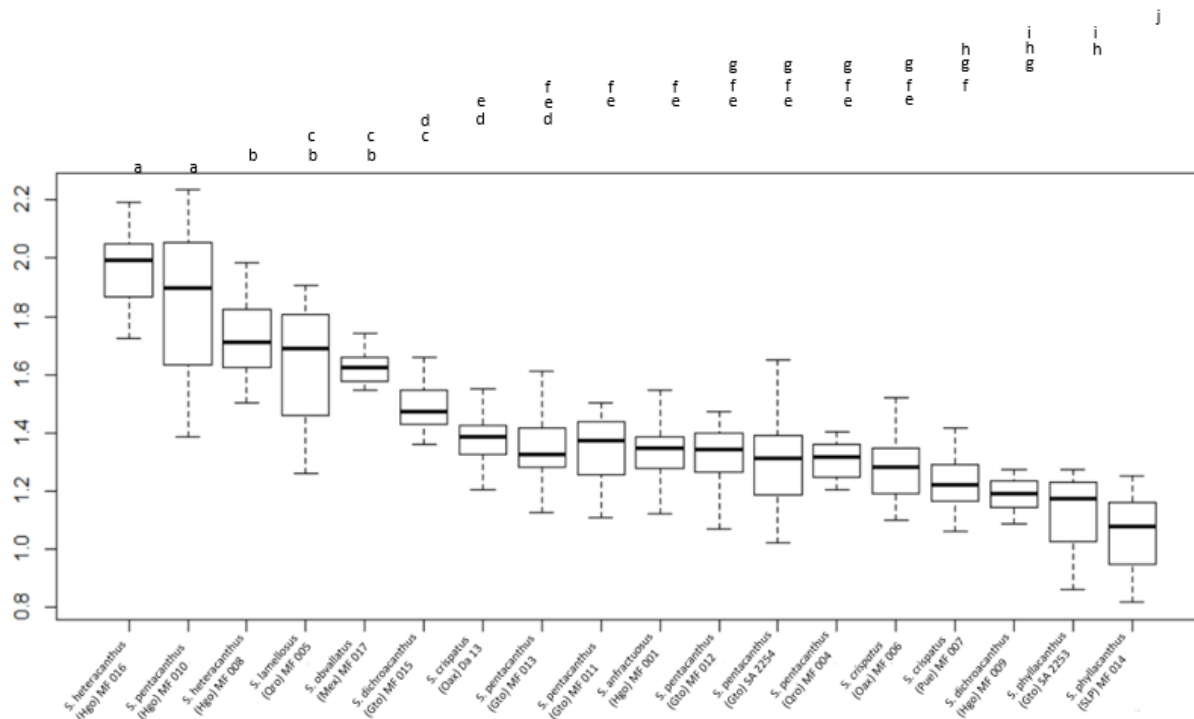
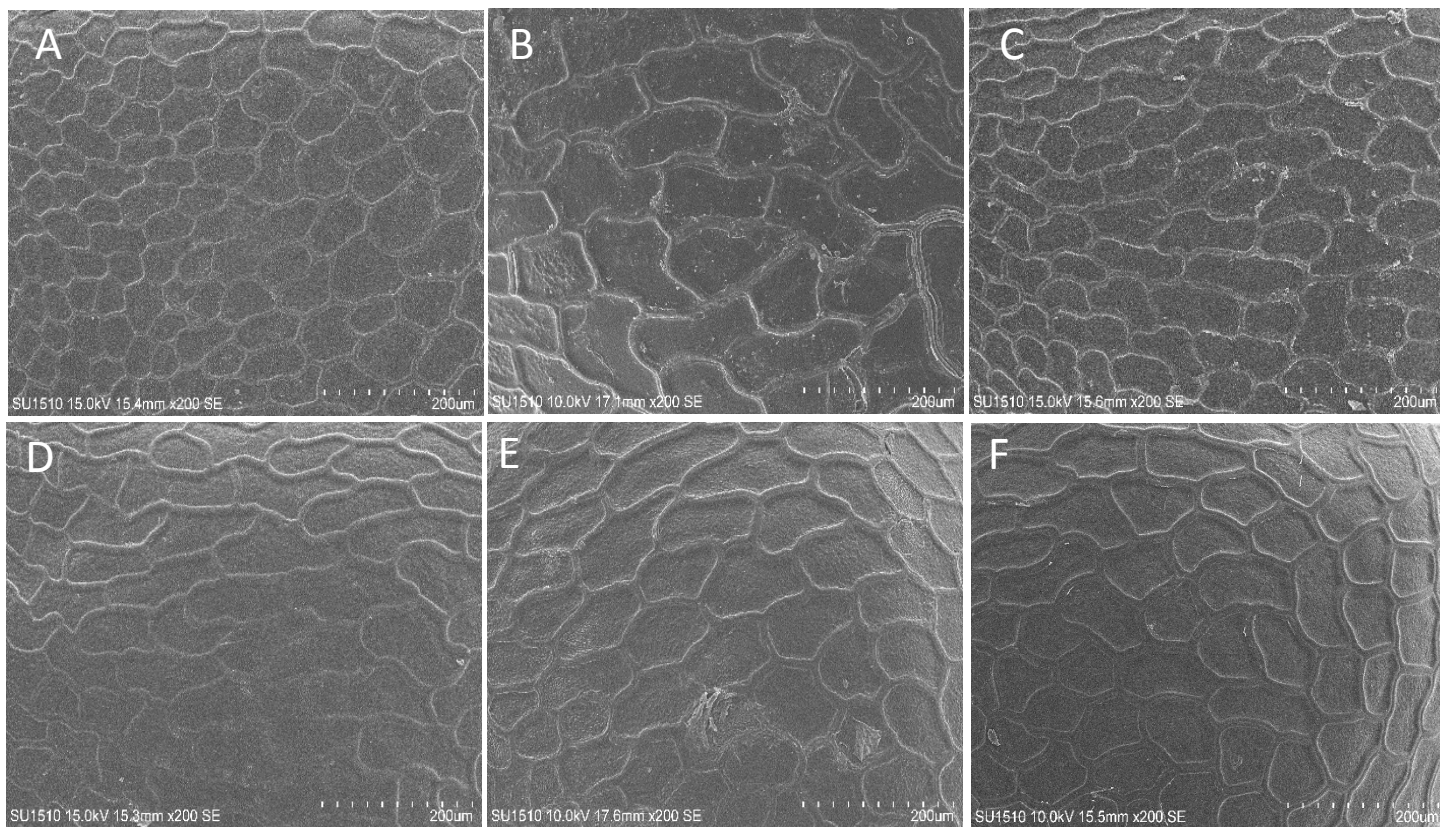


Figura 27. Gráfico de boxplot y grupos asignados por la prueba de Tukey para la longitud de la región hilo-micropilar.



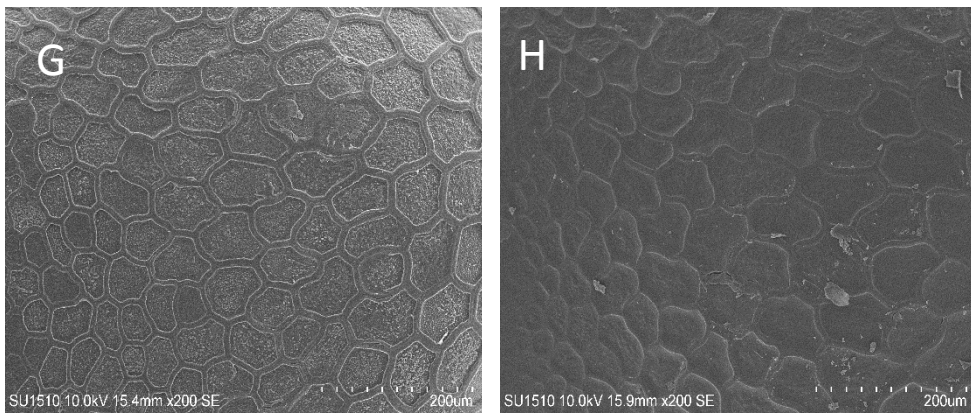


Figura 28. Microrelieve de las células de la testa de las semillas. A. *S. crispatus*. B. *S. heteracanthus*. C. *S. phyllacanthus*. D. *S. lamellosus*. E. *S. pentacanthus*. F. *S. dichroacanthus*. G. *S. anfractuosus*. H. *S. obvallatus*

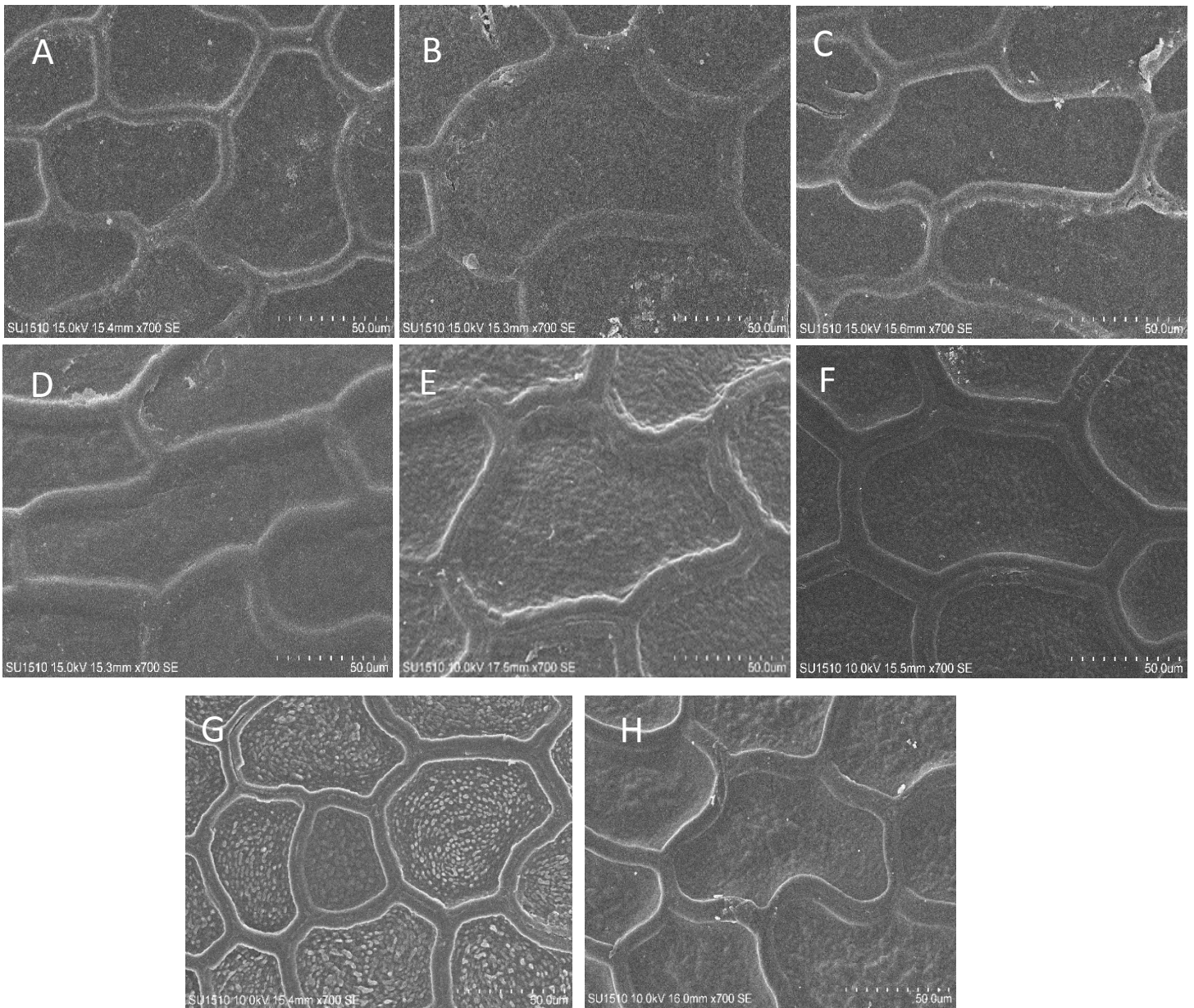


Figura 29. Microfotografías de las células de la testa de las semillas. A. *S. crispatus*. B. *S. heteracanthus*. C. *S. phyllacanthus*. D. *S. lamellosus*. E. *S. pentacanthus*. F. *S. dichroacanthus*. G. *S. anfractuosus*. H. *S. obvallatus*.

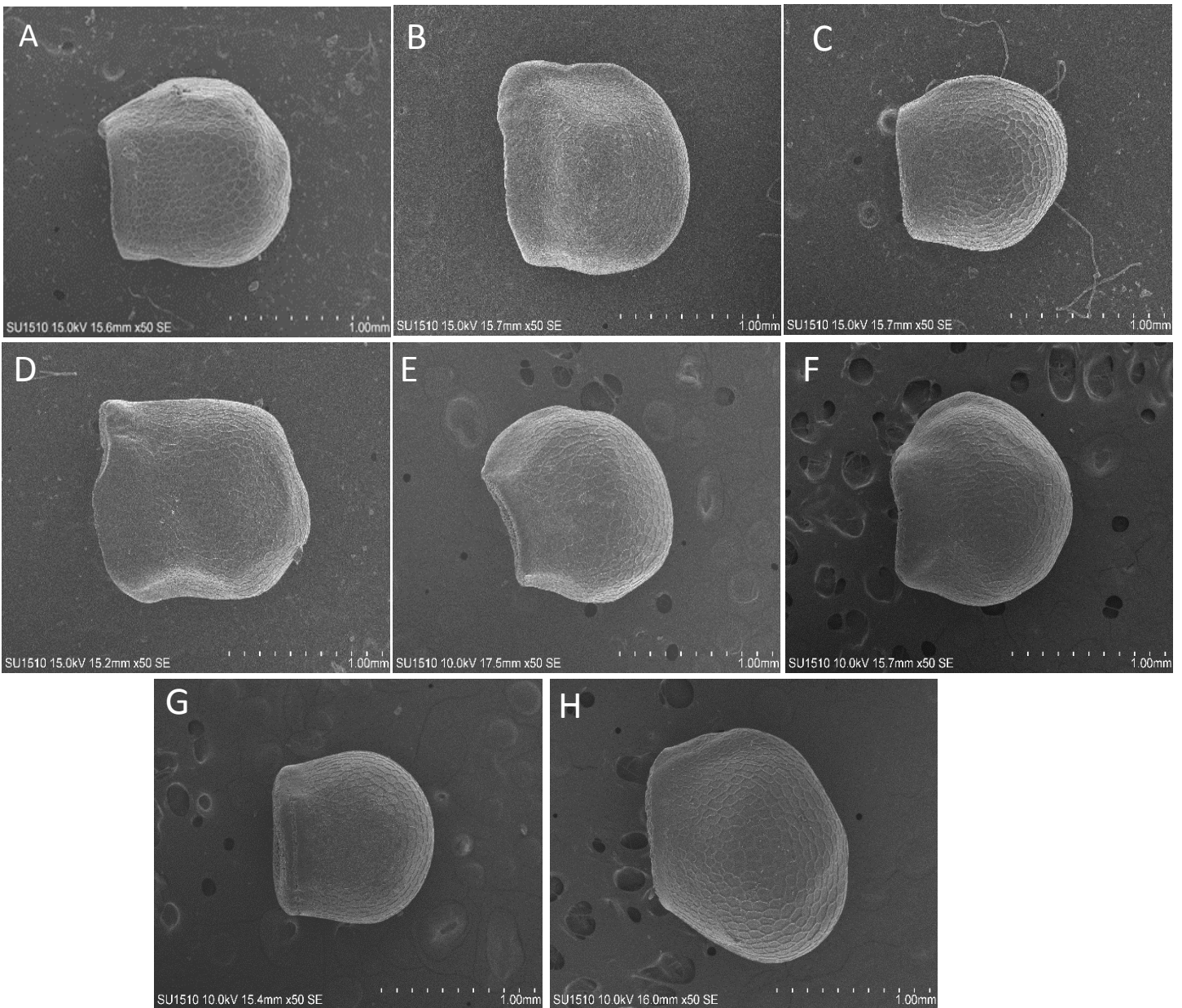


Figura 30. Microfotografías de las semillas en vista lateral. A. *S. crispatus*. B. *S. heteracanthus*. C. *S. phyllacanthus*. D. *S. lamellosus*. E. *S. pentacanthus*. F. *S. dichroacanthus*. G. *S. anfractuosus*. H. *S. obvallatus*.

## **Análisis discriminante**

### **Análisis discriminante con caracteres vegetativos y reproductivos**

El ADC mostró que la primera y segunda función explican el 70.7% y el 11.2% de la variación respectivamente. El carácter con mayor peso en la primera función fue el número de espinas centrales (NC). Los valores más altos en la segunda función están relacionados con el número de espinas radiales (NR) y la longitud de la flor (La) (Tabla 9).

El gráfico de las dos primeras funciones canónicas (Figura 31), muestra dos agrupamientos, donde las especies con tres espinas centrales se encuentran en los valores positivos de la primera función canónica, mientras que las especies con cuatro espinas centrales se concentran en los valores negativos. En la parte inferior de la segunda función canónica, en los valores negativos se agruparon los individuos de *S. heteracanthus*, al exhibir el mayor número de espinas radiales y los individuos de *S. lamellosus* quienes tuvieron los valores más altos en cuanto a longitud de flor. En la región superior de la representación gráfica de la segunda función canónica se encuentra *S. crispatus*, al presentar las flores más pequeñas dentro de las especies con cuatro espinas centrales.

El ADCL confirmó que 100% de los individuos de *S. heteracanthus*, *S. lamellosus* y *S. obvallatus*, se clasifican de manera correcta. Por otro lado, los individuos determinados *a priori* como *S. crispatus* se clasificaron en un 98.3%, mientras que el 1.6% (un individuo) se clasificó como miembro de *S. obvallatus*. El 97.5% de los individuos de *S. dichroacanthus* se agrupó de manera correcta, pero el 2.5% restante (un individuo) se clasificó como *S. phyllacanthus*. *S. pentacanthus* alcanzó un 98.33% de clasificación correcta, el 1.6% (dos individuos) se asignaron a *S. phyllacanthus*. El 95% de los individuos de *S. phyllacanthus* se asignaron de manera apropiada,



mientras que el 5% (dos individuos) se clasificó como *S. pentacanthus*. Para *S. anfractuosus* el porcentaje de individuos correctamente clasificados fue del 60%, el 15% se asignó a *S. dichroacanthus*, el 5% a *S. obvallatus* y el 20% restante a *S. pentacanthus* (Tabla 10).

Las distancias de Mahalanobis (Tabla 11) permiten observar que la distancia entre los centroides es mayor a cero, indicando que las ocho especies se discriminan significativamente.

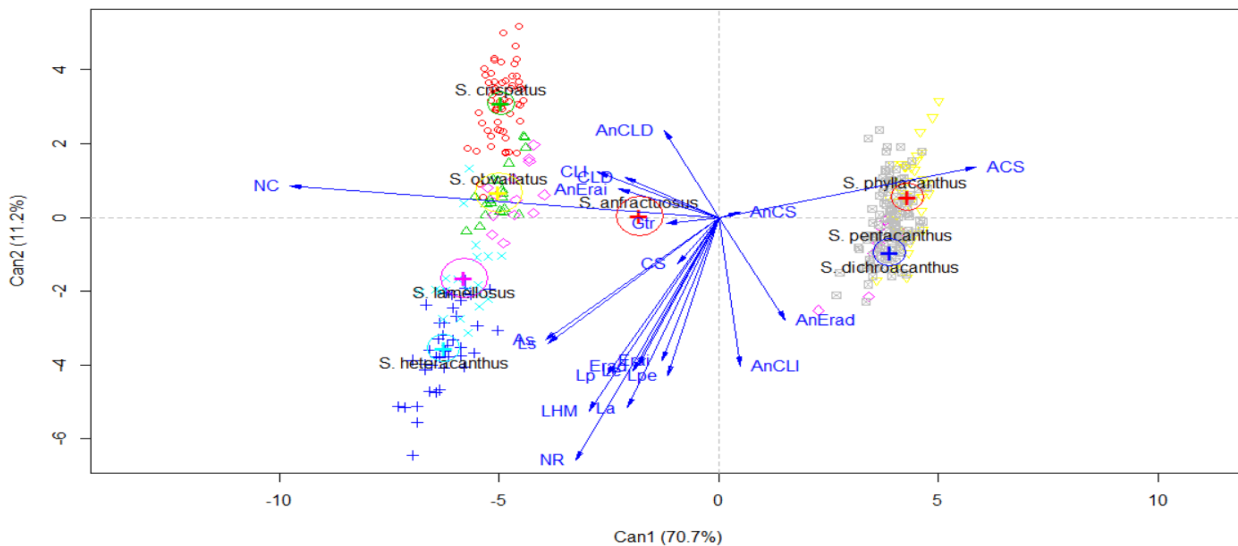


Figura 31 Gráfico de las dos primeras funciones canónicas utilizando caracteres vegetativos y reproductivos para los miembros del complejo *S. crispatus*.

Tabla 9. Coeficientes canónicos de las dos primeras funciones para caracteres vegetativos y reproductivos para los miembros del complejo *S. crispatus*.

Carácter	Can1	Can2	Carácter	Can1	Can2
CLD	-0.162	-0.521	AnErai	-0.128	0.022
CLI	-0.172	0.169	NC	<b>-0.952</b>	0.228
CS	0.094	-0.230	NR	-0.213	<b>-0.698</b>
Erad	0.065	-0.097	La	-0.305	<b>0.985</b>
Erai	-0.021	-0.155	Le	0.064	-0.070
ACS	0.223	0.231	Lp	0.044	0.097
AnCLD	0.121	0.377	Lpe	0.177	0.477
AnCLI	0.212	-0.251	Gtr	0.082	0.205
AnCS	-0.047	0.011	Ls	-0.118	0.145
AnErad	-0.046	-0.180	As	-0.064	-0.256
			LHM	-0.069	0.287

Tabla 10. Número y porcentaje de individuos correctamente clasificados a partir del análisis discriminante clasificatorio para especies del complejo *S. crispatus*.

Especie	<i>S. anfractuosus</i>	<i>S. crispatus</i>	<i>S. dichroacanthus</i>	<i>S. heteracanthus</i>	<i>S. lamellosus</i>	<i>S. obvallatus</i>	<i>S. pentacanthus</i>	<i>S. phyllacanthus</i>	Total
<i>S. anfractuosus</i>	12(60)	0 (0.0)	3 (15)	0 (0.0)	0 (0.0)	1 (5)	4 (20)	0 (0.0)	12(60)
<i>S. crispatus</i>	0 (0.0)	59 (98.33)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	1(1.66)	0 (0.0)	0 (0.0)	59 (98.33)
<i>S. dichroacanthus</i>	0 (0.0)	0 (0.0)	39 (97.5)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	1 (2.5)	39 (97.5)
<i>S. heteracanthus</i>	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	40 (100)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	40 (100)
<i>S. lamellosus</i>	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	20 (100)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	20 (100)
<i>S. obvallatus</i>	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	20 (100)	0 (0.0)	0 (0.0)	20 (100)
<i>S. pentacanthus</i>	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	118 (98.33)	2 (1.66)	118 (98.33)
<i>S. phyllacanthus</i>	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	2 (5)	38 (95)	38 (95)

Tabla 11. Distancia de Mahalanobis de los caracteres vegetativos y reproductivos en las especies del complejo *S. crispatus*.

Especie	<i>S. anfractuosus</i>	<i>S. crispatus</i>	<i>S. dichroacanthus</i>	<i>S. heteracanthus</i>	<i>S. lamellosus</i>	<i>S. obvallatus</i>	<i>S. pentacanthus</i>	<i>S. phyllacanthus</i>
<i>S. anfractuosus</i>	0	35.5589	48.6745	56.7435	49.8918	27.1303	49.2351	61.2249
<i>S. crispatus</i>	35.5589	0	102.2528	47.6203	56.0834	13.8408	91.9408	99.2486
<i>S. dichroacanthus</i>	48.6745	102.2528	0	121.4090	141.6329	97.4440	18.4897	18.0067
<i>S. heteracanthus</i>	56.7435	47.6203	121.4090	0	52.3940	27.9166	121.6086	135.1057
<i>S. lamellosus</i>	49.8918	56.0834	141.6329	52.3940	0	44.1482	121.1061	142.8664
<i>S. obvallatus</i>	27.1303	13.8408	97.4440	27.9166	44.1482	0	87.6848	96.1410
<i>S. pentacanthus</i>	49.2351	91.9408	18.4897	121.6086	121.1061	87.6848	0	11.8806
<i>S. phyllacanthus</i>	61.2249	99.2486	18.0067	135.1057	142.8664	96.1410	11.8806	0

## **Análisis discriminante para especies con cuatro espinas centrales**

La primera función discriminante explicó el 56.4% de la variación, siendo el largo de la flor (La) longitud del perianto (Lpe) y el ángulo de la espina central lateral derecha (AnCLD) los caracteres con mayor peso. La segunda función canónica representó el 22.2% de la variación, dicha función ostentó al ángulo de la espina central media (AnCM), y el número de espinas radiales como los caracteres con mayor peso (Tabla 12).

A partir del gráfico de las primeras dos funciones canónicas (Figura 32) se observa la formación de cuatro grupos. En los valores positivos de la primera función canónica se agrupó *S. crispatus*, dado que el ángulo de la espina lateral derecha alcanzó valores superiores a los 90°, además de presentar las flores con menor tamaño dentro de las especies con cuatro espinas centrales. A la izquierda de la primera función canónica se observan los individuos pertenecientes a *S. heteracanthus* que exhibieron el perianto con mayor longitud y mayor número de espinas radiales. En la parte superior, sobre la segunda función canónica, se concentró *S. lamellosus*, quien posee las flores con mayor longitud, además de ostentar la espina central media, con menor ángulo de inclinación, teniendo una orientación difusa y divaricada. En los valores negativos de la segunda función canónica se congregó *S. obvallatus*, al poseer la espina central media, en orientación reclinada y descendente y las espinas centrales superiores más anchas.

El ADCL deja ver que el porcentaje de individuos correctamente clasificados fue del 100% para todas las especies (Tabla 13).

La distancia de Mahalanobis ( $D^2$ ) de los centroides fue, nuevamente, mayor de cero, por lo que las cinco especies con cuatro espinas centrales se discriminan significativamente (Tabla 14).

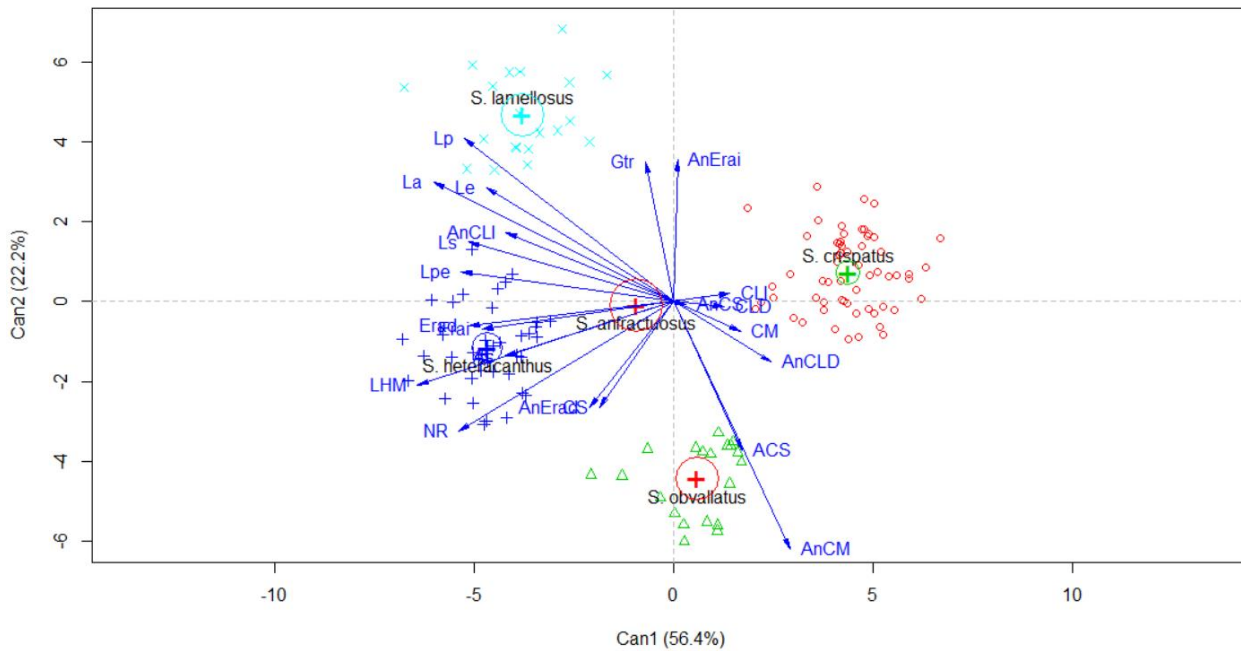


Figura 32. Gráfico de las dos primeras funciones canónicas utilizando caracteres vegetativos y reproductivos para los miembros del complejo *S. crispatus* con cuatro espinas.

Tabla 12. Coeficientes canónicos de las dos primeras funciones para caracteres vegetativos y reproductivos para los miembros del complejo *S. crispatus* con cuatro espinas centrales.

Carácter	Can1	Can2	Carácter	Can1	Can2
CLD	-0.386	0.079	AnErad	-0.117	-0.096
CLI	0.176	0.013	AnErai	-0.031	0.136
CS	-0.440	-0.233	NR	-0.588	<b>-0.415</b>
CM	-0.123	-0.247	La	<b>-1.848</b>	0.688
Erad	-0.355	-0.056	Le	0.305	-0.130
Erai	-0.696	0.033	Lp	0.357	0.114
ACS	0.081	<b>-0.433</b>	Lpe	<b>1.116</b>	-0.452
AnCLD	<b>1.283</b>	0.446	Gtr	0.510	0.171
AnCLI	-0.047	0.136	Ls	-0.262	0.231
AnCS	0.114	-0.005	As	-0.028	-0.289
AnCM	0.203	<b>-0.672</b>	LHM	-0.500	-0.366

Tabla 13. Número y porcentaje de individuos correctamente clasificados a partir del análisis discriminante clasificatorio para especies con cuatro espinas centrales del complejo *S. crispatus*.

Especie	<i>S. anfractuosus</i>	<i>S. crispatus</i>	<i>S. heteracanthus</i>	<i>S. lamellosus</i>	<i>S. obvallatus</i>	Total
<i>S. anfractuosus</i>	13 (100)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	13 (100)
<i>S. crispatus</i>	0 (0.0)	60 (100)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	60 (100)
<i>S. heteracanthus</i>	0 (0.0)	0 (0.0)	40 (100)	0 (0.0)	0 (0.0)	40 (100)
<i>S. lamellosus</i>	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	20 (100)	0 (0.0)	20 (100)
<i>S. obvallatus</i>	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	20 (100)	20 (100)

Tabla 14. Distancia de Mahalanobis de los caracteres vegetativos y reproductivos en especies con cuatro espinas centrales del complejo *S. crispatus*.

Especie	<i>S. anfractuosus</i>	<i>S. crispatus</i>	<i>S. heteracanthus</i>	<i>S. lamellosus</i>	<i>S. obvallatus</i>
<i>S. anfractuosus</i>	0	58.0392	54.1872	58.5380	50.3001
<i>S. crispatus</i>	58.0392	0	86.9683	93.4151	57.8131
<i>S. heteracanthus</i>	54.1872	86.9683	0	55.4904	66.7570
<i>S. lamellosus</i>	58.5380	93.4151	55.4904	0	102.8197
<i>S. obvallatus</i>	50.3001	57.8131	66.7570	102.8197	0

## **Análisis discriminante para especies con tres espinas centrales**

Las primeras dos funciones canónicas del ADC explican el 95.9% de la variación. La primera función canónica expone el 72.7% de la variación y los caracteres con mayor peso fueron el número de espinas radiales (NR), el largo de la semilla (Ls). La función canónica dos explica el 23.2% de la variación, siendo el largo de la espina central lateral derecha (CLD), y el ángulo de la espina central lateral derecha (AnCLD) los caracteres con mayor peso (Tabla 15). En la función canónica 1, *S. dichroacanthus* se encuentra hacia el lado positivo por presentar el mayor número de espinas radiales y menor promedio de orientación en la espina central lateral derecha. Sobre el eje negativo de la primera función canónica se concentraron los individuos pertenecientes a *S. pentacanthus*, al tener las semillas y las espinas centrales laterales derechas con mayor longitud, además de presentar el menor número de espinas radiales. El ángulo de la espina central lateral derecha, fue otro carácter que discrimina a *S. pentacanthus*, al tener el mayor promedio angular. Los individuos de *S. phyllacanthus* se congregaron en la parte superior sobre la segunda función canónica, al exhibir los valores más bajos en la longitud de la semilla (Figura 33).

El 100% de los individuos propuestos *a priori* de *S. dichroacanthus* se clasificaron de manera correcta. *S. pentacanthus* obtuvo un 99.16% de asignación correcta y sólo un individuo se clasificó dentro de *S. anfractuosus*. Los individuos identificados *a priori* como *S. phyllacanthus* alcanzaron un porcentaje del 95% en su clasificación, el 5% (que representa a dos individuos) se clasificó dentro de *S. pentacanthus*. *S. anfractuosus* obtuvo el 100% de asignación correcta (Tabla 16). Las distancias de Mahalanobis ( $D^2$ ) muestran discriminación significativa para las cuatro especies con tres espinas centrales (Tabla 17).

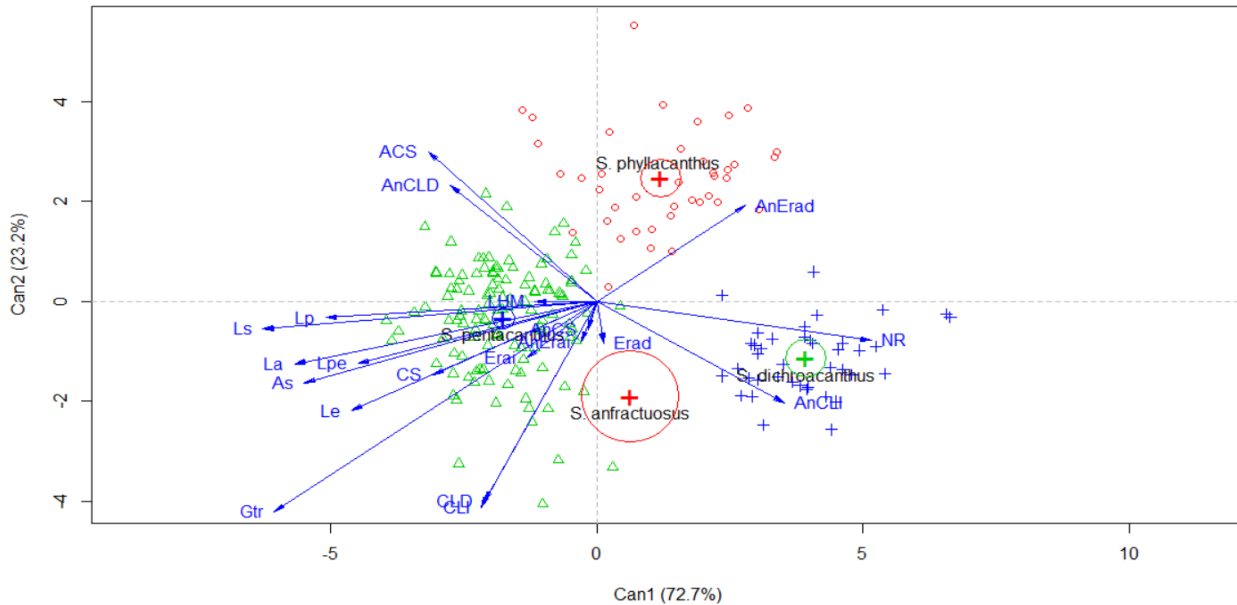


Figura 33. Gráfico de las dos primeras funciones canónicas utilizando caracteres vegetativos y reproductivos para los miembros del complejo *S. crispatus* con tres espinas.

Tabla 15. Coeficientes canónicos de las dos primeras funciones para caracteres vegetativos y reproductivos para los miembros del complejo *S. crispatus* con tres espinas centrales.

Carácter	Can1	Can2	Carácter	Can1	Can2
CLD	0.508	<b>-1.310</b>	AnErai	0.055	0.176
CLI	0.218	-0.645	NR	<b>0.805</b>	-0.605
CS	-0.311	0.666	La	-0.343	0.041
Erad	0.227	-0.010	Le	-0.114	-0.095
Erai	-0.233	0.067	Lp	-0.002	-0.153
ACS	-0.077	0.279	Lpe	-0.083	-0.228
AnCLD	-0.245	<b>0.915</b>	Gtr	-0.501	-0.369
AnCLI	0.357	0.049	Ls	<b>-0.585</b>	0.306
AnCS	0.009	0.075	As	-0.192	-0.260
AnErad	0.130	-0.039	LHM	-0.255	-0.116

Tabla 16. Número y porcentaje de individuos correctamente clasificados a partir del análisis discriminante clasificatorio para especies con tres espinas centrales del complejo *S. crispatus*.

Especie	<i>S. anfractuosus</i>	<i>S. dichroacanthus</i>	<i>S. pentacanthus</i>	<i>S. phyllacanthus</i>	Total
<i>S. anfractuosus</i>	7 (100)	0 (0.0)	0 (0.0)	0 (0.0)	7(100)
<i>S. dichroacanthus</i>	0 (0.0)	40 (100)	0 (0.0)	0 (0.0)	40 (100)
<i>S. pentacanthus</i>	1(0.83)	0 (0.0)	119 (99.16)	0 (0.0)	119 (99.16)
<i>S. phyllacanthus</i>	0 (0.0)	0 (0.0)	2 (5)	38 (95)	38 (95)

Tabla 17. Distancia de Mahalanobis de los caracteres vegetativos y reproductivos en especies con tres espinas centrales del complejo *S. crispatus*.

Especie	<i>S. anfractuosus</i>	<i>S. dichroacanthus</i>	<i>S. pentacanthus</i>	<i>S. phyllacanthus</i>
<i>S. anfractuosus</i>	0	20.7037	16.4034	26.0635
<i>S. dichroacanthus</i>	20.7037	0	32.9634	20.6792
<i>S. pentacanthus</i>	16.4034	32.9634	0	16.6727
<i>S. phyllacanthus</i>	26.0635	20.6792	16.6727	0



# DISCUSIÓN

## Caracteres de importancia para el reconocimiento de especies

El primer ADC aplicado a todas las especies del complejo *S. crispatus* mostró la importancia que tiene el número de espinas centrales ( $N_c$ ) dentro de este género, pues además de ser el atributo con mayor carga en el análisis, permite reconocer dos grupos de especies: aquellas con cuatro espinas centrales y las de tres espinas centrales (Figura 31). El número de espinas radiales ( $N_r$ ) también fue relevante para la delimitación de las especies, ya que dicho carácter en los tres ADC siempre mostró un valor de carga alto. El valor taxonómico del número de espinas centrales y radiales ha sido reportado con gran potencial para la delimitación de especies en los géneros *Echinocereus* (Sánchez, 2013; Cervantes, 2017), *Selenicereus* (Martínez, 2016) y *Coryphantha* (Baker y Butterworth, 2013). En particular, Meyrán (1972, 2003) señaló la importancia de ambos caracteres en la identificación de especies de *Stenocactus*. Recientemente, Martínez (2010) definió como caracteres diagnósticos el número de espinas radiales y la ausencia/presencia de la espina central media. En consecuencia, en la presente investigación se confirma que dichos caracteres son de gran valor taxonómico para el género.

La orientación de la espina central media ( $An_{CM}$ ) mostró ser un carácter informativo para aquellas especies que presentan esa cuarta espina central. En los diagramas de orientación (Figura 6; Tabla 4) se observa que la espina central media tiene dos tipos de orientación por especie. Este resultado es diferente al obtenido por Martínez (2010), donde solo encontró un tipo de orientación para cada especie. Por lo tanto, es importante estudiar poblaciones para entender la variabilidad de los caracteres y no exclusivamente los ejemplares de herbario. Martínez (2010) menciona que la orientación de la espina central media en *S. lamellosus* es únicamente difusa, pero en el presente

trabajo se encontró que la orientación puede ser difusa ( $50^{\circ}$ - $75^{\circ}$ ) y divaricada ( $76^{\circ}$ - $98^{\circ}$ ). En *S. crispatus* la orientación, de acuerdo con Martínez (2010), es divaricada, mientras que en este trabajo resultó ser divaricada ( $76^{\circ}$ - $105^{\circ}$ ) y reclinada ( $106^{\circ}$ - $127^{\circ}$ ) en las tres localidades. Para *S. obvallatus* dicha autora encontró que solo existe orientación reclinada; sin embargo, para los individuos de *S. obvallatus* de este trabajo se encontró orientación reclinada ( $106^{\circ}$ - $135^{\circ}$ ) y descendente ( $136^{\circ}$ - $165^{\circ}$ ). Tapia *et al.* (2016) y Cervantes (2017) resaltan la utilidad de la posición angular de espinas centrales y radiales para la identificación de especies en *Neobuxbaumia* y *Echinocereus*, respectivamente.

De igual forma, los caracteres reproductivos demostraron ser útiles para el reconocimiento de grupos dentro del género. La longitud de la flor (La) fue un carácter de gran carga en los primeros ADC (Tabla 9 y 12), discriminando a *S. lamellosus* por ser la especie que exhibe las flores con mayor longitud. Si bien, la longitud del pericarpelo (Lp) y el grosor del tubo receptacular (Gtr) no resultaron ser caracteres de peso para la discriminación de especies en el ADC, éstos se pueden tomar en cuenta como caracteres diagnósticos para *S. lamellosus* y *S. phyllacanthus*, respectivamente. *S. lamellosus* es la única especie que presenta un pericarpelo de mayor longitud que el perianto ( $\bar{X}=23.69$ ), además de exhibir los mayores valores de dicho carácter dentro de las especies analizadas, por otro lado, el tubo receptacular de *S. phyllacanthus* resultó ser el más estrecho ( $\bar{X}=1.02$  y  $\bar{X}=1.26$ ).

Al considerar la longitud de la flor, Meyrán (1981) agrupó a las especies en aquellas con flores pequeñas (en promedio 20 mm o menores), en donde incluyó a *S. crispatus*, *S. dichroacanthus* y *S. phyllacanthus*, y aquellas con flores mayores a los 25 mm, en este grupo se encuentran *S. anfractuosus*, *S. heteracanthus*, *S. lamellosus*, *S. obvallatus* y *S. pentacanthus*.

Los resultados de este trabajo confirman que *S. crispatus*, *S. dichroacanthus* y *S. phyllacanthus* son especies con flores de menor longitud; sin embargo, la información cuantitativa (longitud de la flor) no concuerda con lo reportado por Meyrán (1981, 2003) y Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), ya que la longitud media de las flores de *S. crispatus*, *S. dichroacanthus* y *S. phyllacanthus*, es mayor que lo reportado por los autores mencionados, inclusive en la descripción de Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), para *S. crispatus* señalan una longitud de 35 mm.

El uso de la semilla en la delimitación de especies, dentro de *Stenocactus*, se reporta por primera vez en este trabajo. Dado que la micromorfología de la semilla fue homogénea no fue de utilidad en la delimitación de especies; sin embargo, se aporta la descripción para *S. anfractuosus*, *S. crispatus*, *S. dichroacanthus*, *S. heteracanthus*, *S. lamellosus*, *S. obvallatus*, *S. pentacanthus* y *S. phyllacanthus*, aumentando así el acervo morfológico que se tiene para el género y que puede ser útil para la reconstrucción de las relaciones filogenéticas de la tribu Cacteeae. No obstante, la longitud de la semilla (Ls) fue un carácter de peso en el tercer ADC para especies con tres espinas centrales (Tabla 15), discriminando a *S. pentacanthus* por ostentar las semillas con mayor longitud.

*S. phyllacanthus* es una especie aceptada y bien identificada por diferentes autores (Britton y Rose, 1963; Taylor, 1979; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Anderson, 2001; Meyrán, 2003; Hunt *et al.*, 2006; Martínez, 2010) y no pertenece al complejo *S. crispatus* por la presencia de flores amarillas; no obstante, se decidió incluirla en los análisis morfométricos con el propósito de encontrar otro carácter que pudiera ayudar en el reconocimiento de este taxón, ante la ausencia de caracteres reproductivos en gran parte del año y a la gran similitud de caracteres vegetativos que comparte con otras especies. Al respecto, *S. phyllacanthus* exhibió la región hilo-micropilar (LHM) más corta, además de mostrar los menores porcentajes en cuanto a la relación longitud de semilla-longitud hilo-micropilar, por lo cual se podría considerar como un carácter de importancia

taxonómica, pese que el ADC no lo consideró como un atributo de peso. De acuerdo a los análisis, ningún carácter vegetativo mostró diferencias significativas que permitieran identificar a *S. phyllacanthus*, por lo que se concluye que los caracteres reproductivos (color de la flor, grosor del tubo receptacular y longitud de la región hilo-micropilar) son precisos para su reconocimiento.

## **Reconocimiento de especies**

Las distancias de Mahalanobis de los centroides (Tabla 11) resultaron significativas en las ocho especies, destacando una mayor distancia entre especies con cuatro y tres espinas centrales. Aunado a lo anterior, el alto porcentaje de clasificación correcta en el ADCL (Tabla 10), confirma el reconocimiento de *S. anfractuosus*, *S. crispatus*, *S. dichroacanthus*, *S. heteracanthus*, *S. lamellosus*, *S. obvallatus*, *S. pentacanthus* y *S. phyllacanthus* (Figuras 34, 35, 35, 37), llevando a rechazar las propuestas taxonómicas realizadas por Taylor (1979) y Hunt *et al.* (2006). Los nombres aceptados en la presente tesis se listan en el Apéndice 1. De igual forma, se incluye una clave de identificación (Apéndice 2) y una diagnosis de las especies (Apéndice 3).

Taylor (1979) señala a *S. obvallatus* como conespecífico de *S. crispatus* y de acuerdo a las distancias de Mahalanobis  $D^2=13.8408$  y  $D^2=57.813$ , *S. obvallatus* posee mayor similitud con *S. crispatus*. No obstante, Meyrán (1979) las reconoce como dos entidades diferentes, a partir del lectotipo de ambas especies por parte de Candolle. En la ilustración de *S. obvallatus*, la longitud de las flores es equiparable con el tamaño de las espinas e inclusive de mayor longitud. Con respecto a *S. crispatus*, las ilustraciones y la descripción de Candolle hacen referencia a un menor tamaño de la flor.

Meyrán (1972,1979, 1981) refiere la observación de este carácter en campo, concluyendo que las plantas de *S. crispatus* exhibían flores menores a 20 mm, con una distribución hacia el oriente del

Valle de México, mientras que *S. obvallatus* presenta flores de 25 a 35 mm, con distribución hacia el poniente del Valle de México. El mapa de colectas generado en el presente estudio (Figura 2), deja ver que coincide con lo reportado por Meyrán (1980) y Scheinvar (1982); no obstante, los resultados aquí obtenidos no respaldan a la flor como el carácter discriminante entre ambas especies como consecuencia de la poca concordancia encontrada en la longitud de la flor de *S. crispatus* en los trabajos de Meyrán (1972,1979, 1981), y al parecido morfométrico, estadísticamente no significativo, encontrado en las flores de *S. crispatus* provenientes de Santiago Amatlán, Oaxaca, con las flores de *S. obvallatus* de Tequixquiac, Estado de México. Martínez (2010) menciona que la orientación de la espina central media es un carácter importante para diferenciar estos dos taxones, al respecto, la prueba Mardia-Watson-Wheeler mostró diferencia significativa, por lo que se propone que la orientación de la espina central media es el principal atributo para la identificación de ambas especies, de esta forma *S. crispatus* presenta una espina central media con orientación divaricada, mientras que *S. obvallatus* presenta una orientación descendente (Figuras 34C y 36F) . Igualmente, la longitud de la región hilo-micropilar y el ancho de la espina central superior mostraron diferencias significativas entre ambas especies; sin embargo, se necesitan estudios con un mayor número de poblaciones de *S. obvallatus* para comprender con mayor precisión su variación morfológica.

Las distancias de Mahalanobis para *S. lamellosus* y *S. crispatus* ( $D^2=56.0834$  y  $D^2 =93.4161$ ), muestran que los centroides son estadísticamente distintos y se corrobora con la nube de puntos de ambas especies en los ADC (Figuras 31 y 32), las cuales no se empalman. Además, los ADCL (Tablas 10 y 13) revelaron que ningún individuo de *S. crispatus* se agrupó con los individuos de *S. lamellosus* y viceversa. La descripción original de *S. lamellosus* por parte de Dietrich (1847), menciona la presencia de flores de 4 cm de longitud con un tubo largo; al respecto, los resultados

muestran que *S. lamellosus* posee las flores con mayor longitud, alcanzado hasta los 48 mm de longitud, además de ser la única especie en ostentar pericarpelo de mayor longitud que el perianto. Meyrán (1973a) encontró poblaciones de *S. lamellosus* en el camino de Venados a Metzquititlán, Hidalgo, y al sur de Vizarrón, Querétaro, encontrando flores de 42 mm, con tubo alargado, coincidiendo con el protólogo y los resultados aquí obtenidos. Estos caracteres discriminan a *S. lamellosus* del resto, incluido *S. crispatus*. La orientación difusa y divaricada de la espina central media en *S. lamellosus* (Figura 36C) con relación a la orientación divaricada y reclinada de *S. crispatus* (Figura 34C), es un carácter que demostró diferencia significativa a partir de la prueba Mardia-Watson-Wheeler y se puede considerar de gran valor taxonómico, dado que ya existen antecedentes del uso de este carácter para la diferenciación de estas especies por parte de Martínez (2010).

Hunt *et al.* (2006) considera que *S. lamellosus* es un sinónimo de *S. obvallatus*; no obstante, los resultados de los ADC no respaldan esa propuesta. Caracteres vegetativos como la orientación de la espina central media, el ancho de la espina central superior (Figuras 36C y 36F), e inclusive caracteres reproductivos como la longitud de flor y pericarpelo (Figuras 36B y 36E), permiten entender a estos dos taxones como entidades diferentes. La distribución geográfica y el tipo de vegetación son otros factores a considerar para la distinción de dichos taxones. *S. lamellosus* es una especie endémica del centro de México distribuyéndose en los estados de San Luis Potosí, Guanajuato, Querétaro e Hidalgo, en bosques de *Quercus* y *Juniperus* y con menor frecuencia en matorral xerófilo (Arias y Aquino, 2019). Por otro lado, *S. obvallatus* se restringe al poniente del Valle de México (Hidalgo, Estado de México y Ciudad de México), siendo el matorral xerófilo espinoso con pastizal, el tipo de vegetación donde normalmente se encuentra, de acuerdo con los ejemplares de MEXU (2019) y la colecta realizada en este trabajo.

A partir de los análisis multivariados fue posible reconocer a *S. heteracanthus* como una entidad diferente a *S. crispatus*. La nube de puntos de ambos taxones no se sobrepone, las distancias de Mahalanobis indican que los centroides ( $D^2=54.1872$  y  $D^2=47.6203$ ) son estadísticamente distintos y los ADCL mostraron que ningún individuo de estas especies se asignaron entre ellas. El número de espinas radiales es el principal el carácter que discrimina a ambos taxones (Figuras 34C y 35F). *S. crispatus* presenta de dos a seis espinas mientras que *S. heteracanthus* presenta de ocho hasta 14 espinas, además la región hilo-micropilar de las semillas también mostró potencial para ser tomado en cuenta como un carácter de valor taxonómico para diferenciar a dichas especies.

La semejanza en el número de espinas radiales en especies, como *S. heteracanthus*, *S. ochoterenanus* y *S. zacatecasensis*, ha provocado confusión entre estos taxones. Hunt *et al.* (2006) considera que *S. heteracanthus* es sinónimo de *S. ochoterenanus*, a su vez Taylor (1979) menciona que es un nombre carente de valor, a consecuencia de una incorrecta tipificación y a la descripción incompleta (ausencia de datos de flor y fruto). Por otro lado, Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) y Meyrán (2003) reconocen a *S. heteracanthus* y la diferencian de *S. ochoterenanus* al presentar como máximo 13 espinas radiales, mientras que *S. ochoterenanus* llega a exhibir más de 22 espinas radiales. Taylor (1979) y Hunt *et al.* (2006) afirman que *S. zacatecasensis* es sinónimo de *S. multicosatus*; sin embargo, *S. multicosatus* presenta flores con una longitud de 25 mm, mientras que *S. zacatecasensis* ostenta flores de 30 a 40 mm (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991), carácter similar que exhibe *S. heteracanthus*. Con base en la morfología se puede concluir que *S. heteracanthus* es un taxón independiente de *S. crispatus*, y podría estar formando un complejo con *S. ochoterenanus* y *S. zacatecasensis*, por lo que se requiere trabajo en campo y análisis morfométricos para esclarecer la problemática taxonómica que envuelve a estos tres taxones.

La distancia de Mahalanobis ( $D^2=102.2528$ ) permite reconocer que el centroide de *S. dichroacanthus* exhibió mayor distancia con respecto a *S. crispatus*, derivado de los caracteres vegetativos, principalmente el número de espinas centrales (Figuras 34C y 35C). Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) y Arias *et al.* (2012), señalan en *S. crispatus* la presencia de cuatro espinas radiales situadas en la parte inferior de la areola y de manera ocasional de dos o una espina en la parte superior de la areola, llegando a tener como máximo seis espinas radiales. Si bien, *S. dichroacanthus*, de manera general, puede tener la misma cantidad de espinas y en ocasiones hasta ocho, la diferencia yace en que ninguna de las espinas se posicionó en la parte superior de la areola, como en el caso de *S. crispatus*, que cuando llegó a tener más de cuatro espinas, éstas se localizaron en el ápice de la areola. Cabe destacar que los análisis estadísticos no mostraron diferencias significativas en los caracteres reproductivos de ambos taxones.

Hunt *et al.* (2006) considera a *S. dichroacanthus* como el sinónimo de *S. obvallatus* ante las carencias del protólogo del primero, no obstante, las diferencias significativas encontradas en el número de espinas centrales, ángulo de las espinas centrales laterales, la ausencia de espinas radiales superiores en *S. dichroacanthus* (Figuras 35C y 36F) y la longitud de flor (Figuras 35B y 36E) y semilla arrojan evidencia para entender a estos dos taxones como entidades diferentes.

Las plantas identificadas como *S. pentacanthus* por parte de Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), Taylor (1979) las entiende como miembros del complejo *S. crispatus*. En este trabajo el patrón de espinación (número de espinas centrales y radiales y ausencia/presencia de espinas radiales superiores), encontrado en plantas provenientes de Guanajuato, Querétaro e Hidalgo, coincide con las descripciones de Meyrán (1979). Basados en la importancia del patrón espinación, el cual es taxonómicamente determinante con base a las pruebas estadísticas, se entiende que *S. pentacanthus* y *S. crispatus* no son coespecíficos. Asimismo, la distancia de Mahalanobis



( $D^2=87.6848$ ) y la nula asignación del ADCL (Tabla 10) entre *S. pentacanthus* y *S. obvallatus* no apoya la propuesta de Hunt *et al.* (2006), quien los considera sinónimos.

La distancia de Mahalanobis para *S. anfractuosus* mostró diferencias significativas con todas las especies (Tabla 11), a pesar de obtener, como ya se mencionó, un 60% de asignación correcta, lo que corresponde a 12 individuos, quienes exhibieron la espina central media. La longitud de la espina central media en *S. anfractuosus*, de acuerdo al boxplot (Figura 16), exhibió diferencias significativas con todas las demás especies al tener los más altos valores, y por consecuencia estaría explicando el 100% de asignación correcta en el segundo ADCL (Tabla 13). Por otro lado, el tercer ADCL (Tabla 16) para especies con tres espinas centrales reflejó de igual forma el 100% de clasificación correcta y aunque no se encontró un carácter único, la diferencia se encuentra en que el número de espinas radiales es menor (Figuras 34F y 35C) y la longitud de la flor (Figuras 34E y 35B) es mayor en *S. anfractuosus* con respecto a *S. dichroacanthus*. El tubo receptacular en *S. phyllacanthus* es más estrecho que el de *S. anfractuosus* (Figuras 34E y 37E) y la región hilo-micropilar y espinas centrales laterales y superiores son de mayor longitud en *S. anfractuosus* (Tablas 5 y 8). El promedio del ángulo de la espina central derecha es mayor en *S. pentacanthus* y menor en la lateral izquierda, asimismo la espina central superior en *S. anfractuosus* es más estrecha (Tablas 5 y 6).

Meyrán (1973b) encontró diversas poblaciones afines a *S. anfractuosus*, que mostraban areolas con 3-4 espinas centrales y diámetro de hasta 15 cm en el tallo; sin embargo, el mismo autor no consideró el tamaño del tallo como un atributo para determinar una especie, dado que éste puede estar bajo efecto de la edad asociada a buenas condiciones de crecimiento. Más adelante Meyrán (2003), en su clave de identificación para el género, señala a *S. anfractuosus*, quien destaca entre todas las especies por exhibir tallos de hasta 20 cm de diámetro, siendo éste el carácter diagnóstico.

En este trabajo, el diámetro de los tallos en las plantas de *Stenocactus* fue un carácter que no se evaluó, al existir antecedentes donde su uso no fue útil para el reconocimiento de especies (Martínez, 2010). En géneros como *Echinocereus*, Baker (2006) menciona que los caracteres del tallo, como el diámetro, tienden a verse más afectados por factores de la edad y ambiente, particularmente la correlación existente entre el diámetro y los posibles cambios de turgencia a lo largo del año relacionados con la disponibilidad del agua a lo largo de su distribución.

Meyrán (1979) habló de un posible complejo denominado *S. obvallatus* formado por *S. anfractuosus*, *S. lamellosus* y *S. obvallatus*, taxones distribuidos en las porciones norte y oeste del Valle de México y regiones adyacentes caracterizados por la presencia de plantas con cuatro espinas centrales y flor de 25 a 40 mm de longitud; en relación, *S. anfractuosus* mostró tener mayor similitud con *S. obvallatus* a partir de la distancia de Mahalanobis ( $D^2=27.1303$  y  $D^2=50.3001$ ), no obstante se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la orientación de la espina central media, espinas centrales laterales, ancho de la espina central superior, longitud y ancho de la semilla y longitud de la región hilo-micropilar para ser considerados taxones independientes.

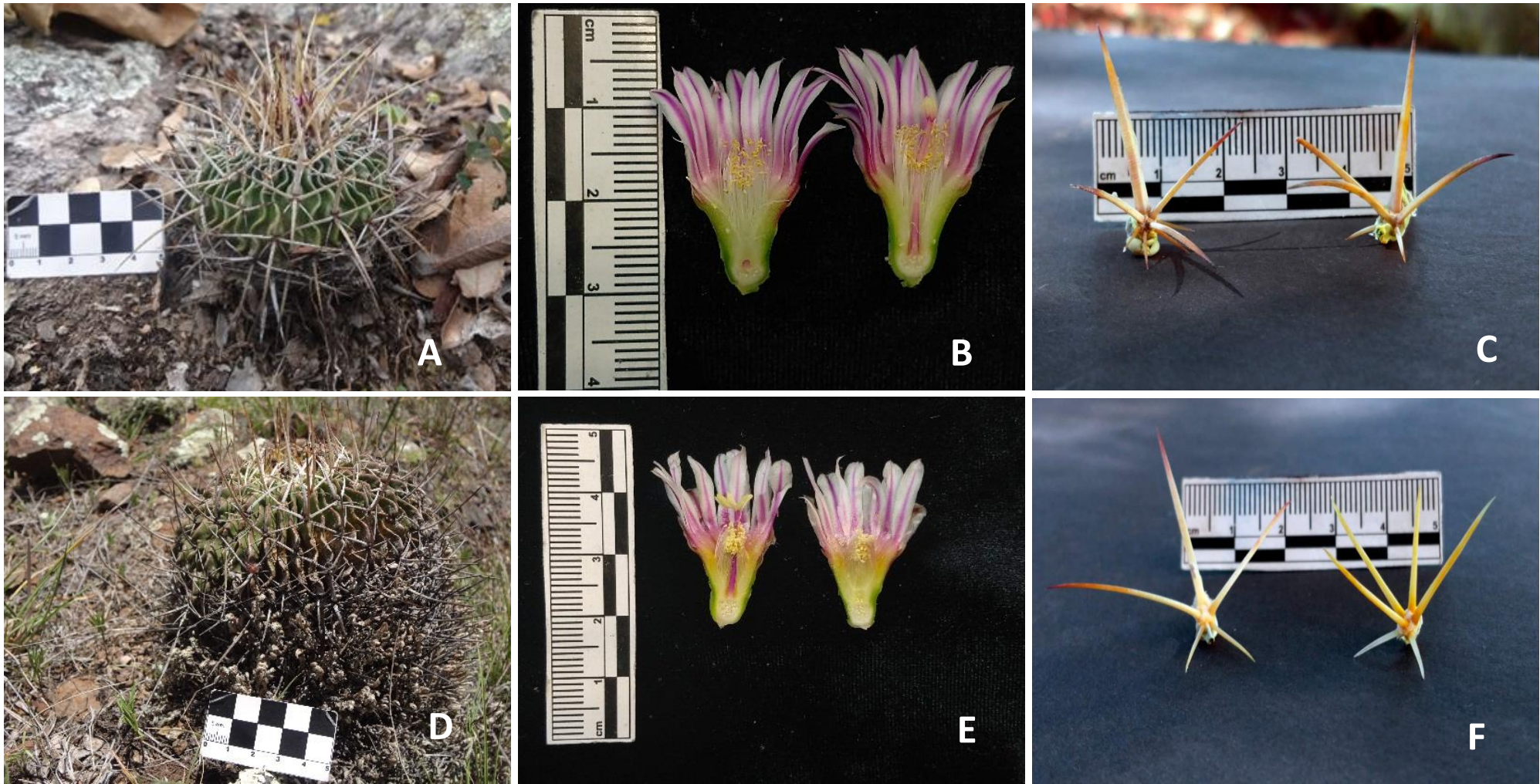


Figura 34. Tallos, flores y areolas de las especies de *Stenocactus* reconocidas en este trabajo. A-C. *S. crispatus*. D-F. *S. anfractuosus*.

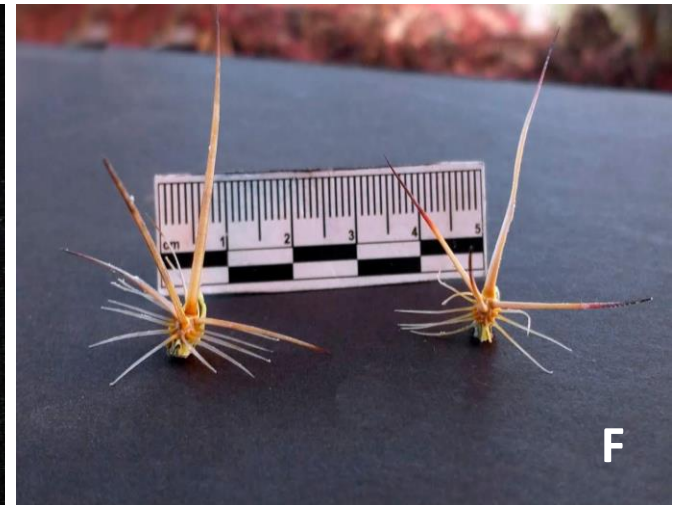


Figura 35. Tallos, flores y areolas de las especies de *Stenocactus* reconocidas en este trabajo. A-C. *S. dichroacanthus*. D-F. *S. heteracanthus*.

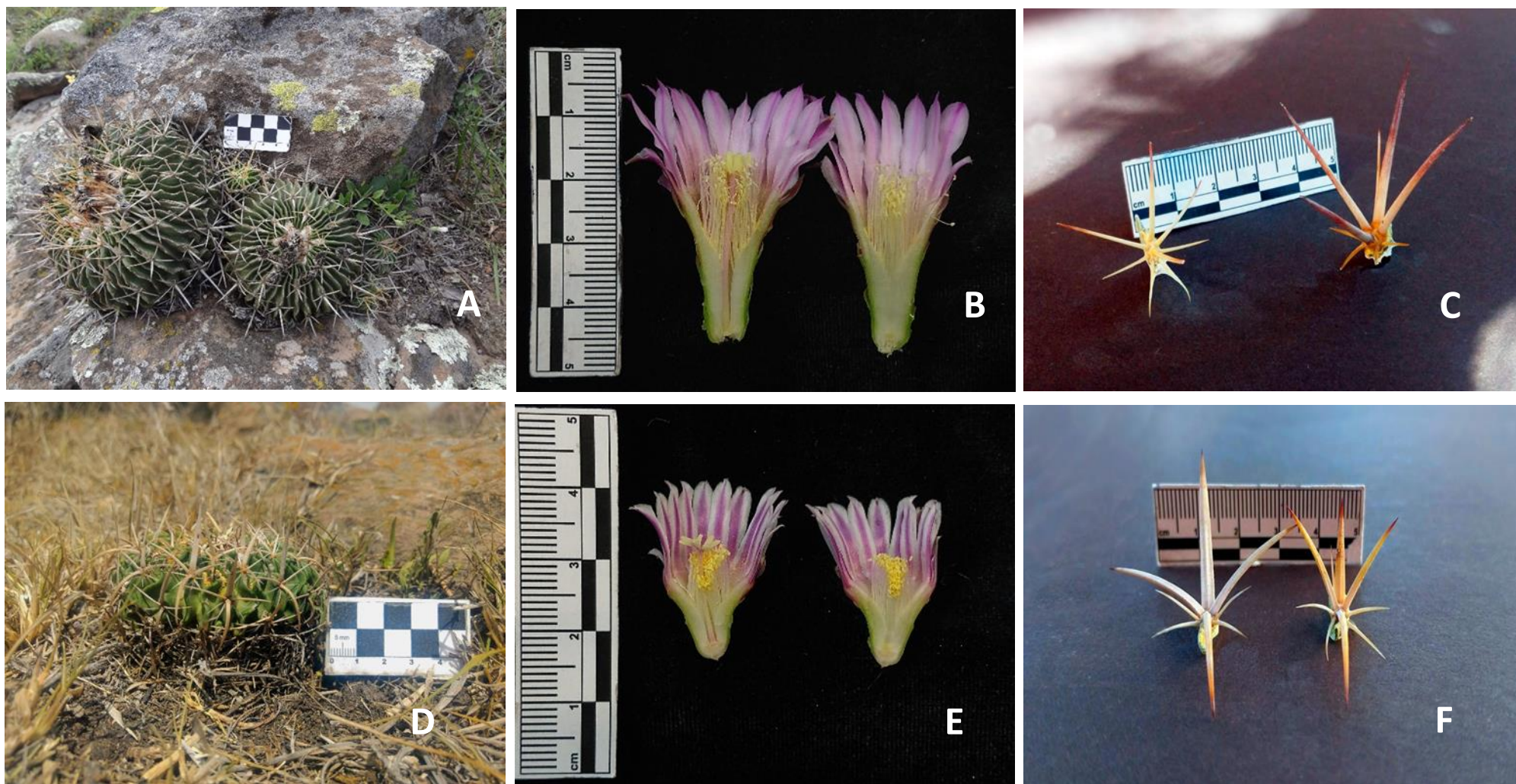


Figura 36. Tallos, flores y areolas de las especies de *Stenocactus* reconocidas en este trabajo. A-C. *S. lamellosus*. D-F. *S. obvallatus*.

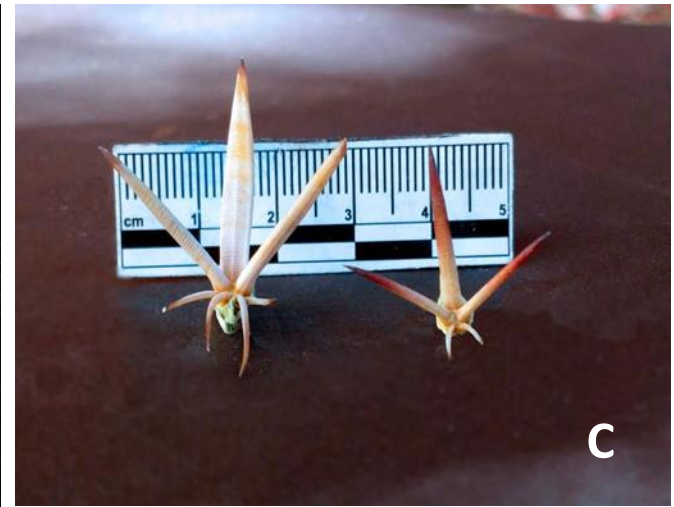


Figura 37. Tallos, flores y areolas de las especies de *Stenocactus* reconocidas en este trabajo. A-C. *S. pentacanthus*. D-F. *S. phyllacanthu*

## CONCLUSIONES

- La evaluación de un conjunto de caracteres morfológicos cuantitativos, tanto vegetativos como reproductivos, a través del uso de técnicas de estadística multivariada (análisis discriminante canónico y análisis discriminante clasificatorio), resultó de utilidad para describir la variabilidad morfológica y esclarecer los límites de ocho especies (*S. anfractuosus*, *S. crispatus*, *S. dichroacanthus*, *S. heteracanthus*, *S. lamellosus*, *S. obvallatus*, *S. pentacanthus* y *S. phyllacanthus*) llevando a rechazar algunas propuestas taxonómicas realizadas por Taylor (1979) y Hunt *et al.* (2006).
- De acuerdo con los análisis multivariados, el número de espinas centrales y radiales, el ángulo de la espina central media y espina central lateral derecha y la longitud de la flor y semilla son caracteres de gran valor taxonómico para el grupo *S. crispatus*, esperando que, en un futuro, dichos caracteres se evalúen en todas las especies que integran *Stenocactus*.
- El uso de la micromorfología de la semilla como herramienta taxonómica resultó de nula utilidad para reconocer entidades; sin embargo, se reporta por primera vez su descripción para ocho especies.
- El estudio de la variabilidad morfológica en poblaciones naturales es determinante y necesaria para géneros con complejidad taxonómica, en este caso *Stenocactus* donde la mayoría de las especies se basan únicamente en revisiones bibliográficas, sin un correspondiente estudio en campo.

## LITERATURA CITADA

Acevedo, F. M. 2013. *Data Analysis and Statistics for Geography Environmental Science, and Engineering*. Boca Raton: CRC Press.

Anderson, E. F. 2001. *The Cactus Family*. Portland, Oregon: Timber Press.

Aquino, D. 2014. Delimitación de las especies de *Mammillaria*, serie *Polyedrae* (Cactaceae). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Aquino, D., Cervantes, C. R., Gernandt, D. S y Arias, S. 2019. Species Delimitation and Phylogeny of *Epithelantha* (Cactaceae). *Systematic Botany* 44(3): 600–615.

Arias, S y Aquino, D. 2019. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo 209. Familia Cactaceae*. Pátzcuaro, Michoacán, México: Instituto de Ecología A.C. Centro Regional del Bajío.

Arias, S., Gama-López, S., Guzmán-Cruz, U y Vázquez-Benítez, B. 2012. *Flora del Valle de Tehuacán. Fascículo 95. Cactaceae Juss.* México, DF: Instituto de Biología, UNAM, CONABIO.

Arroyo-Cosultchi, G., Terrazas, T., Arias, S y Arreola-Nava, H. 2006. The systematic significance of seed morphology in *Stenocereus* (Cactaceae). *Taxon* 55: 983-992.

Arroyo-Cosultchi, G., Terrazas, T., Arias, S y López-Mata, L. 2010. Delimitación de *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. multiareolata* (Cactaceae) con base en análisis multivariados. *Bol. Soc. Bot. Méx* 86: 53-64.

Backeberg, C. 1942. *Echinofossulocactus guerraianus*. *Feddes Repert* 51: 63.



- Baker, M. A. 2006. Circumscription of *Echinocereus arizonicus* subsp. *arizonicus*: phenetic analysis of morphological characters in section *Triglochidiatus* (Cactaceae), part II. *Madroño* 53: 388-399.
- Baker, M y Butterworth, C. A. 2013. Geographic distribution and taxonomic circumscription of populations within *Coryphantha* section *Robustina* (Cactaceae). *America Journal of Botany* 100: 984-997.
- Barthlott, W. y Hunt, D. 2000. Seed diversity in the Cactaceae subfamily Cactoideae. *Succulent Plant Research* 5: 6–173.
- Batschelet, E 1981. *Circular Statistics in Biology*. London, England: Ed. Academic Press Inc.
- Bravo-Hollis, H. 1937. *Las Cactáceas de México* Primera edición. Ed. Imprenta Universitaria.
- Bravo-Hollis, H. 1959. Una nueva especie de *Echinofossulocactus*. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional de México* 30: 59-61.
- Bravo-Hollis, H. 1969. El género *Echinofossulocactus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 14: 11-23.
- Bravo-Hollis, H., y Sánchez-Mejorada, H. 1991. *Las Cactáceas de México Vol. II*. México, D.F: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Brisson, J.R y Peterson, R.L. 1976. *A critical review of the use of scanning electron microscopy in the study of the seed coat*. In *Scanning Electron Microscopy, Part. VII*. Proceeding of the workshop on Plant Science Application of the SEM. Chicago: Research Institute.
- Britton, N. L. y Rose, J. N. 1922. *The Cactaceae; descriptions and illustrations of plants of the cactus family*. Vol 3. Washington: The Carnegie Institution of Washington.

- Britton, N. L. y Rose, J. N. 1963. *The Cactaceae*. (1ra Ed). USA: Ed. Dover Publications, Inc.
- Brummitt, R. K. 1987. Report of the Committee for Spermathophyta: 33, *Taxon* 36: 734-739.
- Candolle, A. P. 1828. *Echinocactus crispatus*. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* 3: 461.
- Candolle, A. P. 1828. *Echinocactus obvallatus*. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* 3: 462.
- Cervantes, C. R. 2017. Delimitación de especies del complejo *Echinocereus parkeri* (Cactaceae). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Dietrich, A. G. 1839. *Echinocactus lancifer*. *Allgemeine Gartenzeitung* 7:154.
- Dietrich, A. 1847. *Echinocactus lamellosus*. *Allgemeine Gartentg*, 15:177.
- Guzmán, U., Arias, S y Dávila, P. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. México, D.F: Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad.
- Heath, P. V. 1989. The question of *Echinofossulocactus* (Cactaceae), *Taxon* 38: 281-288.
- Hunt D. R. 1980. Decent re-burial for *Echinofossulocactus* Lawr. *The Cactus and Succulent Journal of Great Britain* 42: 105-107.
- Hunt, D., Taylor, N y Charles, G. 2006. *The New Cactus Lexicon, Text and Atlas*. Milbourne Port: DH Books.
- Johnson R.A. y Wichern D.W. 1982. *Applied Multivariate Statistical Analysis*. Prentice Hall, Englewood Cliffs.

Kovach Computing Services. 2014. Oriana 4.0. [consultado 10 Ene 2019]. Disponible en: <http://www.kovcomp.co.uk/oriana/>.

Krainz. 1946. Schweizer Garten 10.

Lawrence, G. 1841. A catalogue of the cacti in the collection of the Rev. Theodore Williams, at Hendon Vicarage, Middlesex. *Gardener's Magazine (ed. Loudon)* 17: 313-321.

Lemaire, C. 1838. *Cactearum aliquot novarum* 27.

Link, J. H. F. 1840. *Echinocactus arrigens*. *Allgemeine Gartenzeitung* 8: 161.

López-Borja, N., Romo-Campos, R., Arreola-Nava, H., Muñoz, A y Loza-Cornejo, S. 2017. Variación morfológica en *Opuntia jaliscana* (Cactaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 74: 1-11.

Martínez, M. 2010. Variación morfológica y distribución del género *Stenocactus* (K. Schumann) A. Berger (Cactaceae). Tesis de Licenciatura Universidad Autónoma de Querétaro, México.

Martínez, D. 2016. Delimitación taxonómica de las especies del grupo *Selenicereus vagans* (Hylocereae, Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Martius, C. F. P. 1837. In L. G. K. Pfeiffer. *Enumeratio Diagnostica Cactearum* 62 y 63.

MEXU (Herbario Nacional de México). 2019. Departamento de Botánica, Instituto de Biología (IBUNAM), *Stenocactus obvallatus* (DC.) A. Berger ex A.W. Hill, ejemplar de: Herbario Nacional de México (MEXU), Plantas Vasculares. En *Portal de Datos Abiertos UNAM* (en línea), México, Universidad Nacional Autónoma de México. Disponible en <http://datosabiertos.unam.mx/IBUNAM:MEXU:1222011>. Fecha de actualización 09/05/2013, 5:43:39 p.m. Fecha de consulta: 31/07/2019, 12.22:54 p.m.

- Meyrán, J. 1972. Estudios sobre *Echinofossulocactus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 17: 35-46.
- Meyrán, J. 1973a. *Echinofossulocactus lamellosus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 18: 40-45.
- Meyrán, J. 1973b. *Echinofossulocactus anfractuosus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 18: 101-107.
- Meyrán, J. 1979. Discusión sobre *Echinofossulocactus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 24: 60-64.
- Meyrán, J. 1980. Distribución geográfica de *Echinofossulocactus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 25: 60-64.
- Meyrán, J. 1981. La flor de *Echinofossulocactus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 26: 16-19.
- Meyrán, J. 2003. Clave de identificación de las especies de *Stenocactus*. Consideraciones sobre sus características. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 68: 90-95.
- Moreno, P. N. 1984. *Glosario botánico ilustrado*. México. Compañía Editorial Continental
- Morrone, J. J. 2013. *Sistemática. Fundamentos, métodos, aplicaciones*. México, D.F: Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Mota-Lambert, S., Leite-Borba, E., Camara-Machado, M., y Da Silva-Andrade, S. (2006). Allozyme Diversity and Morphometrics of *Melocactus paucispinus* (Cactaceae) and Evidence for Hybridization with *M. concinnus* in the Chapada Diamantina, North-eastern Brazil. *Annals of Botany* 97: 389–403.
- Muehlenpfordt, F. 1845. *Echinocactus heteracanthus*. *Allgemeine Gartenzeitung* 13: 345.

Nobel, P.S. 1978. Surface temperature of cacti influences of environmental and morphological factors. *Ecology* 59: 986-995.

Pérez-López, C. 2004. *Técnicas de Análisis Multivariante de Datos Aplicaciones con SPSS*. Madrid, España: Pearson Prentice Hall.

Pino-Bodas, R., Burgaz, A., Martín, M., y Lumbsch, H. T. 2011. Phenotypical plasticity and homoplasy complicate species delimitation in the *Cladonia gracilis* group (Cladoniaceae, Ascomycota). *Organism Diversity and Evolution* 11: 343–355.

Quehl, L. 1912. *Echinocactus violaciflorus*. *Monatsschrift für Kakteenkunde* 22: 102.

Rangel, B.L. 2009. Contribución al conocimiento de las cactáceas del género *Stenocactus*. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Reyes, S.A., Rivera, G.P., y Marqués-Dos Santos, M. 2009. *Estadística circular: Herramienta para analizar datos circulares en Biología*. México: Universidad Nacional Autónoma de México, PAPIME PE201106.

Sánchez-Mejorada, H. R. 1981. *Stenocactus*, un nombre que amerita ser conservado. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 26: 27-30.

Sánchez, D., Arias, S y Terrazas, T. 2013. Análisis morfométrico de las especies de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* (Cactaceae) en México. *The New York Botanical Garden Press* 65: 368-385.

Schumann, K. M. 1898. *Gesamtbeschreibung der Kakteen*.

Scheinvar, L. 1982. La familia de las cactáceas en el Valle de México. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Simpson, G.G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. New York: Columbia University Press, New York.

Spegazzini, C. 1923. *Breves notas cactológicas*. Argentina: Anales Soc. Cient. Argent. 96: 69.

Stevens, P.F. 1986. Evolutionary classifications in botany. *Journal of the Arnold Arboretum* 67: 313-339.

Tapia, H. J., Arias, S., Yáñez-Espinosa, L., y Terrazas, T. 2016. El uso de espinas del tallo en la identificación de las especies de *Neobuxbaumia* (Cactaceae). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87(2): 288–300.

Taylor, N.P. 1979. A Commentary on the genus *Echinofossulocactus* Lawr. *The Cactus and Succulent Journal of Great Britain* 41(2): 35-42.

Tjaden, W. L. 1982. Comments on proposal 673 to conserve 5408 *Stenocactus* (Cactaceae). *Taxón* 33: 507.

Vázquez-Benitez, B. 2007. Revisión sistemática del complejo *Coryphantha elephantidens* (Lem.) Lem. (Cactaceae). Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Wiens, J. J. (2007). Species delimitation: new approaches for discovering diversity. *Systematic Biology* 56: 875–878.

Yang, Z. y Rannala, B. 2010. Bayesian species delimitation using multilocus sequence data. *PNAS* 107(20): 9264-9269.

Zar, J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*. (5ª ed.). United States of America: Prentice-Hall.

## APÉNDICE 1. Especies reconocidas en la presente tesis del complejo *S. crispatus*

*Stenocactus anfractuosus* (Mart. ex Pfeiff.) A. Berger, Kakteen (Berger) 346 (1929). *Echinocactus anfractuosus* Mart. Ex Pfeiff., Enum. Diagn. Cact. 63. (1837). *Brittonrosea anfractuosa* Speg., Anales Soc. Ci. Argent. 96: 69 (1923). *Efossus anfractuosus* Orcutt, Cactography 5 (1926). *Echinofossulocactus anfractuosus* Lawr., Gard. Mag. & Reg. Rural. Domest. Improv. 17: 317 (1941). *Echinofossulocactus crispatus* f. *anfractuosus* (Pfeiff.) P.V. Heath, Calyx 2(3): 86 (1992): (1992). TIPO: México, no preservado.

*Stenocactus crispatus* (Moc. & Sessé ex DC.) A. Berger, Kakteen (Berger) 346 (1929). *Cactus crispatus* Moc. & Sessé ex DC., Prodr. [A. P. de Candolle] 3: 462 (1828). *Echinocactus crispatus* DC., Prodr. [A. P. de Candolle] 3: 461 (1828). *Echinocactus crispatus* var. *horridus* DC., Mém. Mus. Hist. Nat. 17: 115 (1828). *Echinofossulocactus crispatus* Lawr., Gard. Mag. & Reg. Rural. Domest. Improv. 17: 317 (1841). *Brittonrosea crispata* (DC.) Speg., Anales Soc. Ci. Argent. 96: 69 (1923). *Efossus crispatus* Orcutt, Cactography 5 (1926). *Ferocactus crispatus* (DC.) N.P. Taylor, Cact. Succ. J. Gr. Brit. 42: 108 (1980). Lectotipo: lámina 0791 “*Cactus crispatus*” de Torner Collection of Sessé & Mociño Biological Illustrations.

*Echinocactus xiphacanthus* Miq., Linnaea 12(1): 1 (1838). *Echinocactus arrigens* var. *xiphacanthus* Schelle, Handb. Kakteenkult. 173 (1907). *Echinofossulocactus xiphacanthus* (Miq.) Backeb., Cactaceae (Backeberg) v. 2776 (1961), in obs. TIPO: México, no preservado.

*Echinocactus encifer* Lem., Cact. Aliq. Nov. Desc. 26 (1838). TIPO: México, no preservado.

*Echinocactus lancifer* A. Dietr., Allg. Gartenzeitung (Otto & Dietrich) 7: 154 (1839). *Echinocactus obvallatus* var. *lancifer* Schelle, Handb. Kakteenkult. 172 (1907). *Brittonrosea lancifera* Speg., Anales Soc. Ci. Argent. 96: 69 (1923). *Efossus lancifer* Orcutt, Cactography 5 (1926). *Stenocactus lancifer* (A. Dietr.) A. Berger ex Backeb. & F.M. Knuth, Kaktus-ABC [Backeb. & Knuth] 354 (1936). *Echinofossulocactus crispatus* f. *lancifer* (A. Dietr.) P.V. Heath, Calyx 2(3): 87 (1992): (1992). TIPO: México, no preservado.

*Echinocactus grandicornis* Lem., Cact. Gen. Sp. Nov. 30. (1839). *Echinocactus grandicornis* var. *fulvispinus* Salm-Dyck, Cact. Hort. Dyck. (1849). 30, 157 (1850). *Echinofossulocactus grandicornis* Britton & Rose, Cactaceae (Britton & Rose) 3: 114 (1922). *Brittonrosea grandicornis* Speg., Anales Soc. Ci. Argent. 96: 69 (1923). *Efossus grandicornis* Orcutt, Cactography 5 (1926). *Stenocactus grandicornis* (Lem.) A. Berger ex Backeb. & F.M. Knuth, Kaktus-ABC [Backeb. & Knuth] 354 (1936). *Echinofossulocactus crispatus* f. *grandicornis* (Lem.) P.V. Heath, Calyx 2(3): 86 (1992): (1992). TIPO: México, no preservado.

*Echinocactus arrigens* Link ex A. Dietr., Allg. Gartenzeitung (Otto & Dietrich) 8: 161 (1840). *Echinocactus arrigens* var. *atropurpureus* Salm-Dyck, Cact. Hort. Dyck. (1849). 31, 162 (1850). *Echinofossulocactus arrigens* Britton & Rose, Cactaceae (Britton & Rose) 3: 114, fig. 120 (1922). *Brittonrosea arrigens* Speg., Anales Soc. Ci. Argent. 96: 69 (1923). *Efossus arrigens* Orcutt, Cactography 5 (1926). *Stenocactus arrigens* (Link ex A. Dietr.) A. Berger, Kakteen (Berger) 346

- (1929). *Echinofossulocactus crispatus* f. *arrigens* (A.Dietr.) P.V.Heath, *Calyx* 2(3): 86 (1992): (1992). TIPO: México, no preservado.
- Echinofossulocactus ensiformis* Lawr., *Gard. Mag. & Reg. Rural Domest. Improv.* 17: 317 (1841). TIPO: México, no preservado.
- Echinocactus undulatus* A.Dietr., *Allg. Gartenzeitung* (Otto & Dietrich) 12: 187 (1844). TIPO: México, no preservado.
- Echinocactus acifer* Hopffer ex C.F.Först., *Handb. Cacteenk.* [Förster] 520 (1846). TIPO: México, no preservado.
- Echinocactus dietrichii* Heynh., *Alph. Aufz. Gew.* 92 (1846). TIPO: México, no preservado.
- Echinocactus sphaerocephalus* Muehlenpf., *Allg. Gartenzeitung* (Otto & Dietrich) 14: 370 (1846). TIPO: México, no preservado.
- Echinocactus wippermannii* Muehlenpf., *Allg. Gartenzeitung* (Otto & Dietrich) 14: 370 (1846). *Echinofossulocactus wippermannii* Britton & Rose, *Cactaceae* (Britton & Rose) 3: 111 (1922). *Brittonrosea wippermannii* Speg., *Anales Soc. Ci. Argent.* 96: 70 (1923). *Efossus wippermannii* Orcutt, *Cactography* 5 (1926). *Stenocactus wippermannii* (Muehlenpf.) A.Berger, *Kakteen* (Berger) 346 (1929). TIPO: México, no preservado.
- Echinocactus acroacanthus* D.C.Stieber, *Bot. Zeitung* (Berlin) 5: 491 (1847). *Echinofossulocactus acroacanthus* (D.C.Stieber) G.D.Rowley, *Repert. Pl. Succ.* XXIII - 1972: 7 (1974). *Echinofossulocactus crispatus* f. *acracanthus* (D.C.Stieber) P.V.Heath, *Calyx* 2(3): 86 (1992): (1992). TIPO: México, no preservado. *Echinocactus allardtianus* A.Dietr., *Allg. Gartenzeitung* (Otto & Dietrich) 15: 178 (1847). TIPO: México, no preservado.
- Echinocactus stenogonus* hort. ex Schelle, *Handb. Kakteenk.* 172 (1907), in syn. TIPO: México, no preservado.
- Echinocactus violaciflorus* Quehl, *Monatsschr. Kakteenk.* 22: 102 (1912). *Echinofossulocactus violaciflorus* Britton & Rose, *Cactaceae* (Britton & Rose) 3: 114, pl. 23 (1922). *Brittonrosea violaciflora* Speg., *Anales Soc. Ci. Argent.* 96: 70 (1923). *Efossus violaciflorus* Orcutt, *Cactography* 5 (1926). *Stenocactus violaciflorus* (Quehl.) A.Berger, *Kakteen* (Berger) 346 (1929). *Echinofossulocactus crispatus* f. *violaciflorus* (Quehl) P.V.Heath, *Calyx* 2(3): 87 (1992): (1992). TIPO: México, Zacatecas, no preservado.
- Echinofossulocactus confusus* Britton & Rose, *Cactaceae* (Britton & Rose) 3: 120, fig. 127 (1922). *Brittonrosea confusa* Speg., *Anales Soc. Ci. Argent.* 96: 69 (1923). *Efossus confusus* Orcutt, *Cactography* 5 (1926). *Stenocactus confusus* (Britton & Rose) F.M.Knuth, *Kaktus-ABC* [Backeb. & Knuth] 354 (1936). *Echinofossulocactus crispatus* f. *confusus* (Britton & Rose) P.V.Heath, *Calyx* 2(3): 86 (1992): (1992). TIPO: México, no preservado.
- Echinofossulocactus kellerianus* Krainz, *Schweizer Gart.* 1946: 10 (1946). *Echinofossulocactus crispatus* f. *kellerianus* (Krainz) P.V.Heath, *Calyx* 2(3): 87 (1992): (1992). TIPO: México, no preservado.



*Echinofossulocactus multiareolatus* Bravo, Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México 30: 59, fig (1960).  
*Echinofossulocactus flexispinus* (Salm-Dyck) Bravo, Cact. Suc. Mex. 14: 44 (1969).  
*Echinofossulocactus crispatus* f. *flexispinus* (Bravo) P.V.Heath, Calyx 2(3): 86 (1992): (1992).  
TIPO: México, Apam, Hidalgo, no preservado

*Stenocactus dichroacanthus* (Mart. ex Pfeiff.) A.Berger ex Backeb. & F.M.Knuth, Kaktus-ABC [Backeb. & Knuth] 354 (1936). *Echinocactus dichroacanthus* Mart. ex Pfeiff., Enum. Diagn. Cact. 62. (1837). *Echinofossulocactus dichroacanthus* Britton & Rose, Cactaceae (Britton & Rose) 3: 117 (1922). *Brittonrosea dichroacantha* Speg., Anales Soc. Ci. Argent. 96: 69 (1923). *Efossus dichroacanthus* Orcutt, Cactography 5 (1926). *Echinofossulocactus crispatus* f. *dichroacanthus* (Pfeiff.) P.V.Heath, Calyx 2(3): 86 (1992): (1992). TIPO: México, no preservado.

*Stenocactus heteracanthus* (Muehlenpf.) A.Berger, Kakteen (Berger) 346 (1929). *Echinocactus heteracanthus* Muehlenpf., Allg. Gartenzeitung (Otto & Dietrich) 13: 345 (1845). *Echinofossulocactus heteracanthus* Britton & Rose, Cactaceae (Britton & Rose) 3: 112 (1922). *Brittonrosea heteracantha* Speg., Anales Soc. Ci. Argent. 96: 69 (1923). *Efossus heteracanthus* Orcutt, Cactography 5 (1926). TIPO: México, Real del Monte, Hidalgo, no preservado.

*Stenocactus lezarzai* Bravo, Cact. Mexic. 400 (1937), hispanice. *Echinofossulocactus lezarzai* Croizat, Cact. Succ. J. (Los Angeles) 14: 111 (1942). *Stenocactus lezarzai* Bravo & Miranda, Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México xv. 423 (1944), latine. TIPO: México, Real del Monte, Hidalgo, no preservado.

*Stenocactus bustamantei* Bravo, Cact. Mexic. 404 (1937), hispanice. *Echinofossulocactus bustamantei* (Bravo) Croizat, Cact. Succ. J. (Los Angeles) 14: 111 (1942). *Stenocactus bustamantei* Bravo & Miranda, Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México xv. 424 (1944), latine. TIPO: México, Hidalgo, no preservado

*Stenocactus lamellosus* (A. Dietr) A.Berger, Kakteen (Berger) 346 (1929). *Echinocactus lamellosus* A.Dietr., Allg. Gartenzeitung (Otto & Dietrich) 15: 177 (1847). *Echinofossulocactus lamellosus* Britton & Rose, Cactaceae (Britton & Rose) 3: 113 (1922). *Brittonrosea lamellosa* Speg., Anales Soc. Ci. Argent. 96: 69 (1923). *Efossus lamellosus* Orcutt, Cactography 5 (1926). *Echinofossulocactus crispatus* f. *lamellosus* (A.Dietr.) P.V.Heath, Calyx 2(3): 87 (1992): (1992). TIPO: México, no preservado.

*Stenocactus obvallatus* (Moc. & Sessé ex DC.) A.Berger, Kakteen (Berger) 346 (1929). *Cactus obvallatus* Moc. & Sessé ex DC., Prodr. [A. P. de Candolle] 3: 462 (1828). *Echinocactus obvallatus* DC., Mém. Mus. Hist. Nat. 17: 37, t. 9 (1828). *Echinofossulocactus obvallatus* Lawr., Gard. Mag. & Reg. Rural Domest. Improv. 17: 317 (1841). *Brittonrosea obvallata* Speg., Anales Soc. Ci. Argent. 96: 69 (1923). *Efossus obvallatus* Orcutt, Cactography 5 (1926). *Echinofossulocactus crispatus* f. *obvallatus* (DC.) P.V.Heath, Calyx 2(3): 87 (1992): (1992). Lectotipo: lámina 0928 “*Cactus obvallatus*” de Torner Collection of Sessé & Mociño Biological Illustrations.

*Echinocactus biceras* Jacobi, Allg. Gartenzeitung (Otto & Dietrich) 16: 370 (1848). TIPO: México, no preservado.

*Echinocactus hastatus* Hopffer ex K.Schum., Gesamtbeschr. Kakt. 376 (1898). *Echinofossulocactus hastatus* Britton & Rose, Cactaceae (Britton & Rose) 3: 111 (1922). *Brittonrosea hastata* Speg., Anales Soc. Ci. Argent. 96: 69 (1923). *Efossus hastatus* Orcutt, Cactography 5 (1926).

*Stenocactus hastatus* (Hopffer) A.Berger, Kakteen (Berger) 346 (1929). TIPO: México, no preservado

*Echinofossulocactus caespitosus* Backeb., Cact. Succ. J. Gr. Brit. 12: 81, fig (1950). TIPO: México, no preservado

***Stenocactus pentacanthus*** (Lem.) A.Berger, Kakteen (Berger) 346 (1929). *Echinocactus pentacanthus* Lem., Cact. Aliq. Nov. Desc. 27 (1838). *Echinocactus pentacanthus* Lem., Cact. Aliq. Nov. Desc. 27 (1838). *Echinocactus anfractuosus* var. *pentacanthus* (Lem.) Salm-Dyck, Cact. Hort. Dyck. (1849). 31 (1850). *Echinofossulocactus pentacanthus* Britton & Rose, Cactaceae (Britton & Rose) 3: 115 (1922). *Brittonrosea pentacantha* Speg., Anales Soc. Ci. Argent. 96: 69 (1923). *Efossus pentacanthus* Orcutt, Cactography 5 (1926). *Echinofossulocactus crispatus* f. *pentacanthus* (Lem.) P.V.Heath, Calyx 2(3): 87 (1992): (1992). TIPO: México, no preservado.

## APÉNDICE 2. Clave de identificación para las especies del complejo *S. crispatus*

1. Espinas centrales 4
  2. Espinas radiales 8-14.....*S. heteracanthus*
  2. Espinas radiales 2-6
    3. Espina central derecha posicionada antes de los 90°, orientación de la espina central media difusa (50°-75°) o divaricada (76°-98°), flores > 36mm de longitud.....*S. lamellosus*
    3. Espina central derecha en ocasiones se posiciona después de los 90°, orientación de la espina central media divaricada (76°105°), reclinada (106°-135°) o descendente (136°-165°), flores < 32 mm de longitud.
      4. Espina central media descendente (136°-165°), o reclinada (106°-135°), espina central superior de 1.4-4 mm de ancho, región hilo-micropilar > 1.5 mm de longitud.....*S. obvallatus*
      4. Espina central media reclinada (106°-127°) o divaricada (76°105°), espina central superior < 3.2 mm de ancho, región hilo-micropilar < 1.5 mm de longitud
        5. Tallos > 10 cm de diámetro, espina central lateral izquierda se posiciona después de los 270°.....*S. anfractuosus*
        5. Tallos < 10 cm de diámetro, espina central lateral izquierda en ocasiones se posiciona antes de los 270°.....*S. crispatus*
  1. Espinas centrales 3
    6. Espinas radiales 4-8
      7. Espina central lateral derecha en ocasiones se posiciona después de los 90°, flores de color amarillo.....*S. phyllacanthus*
      7. Espina central lateral derecha se posiciona antes de los 90°, flores con franja media púrpura ó rosado ,.....*S. dichroacanthus*
    6. Espinas radiales 2-4
      8. Tallos < 10 cm de diámetro, espina central lateral derecha en ocasiones se posiciona después de los 90°, espina central lateral izquierda se posiciona en ocasiones antes de los 270°.....*S. pentacanthus*

8. Tallos > 10 cm de diámetro, espina central lateral derecha se posiciona antes de los 90°, espina central lateral izquierda se posiciona después de los 270° .....*S. anfractuosus*

## APÉNDICE 3. Descripción diagnóstica de las especies del complejo *S. crispatus*

### *S. anfractuosus*

Plantas simples. Tallo globoso mayor a 10 cm de diámetro. Espinas centrales 4, en ocasiones 3. Espina central superior de 10-60 mm de longitud, de 0.83-3.21 mm de ancho; espinas laterales de 9-37 mm de longitud; espina lateral derecha con orientación de 30°-82°, espina lateral izquierda con orientación de 274°-332°; espina central media de 10-52 mm de longitud, orientación divaricada (76°-105°) con mayor frecuencia y reclinada (106°-125°) con menor frecuencia. Espinas radiales 2-4, de 3-16 mm de longitud. Flor con franja púrpura de 24-32 mm de longitud, pericarpelo de 10-15 mm de longitud, perianto de 13-18 mm de longitud, estilo de 12-17.5 mm de longitud, ancho del tubo receptacular a la altura de la primera serie de estambres de 1.4-2.3 mm. Semillas de tamaño medio de 1.5-2.1 mm de longitud y 1.5-1.9 mm de ancho, longitud de la región hilo-micropilar grande de 1.1-1.5 mm. Células de la testa de la semilla elongadas gradualmente más pequeñas conforme se acercan a la región hilo-micropilar, paredes anticlinales gruesas y elevadas, microrelieve de las paredes periclinales verrugoso y cóncavo, quilla presente.

### *S. crispatus*

Planta simple, ocasionalmente con ramificación por brotes laterales. Tallo globoso menor a 10 cm de diámetro. Espinas centrales 4. Espina central superior 3-32.5 mm de longitud, de 0.7-2.3 mm de ancho; espinas laterales de 5-40 mm de longitud; espina lateral derecha con orientación de 43°-107°, espina lateral izquierda con orientación de 246°-316°; espina central media de 2-45 mm de longitud, orientación divaricada (76°-105°) con mayor frecuencia y reclinada (106°-127°) en menor frecuencia. Espinas radiales 2-6, a veces 1-2 en la parte superior de 2-10.5 mm de longitud. Flor con franja púrpura de 20-29 mm de longitud, pericarpelo de 8-14 mm de longitud, perianto de 10-19 mm de longitud, estilo de 9-18 cm de longitud, ancho del tubo receptacular a la altura de la primera serie de estambres de 1.3-2.4 mm. Semillas de tamaño medio o grande de 1.7-2.1 de longitud y 1.5-2.2 mm de ancho, longitud de la región hilo micropilar grande o de tamaño medio de 1-1.5 mm. Células de la testa de la semilla elongadas gradualmente más pequeñas conforme se acercan a la región hilo-micropilar, paredes anticlinales gruesas y elevadas, microrelieve de las paredes periclinales verrugoso y cóncavo, quilla presente.

### *S. dichroacanthus*

Planta simple, ocasionalmente con ramificación por brotes laterales. Tallo globoso-aplanado o columnar menor a 10 cm de diámetro. Espinas centrales 3. Espina central superior 3-32 mm de longitud, de 0.2-4 mm de ancho; espinas laterales de 4-24 mm de longitud; espina lateral derecha con orientación de 30°-85°, espina lateral izquierda con orientación de 277°-333°. Espinas radiales 4-8, de 3-12.5 mm de longitud. Flor con franja púrpura de 20-27 mm de longitud, pericarpelo de

7-13.5 mm de longitud, perianto de 10-18 mm de longitud, estilo de 9-16.5 mm de longitud, ancho del tubo receptacular a la altura de la primera serie de estambres de 1-2.2 mm. Semillas de tamaño medio de 1.3-2.1 mm de longitud y 1.1-1.9 mm de ancho, longitud de la región hilo micropilar grande o de tamaño medio de 1-1.6 mm. Células de la testa de la semilla elongadas gradualmente más pequeñas conforme se acercan a la región hilo-micropilar, paredes anticlinales gruesas y elevadas, microrelieve de las paredes periclinales verrugoso y cóncavo, quilla presente.

### ***S. heteracanthus***

Planta simple. Tallo globoso o columnar menor a 10 cm de diámetro. Espinas centrales 4. Espina central superior de 5-40.5 mm de longitud, de 0.5-2.4 mm de ancho; espinas laterales de 5-29 mm de longitud; espina lateral derecha con orientación de 38°-95°, espina lateral izquierda con orientación de 269°-328°; espina central media 3-35 mm de longitud, orientación divaricada (76°-105°) con mayor frecuencia y difusa (70°-75°) con menor frecuencia. Espinas radiales 8-14, a veces 1-2 en la parte superior de 3-18 mm de longitud. Flor con franja púrpura de 22-47 mm de longitud, pericarpelo de 8-22 mm de longitud, perianto de 11-26 mm de longitud, estilo de 10-28 mm de longitud, ancho del tubo receptacular a la altura de la primera serie de estambres de 1-3 mm. Semillas de tamaño grande de 1.7-2.9 mm de longitud y 1.7-2.8 mm de ancho, longitud de la región hilo micropilar grande de 1.5-2.2 mm. Células de la testa de la semilla elongadas gradualmente más pequeñas conforme se acercan a la región hilo-micropilar, paredes anticlinales gruesas y elevadas, microrelieve de las paredes periclinales verrugoso y cóncavo, quilla presente.

### ***S. lamellosus***

Planta simple o con ramificación por brotes laterales Tallo globoso o columnar menor a 10 cm de diámetro. Espinas centrales 4. Espina central superior de 5-23.5 mm de longitud, de 0.7-2.2 mm de ancho; espinas laterales de 5-24 mm de longitud; espina lateral derecha con orientación de 34°-91.5°, espina lateral izquierda con orientación de 276°-330°; espina central media de 4-23.5 mm de longitud, orientación difusa (50°-75°) con menor frecuencia y divaricada de (76°-98°) con mayor frecuencia. Espinas radiales 2-4, a veces 1-2 en la parte superior de 3-17.5 mm de longitud. Flor con franja púrpura de 36-49.5 mm de longitud, pericarpelo de 20-28.5 mm de longitud, perianto de 14-24 mm de longitud, estilo de 23-31 mm de longitud, ancho del tubo receptacular a la altura de la primera serie de estambres de 2-3.7 mm. Semillas de tamaño grande de 2.1-2.8 mm de longitud y 1.8-2.5 mm de ancho, longitud de la región hilo micropilar grande de 1.3-2 mm. Células de la testa de la semilla elongadas gradualmente más pequeñas conforme se acercan a la región hilo-micropilar, paredes anticlinales gruesas y elevadas, microrelieve de las paredes periclinales verrugoso y cóncavo, quilla presente.

### ***S. obvallatus***

Planta simple. Tallo globoso menor a 10 cm de diámetro. Espinas centrales 4. Espina central superior de 5-30 mm de longitud, de 1.1-4 mm de ancho; espinas laterales de 5-30 mm de longitud; espina lateral derecha con orientación de 48-95°, espina lateral izquierda con orientación de 260°-308°; espina central media de 4-33 mm de longitud, orientación descendente (136°-165°) con mayor frecuencia y reclinada (105°-135°) con menor frecuencia. Espinas radiales 2-6, a veces 1-2 en la parte superior, de 3-17 mm de longitud. Flor con franja púrpura de 25-31 mm de longitud,

pericarpelo de 8-15.5 mm de longitud, perianto de 13-19 mm de longitud, estilo de 13-18 mm de longitud, ancho del tubo receptacular a la altura de la primera serie de estambres de 1.4-2.5 mm. Semillas de tamaño grande de 1.9-2.3 mm de longitud y 1.8-2.2 mm de ancho, longitud de la región hilo-micropilar grande de 1.5-1.75 mm. Células de la testa de la semilla elongadas y son gradualmente más pequeñas conforme se acercan a la región hilo-micropilar, paredes anticlinales gruesas y elevadas, microrelieve de las paredes periclinales verrugoso y cóncavo, quilla presente.

### ***S. pentacanthus***

Planta simple. Tallo globoso menor de 10 cm de diámetro. Espinas centrales 3. Espina central superior de 4-80 mm de longitud, de 1-4.8 mm de ancho; espinas laterales de 4-50 mm de longitud; espina lateral derecha con orientación de 32°-105°, espina lateral izquierda con orientación de 255°-322°. Espinas radiales 2-4 de 3-16 mm de longitud. Flor con franja púrpura de 22-39.5 mm de longitud, pericarpelo de 8-18 mm de longitud, perianto de 10-23.5 mm de longitud, estilo de 10-21.5 mm de longitud, ancho del tubo receptacular a la altura de la primera serie de estambres de 1.5-3.2 mm. Semillas de tamaño grande o medio de 1.9-2.7 mm de longitud y 1.6-2.4 mm de ancho, región hilo-micropilar de tamaño grande o medio de 1.1-2.2 mm de longitud. Células de la testa de la semilla elongadas y son gradualmente más pequeñas conforme se acercan a la región hilo-micropilar, paredes anticlinales gruesas y elevadas, microrelieve de las paredes periclinales verrugoso y cóncavo, quilla presente.

### ***S. phyllacanthus***

Planta simple. Tallo globoso deprimido menor de 10 cm de diámetro. Espinas centrales 3. Espina central superior de 6-24 mm de longitud, 1.5-4.1 mm de ancho; espinas laterales de 4-16 mm de longitud; espina lateral derecha con orientación de 35°-99°, espina lateral izquierda con orientación de 259°-326°. Espinas radiales de 2-6 de 3-13.5 mm de longitud. Flor amarilla de 18-33 mm de longitud, pericarpelo de 8-15 mm de longitud, perianto de 8-20 mm de longitud, estilo de 9-18 mm de longitud, ancho del tubo receptacular a la altura de la primera serie de estambres de 0.7-1.7 mm. Semillas de tamaño medio de 1.6-1.9 mm de longitud y 1.5-1.9 mm de ancho, longitud de la región hilo-micropilar de tamaño medio de 0.8-1.6 mm. Células de la testa de la semilla elongadas gradualmente más pequeñas conforme se acercan a la región hilo-micropilar, paredes anticlinales gruesas y elevadas, microrelieve de las paredes periclinales verrugoso y cóncavo, quilla presente.