

Taxonomía y sistemática

Clave dicotómica y distribución del complejo de especies de *Stenocereus griseus* (Cactaceae)

Dichotomous key and distribution of the Stenocereus griseus species complex (Cactaceae)

Hernán Alvarado-Sizzo ^a, Alejandro Casas ^a, Antonio González-Rodríguez ^a,
Hilda Julieta Arreola-Nava ^b y Teresa Terrazas ^{c, *}

^a Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro Núm. 8701, Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, México

^b Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Camino Ramón Padilla Sánchez Núm. 2100, 45110 Nextipac, Zapopan, Jalisco, México

^c Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Tercer Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510 Ciudad de México, México

*Autor para correspondencia: tterrazas@ib.unam.mx (T. Terrazas)

Recibido: 17 abril 2018; aceptado: 20 septiembre 2018

Resumen

Con el objetivo de distinguir las especies que forman parte del complejo de *Stenocereus griseus* (Cactaceae), se revisaron caracteres morfológicos, datos de localización en ejemplares de herbario y registros en bases de datos de biodiversidad. Se documentaron características morfológicas de 307 ejemplares depositados en 7 herbarios y se proyectaron los registros geográficos mediante un sistema de información geográfica considerando división política y subregionalización fisiográfica. Se reconocieron 19 caracteres diagnósticos mediante los cuales se generó una clave dicotómica, acompañada de descripciones y fotografías, con la cual es posible distinguir a los miembros del complejo de especies de *Stenocereus griseus* y a éstos con respecto de otras especies del género. Además, se generaron mapas que permitieron la actualización del conocimiento de la distribución de las especies del complejo, así como sus asociaciones biogeográficas. Los productos generados constituyen herramientas de gran utilidad taxonómica para este grupo de especies de difícil determinación.

Palabras clave: Echinocereae; Mapa de distribución; *Stenocereus heptagonus*; *Stenocereus huastecorum*; *Stenocereus laevigatus*; *Stenocereus pruinosus*; Taxonomía

Abstract

In order to distinguish species that are part of the *Stenocereus griseus* complex (Cactaceae), we reviewed morphological characters and geographic data from herbarium specimens and records on biodiversity databases.

Morphological features of 307 specimens deposited in 7 herbaria were registered and geographical records were projected through geographic information system, considering both political divisions and physiographic regionalization. Nineteen diagnostic characters were detected, through them, a dichotomous key was generated which is capable of distinguishing the *Stenocereus griseus* complex members from each other and from other *Stenocereus*. The key is supplemented with complete descriptions and photographs. In addition, maps were generated in order to update the knowledge of the *Stenocereus griseus* complex distribution as well as their biogeographical associations. The products generated are intended to be useful taxonomic tools for this complex species group.

Keywords: Echinocereae; Distribution map; *Stenocereus heptagonus*; *Stenocereus huastecorum*; *Stenocereus laevigatus*; *Stenocereus pruinosus*; Taxonomy

Introducción

El complejo de especies de *Stenocereus griseus* (CESG) (Gibson, 1991) ha sido históricamente un grupo complicado de entender desde el punto de vista taxonómico. Incluye 5 especies reconocidas, y posee una amplia sinonimia, debida en parte a la insuficiencia de caracteres morfológicos y anatómicos diagnósticos. Los primeros tratamientos del complejo (Gibson, 1991) incluyeron nombres de especies tales como *S. deficiens* (Otto et Dietr.) Buxb., *S. hystrix* (Haw.) Buxb. y *S. longispinus* (Britton et Rose) Buxb., los cuales, de acuerdo con Arreola-Nava (2006b) constituyen sinónimos de *S. griseus*, *S. peruvianus* y *S. laevigatus*; respectivamente (tabla 1). Adicionalmente, una especie del norte de Colombia y Venezuela que se consideró introducida en México (Bravo-Hollis, 1978), era referida incorrectamente como *S. griseus*. Recientemente, se propuso un nombre nuevo para la especie localizada en México, *S. huastecorum* Alvarado-Sizzo, Arreola-Nava y Terrazas (Alvarado-Sizzo et al., 2018).

Además de los problemas nomenclaturales, se evidencia la falta de un tratamiento particular del CESG que facilite la determinación de ejemplares. En la definición original del complejo, Gibson (1991) propuso considerar el origen

de las colectas como criterio para su determinación; mientras que Arreola-Nava (2006b) empleó el número de costillas como carácter diagnóstico para las especies de *Stenocereus*. Sin embargo, esto último puede resultar confuso debido al traslape en los rangos de variación de dicha característica, al menos entre las especies mexicanas. De forma similar, los patrones de espinas areolares en el CESG, si bien ayudan a distinguir algunas especies, en otras no, por ejemplo, si no se toma en cuenta el estadio de las ramas sobre las que se desarrollan, *S. laevigatus* y *S. pruinosus* son prácticamente indistinguibles (Alvarado-Sizzo et al., 2018).

Recientes trabajos taxonómicos en el complejo (Alvarado-Sizzo et al., 2018; Arreola-Nava, 2006b) han permitido definir los nombres correctos y el número de taxones que lo conforman, así como sus límites geográficos. Aún es necesario analizar más caracteres morfológicos, tanto reproductivos como vegetativos, además de generar nuevos mapas de distribución que permitan una fácil determinación de las especies del CESG. El objetivo de este trabajo es proveer una clave dicotómica, descripciones basadas en caracteres diagnósticos y mapas de distribución, como herramientas para la determinación de las especies del complejo.

Tabla 1

Sinonimias y distribución por regiones de las especies del complejo *Stenocereus griseus*. Datos modificados de Alvarado-Sizzo et al. (2018).

Región	Referencia				
	Bravo-Hollis, 1978	Gibson, 1991	Arreola-Nava, 2006	Alvarado-Sizzo et al., 2018	Este trabajo
México	<i>S. griseus</i>	<i>S. griseus</i>	<i>S. griseus</i>	<i>S. huastecorum</i>	<i>S. huastecorum</i>
	<i>S. pruinosus</i>	<i>S. pruinosus</i>	<i>S. pruinosus</i>	<i>S. pruinosus</i>	<i>S. pruinosus</i>
	<i>S. laevigatus</i>	<i>S. longispinus</i>	<i>S. laevigatus</i>	<i>S. laevigatus</i>	<i>S. laevigatus</i>
Antillas		<i>S. hystrix</i>	<i>S. peruvianus</i>	<i>S. peruvianus</i>	<i>S. heptagonus</i>
Sudamérica	<i>S. griseus</i>	<i>S. griseus</i>	<i>S. griseus</i>	<i>S. griseus</i>	<i>S. griseus</i>
		<i>S. deficiens</i>			

Materiales y métodos

Se realizó la revisión de 307 ejemplares depositados en los herbarios CHAPA, COL, ENCB, MEXU, NY, UTMC, y XAL, acrónimos según *Index Herbariorum* (Thiers, 2017). Se registraron todos los caracteres empleados por Arreola-Nava (2006b) y datos de etiquetas (incluyendo coordenadas y referencias geográficas). La determinación de la identidad taxonómica siguió la tipificación realizada por Alvarado-Sizzo et al. (2018).

A partir de la consulta de los ejemplares de herbario, de la base de datos de Global Biodiversity Information Facility (GBIF, 2018) y en el caso de publicaciones con referencias espaciales de *S. griseus* (Albesiano et al., 2003; Albesiano y Fernández-Alonso, 2006; Britton y Rose, 1920; Figueroa y Galeano, 2007; Nassar et al., 2003; Sánchez et al., 2007; Silvius, 1995; Smith et al., 2012), se realizó una selección de aquellos registros cuyas coordenadas no estuvieran redondeadas o notoriamente mal referenciadas. También se registraron coordenadas cuando se contó con referencias (en ejemplares de herbario) menores a 5 km

y/o accidentes geográficos claramente identificables. Posteriormente, los registros se proyectaron mediante el sistema de información geográfica -SIG ArcMap 10.1 (ESRI, Redlands, EUA), clasificándose por especie de acuerdo con los límites identificados por Alvarado-Sizzo et al. (2018).

Resultados

Se reconocieron 19 caracteres diagnósticos relacionados con la ramificación (longitud del tronco, grado de ramificación, porte, orientación y constricciones de las ramas; así como número y perfil de las costillas), patrones de espinación (número de espinas radiales y centrales, permanencia de las espinas), estructuras florales específicas como el pericarpelo (forma, color, arreglo, así como color y forma de sus escamas) y el tubo floral (forma y forma del ápice de podarios inferiores y superiores) y del fruto el color de la pulpa. Estos caracteres se resumen en la tabla 2 y con ellos se construyó la siguiente clave dicotómica.

Clave dicotómica para las especies del Complejo de *Stenocereus griseus*.

1. Aréolas obovadas a elípticas con fieltro color blanco a gris 2
- 1'. Aréolas oblatas con fieltro color amarillo, rojizo o café Otros *Stenocereus*
2. Espinas radiales menos de 13, centrales menos de 4 3
- 2'. Espinas radiales más de 13, centrales más de 4 *S. fricii* / *S. chacalapensis*
3. Tronco ausente o muy corto (menor a 30 cm de altura) 4
- 3'. Tronco siempre presente (mayor a 30 cm de altura) 5
4. Ramas con hasta 9 costillas; espinas radiales típicamente 7, rara vez 9, espina central única; distribuido en Colombia y Venezuela *S. griseus*
- 4'. Ramas con 8 a 15 costillas; espinas radiales 9-11, espinas centrales 3; distribuido en las Antillas Mayores *S. heptagonus*
5. Ramificación rara vez de segundo orden, ramas ascendentes, paralelas a ligeramente divergentes y recurvadas; espinas radiales 7 a 9, centrales 3, rara vez presentando espina central superior *S. huastecorum*
- 5'. Ramificación de segundo orden o superior, ramas divergentes y recurvadas; espinas radiales 9-11, centrales 3 a 4 6
6. Costillas rectas; espinas centrales caedizas excepto la central inferior; distribuido en El Salvador, Guatemala, Honduras y México en los estados de Yucatán y Chiapas *S. laevigatus*
- 6'. Costillas rectas a ligeramente sinuadas; espinas centrales no caedizas, una central inferior y dos laterales, frecuentemente una pequeña espina central superior (2 a 10 mm); distribuido en México en los estados de Oaxaca y Puebla *S. pruinosus*

Descripción de las especies del complejo de *S. griseus* con base en caracteres diagnósticos.

Stenocereus griseus (Haw.) Buxb., *Botanische Studien* 12:100. 1961:

Cereus griseus Haw., *Synopsis Plantarum Succulentarum* 182. 1812.

=*Lemaireocereus griseus* (Haw.) Britton et Rose, *Contributions from the United States National Herbarium* 12:425. 1909.

=*Stenocereus deficiens* (Otto et A. Dietr.) Buxb., *Botanische Studien* 12:100.1961.

Tabla 2
 Caracteres diagnósticos del complejo de especies de *Stenocereus griseus* y su distribución.

Carácter	Especies			
	<i>S. griseus</i>	<i>S. huastecorum</i>	<i>S. laevigatus</i>	<i>S. heptagonus</i>
Longitud del tronco (cm)	< 30 (o ausente)	30-60	50-100	< 30 (o ausente)
Grado de ramificación	Primer orden	Primer o segundo orden	Segundo y tercer orden	Primer o segundo orden
Porte	Ascendentes	Poco divergentes	Divergentes	Ascendentes
Orientación de las ramas	Paralelas	Paralelas	Recurvadas	Paralelas
Constricciones de las ramas (cm)	No	20-30	No	Irregulares
Número de costillas	7 a 9	6 a 8	6 a 9	8 a 15
Perfil de las costillas	Recto	Ligeramente sinuado a sinuado	Recto	Recto a ligeramente sinuado
Núm. espinas radiales	7 a 9	7 (9)	7 a 11	9 a 11
Núm. espinas centrales	1	3	1 a 4, las superiores caedizas	3
Forma del pericarpelo	Cilíndrico	Oblado a ampliamente obovado	Ovoide	Cilíndrico
Color del pericarpelo	Verde	Rojo oscuro	Verde	Verde a rojizo
Arreglo de las escamas del pericarpelo	Separadas	Imbricadas	Separadas	Ligeramente separadas
Color de las escamas del pericarpelo	Base verde, ápice rojizo	Rojo oscuro	Verdes, ápice rojizo a purpúreo	s. d.
Forma de las escamas del pericarpelo	Ampliamente oblongas	Triangulares	Triangulares	Triangulares
Color del tubo floral	Verde a rojizo	Rojo oscuro	Verde a café purpúreo	Verde a rojizo
Forma de podarios inferiores del tubo floral	Estrechamente oblongos a espatulados	Estrechamente oblongos a forados	Estrechamente oblongos	Estrechamente oblongos a largamente obovados
Ápice podarios inferiores del tubo floral	Obtuso a mucronado	Agudo a obtuso	Obtuso, redondeado o mucronado	Obtuso a mucronado
Forma podarios superiores del tubo floral	Espatulado	Oblanceolados	Largamente obovados	Largamente obovados
Ápice podarios superiores del tubo floral	Truncado a redondeado	Agudo a obtuso	Redondeado	Agudo a redondeado
Color de la pulpa del fruto	Rojo	Rojo, anaranjado	Rojo	Amarillo a púrpura
Distribución	Norte de Sudamérica	Norte de México	Sur de México y Centroamérica	Oaxaca y Puebla (México)

Tronco principal ausente o menor a 30 cm de altura; ramificación de primer orden, ramas ascendentes y paralelas (fig. 1A), sin constricciones; 7 a 9 costillas con perfil recto; aréolas con 7 espinas radiales (rara vez 9) (fig. 1C, D) y una central en posición central inferior; pericarpelo verde con escamas ampliamente oblongas, con base verde y ápice rojizo (fig. 1B), separadas entre sí; podarios del tubo floral verdes a rojizos, los inferiores estrechamente oblongos a espatulados con ápice obtuso a mucronado, los superiores espatulados con el ápice truncado a redondeado (fig. 1B); frutos con pulpa roja. Distribuido en Colombia,

Venezuela y en las Antillas de Sotavento Aruba, Bonaire y Curaçao (fig. 2)

Ejemplares examinados: Colombia, Boyacá: Tipacoque, Vrda. La Carrera, zona de Los Higuerones, *S. Albesiano* y *C. Diaz 1619* (COL517669); Huila: boca de la zanja, *O. L. Calderón-Rubiano 163* (COL553303); sin municipio registrado, Vrda. Via Santa Ana, finca El Salado, *O. L. Calderón-Rubiano* y *A. Olaya-Amaya 106* (COL553301); La Guajira: a unos 2 km antes de llegar a Nazareth, *A. M. Calcagno* y *H. Cerda 87* (COL435153, COL435055); Nazareth (a 1 km), *A. M. Calcagno 42*

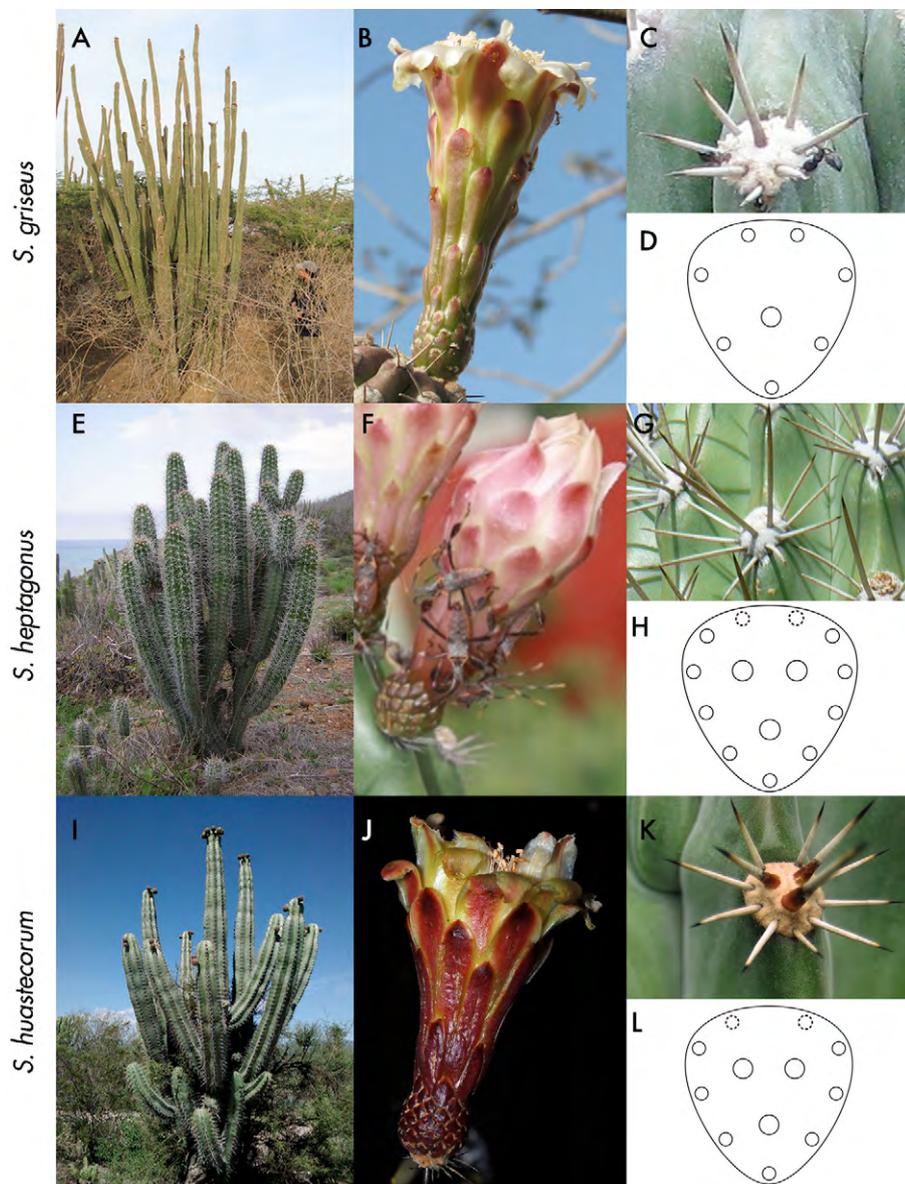


Figura 1. Fotografías de caracteres de *S. griseus* (A-D), *S. heptagonus* (E-H) y *S. huastecorum* (I-L). Créditos fotográficos: A-D, É. Pérez-Negrón; E, F. J. Rendón-Sandoval; F, banco de imágenes del Laboratorio de Manejo y Evolución de Recursos Vegetales-UNAM; resto, H. Alvarado-Sizzo.

(COL435143, COL435145); frente al aeropuerto de San Juan del César, *C. Saravia T. 2074* (COL98645); rumbo a Uribia, 8 km de Manaure, *C. Saravia T. 2183* (COL98661); alrededores de Manaure, *R. Romero-Castañeda 4371* (COL47916); entre Yoroki y Portete, *A. M. Calcagno y H. Cerda 48* (COL459000); Nazareth (a 1 km), *A. M. Calcagno 43* (COL459007); a 8 km de Riohacha, vía Maicao, *A. M. Calcagno 2* (COL435047); Riohacha, cerca al cementerio, *A. M. Calcagno 45* (COL463896, COL463824); Riohacha, cerca al cementerio, *A. M. Calcagno y H. Cerda 44* (COL459002); Yororoki a 2 h de Nazareth, vía Puerto Estrella, *A. M. Calcagno 49* (COL435066, COL435067); 5-8 km eastern of Riohacha, *J. Cuatrecasas y R. Romero-Castañeda 25448* (COL86443); El Talauro, *C. Saravia y D. Johnson 594* (COL922662); Punta Espada, *R. Romero-Castañeda 4494* (COL47951); entre Yoroki y Portete, *A. M. Calcagno et al. 48* (COL463701, COL463702); Magdalena: Pueblo Viejo: isla de Salamanca, *A. Barros y J. Jiménez 102* (UTMC9873), *A. Barros y J. Jiménez 104* (UTMC12959), *A. Barros y J. Jiménez 105* (UTMC12958); Santa Marta: estribaciones de la Sierra Nevada, *J. Hernández R. et al. 2* (COL441423, COL442581); cerros de Gaira, al oriente cerca de la cancha de fútbol, *A. Barros y J. Jiménez 27* (UTMC12917, UTMC9566); carretera al rodadero, *Sin colector registrado 3*, (UTMC11787); cerro La Llorona, *A. Barros y J. Jiménez 74* (UTMC9827); cerro de El Cundi, *A. Barros y J. Jiménez 6* (UTMC12949), *A. Barros y J. Jiménez 7* (UTMC12918); cerros al este de Taganga, *A. Barros y J. Jiménez 23* (UTMC12941); cerro Rodadero, cerca del Ziruma, *A. Barros y J. Jiménez 18* (UTMC12942);

Neguanje cerca de la playa, *A. Barros y J. Jiménez 94* (UTMC12915); Punta Gaira, *A. Barros y J. Jiménez 25* (UTMC12916); Santa Marta, cerros al norte de Bastidas, *A. Barros y J. Jiménez 32* (UTMC12930); cerro La Llorona, *A. Barros y J. Jiménez 75* (UTMC12933); cerros al Este de Taganga, *A. Barros y J. Jiménez 71* (UTMC12934); sin municipio registrado: ciénaga, *R. Romero-Castañeda 1937* (COL103182); ciénaga, alrededores de Aguacoca, *R. Romero-Castañeda 7284* (COL80314); parque Salamanca, about 20 miles east of Puente del Rio Magdalena, *T. Plowman y W. Davis 3731* (COL164991); Santander: Capitanejo, por el camino que conduce hacia el hospital y el barrio las Acacias, hacia la vereda El Datal, *S. Albesiano y C. Diaz 1379* (COL517668); Los Santos, sector norte de la Mesa de Los Santos, bajada por el camino a Jordán y vereda La Peña, *J. L. Fernández-Alonso et al. 22166* (COL535339); Piedecuesta, Corregimiento de Pescadero, vereda Las Pavas, *A. Cadena et al. 2906* (COL460558).

Stenocereus heptagonus (L.) Mottram (2013):

Cactus heptagonus L., Species plantarum 1:466. 1753.

=*Stenocereus hystrix* Buxb., Botanische Studien 12:100. 1961.

=*Stenocereus peruvianus* (Mill.) Kiehl., Darwiniana 24:443-453.1982.

=*Stenocereus fimbriatus* (Lam.) Lourteig, Bradea 5:408.1991.

Tronco principal ausente o muy corto; ramificación de primer orden, ramas ascendentes y paralelas (fig. 1E), con constricciones en intervalos irregulares a partir de la mitad superior de la rama; 8 a 15 costillas con perfil recto,

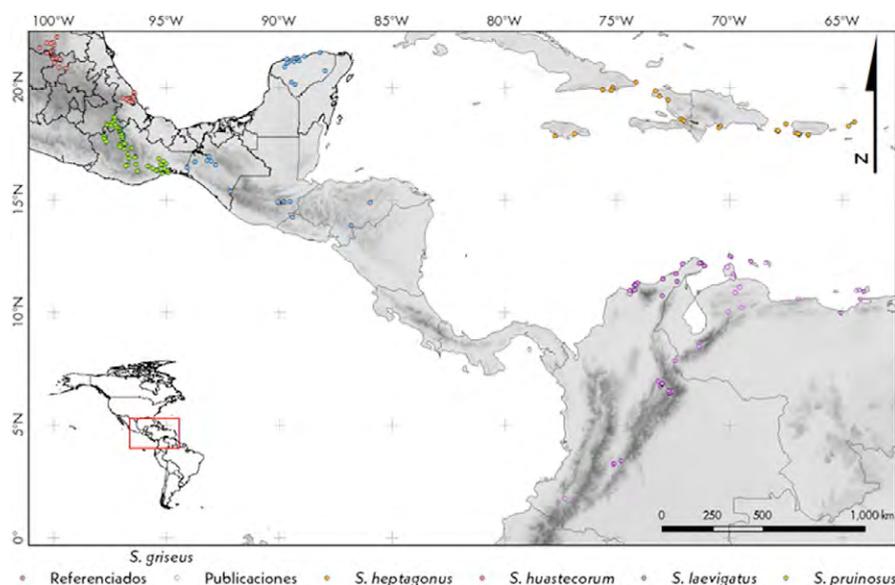


Figura 2. Distribución de las especies del complejo de especies de *Stenocereus griseus*, con límites políticos (modificado de Alvarado-Sizzo et al. [2018]).

dando un aspecto armado por la superposición de espinas de costillas adyacentes; aréolas con 9 a 11 espinas radiales y 3 centrales: izquierda, derecha y central inferior (fig. 1G, H); pericarpelo verde a rojizo con escamas triangulares, ligeramente separadas sin llegar a imbricadas; podarios del tubo floral de verde a purpúreos, estrechamente oblongos a largamente obovados con ápice obtuso a agudo (fig. 1F); frutos con pulpa roja. Se distribuye en las Antillas Mayores: Cuba, La Española, islas de Puerto Rico, Islas Vírgenes (EUA), Islas Vírgenes (Reino Unido) y Jamaica (fig. 2).

Ejemplares examinados: Cuba: Guantánamo: Novaliche, *B. Horam 1809* (NY1496354); vicinity of Guantánamo, *N. L. Britton 1894* (NY1496348); U.S. Naval Station, *N. L. Britton 2049* (NY1496364); U.S. Naval Station, *N. L. Britton 2063* (NY1496355); Punta Maysi [Cabo Maysi], mostly along Río Maya, *J. A. Shafer 7932* (NY1496356); Santiago de Cuba: sealine near Daiquiri, *W. R. Maxon 4092* (NY1496350); vicinity of Daiquiri, *N. L. Britton y J. F. Cowell 12694* (NY1496400 y NY1496358); sow hills near Renter, west of the bay of Santiago de Cuba, *Bro. León 3743* (NY1496363); near Berraco, 8 mi. E. of Daiquiri, *W. R. Maxon 4021* (NY1496365); Haití: Artibonite: along road between Gonaives and St. Marc., *E. C. Leonard 10068* (NY1496366); Nord-Ouest: vicinity of Jean Rabel: Mole Road, *E. C. Leonard y G. M. Leonard 13683* (NY1496360); Ouest: vicinity of Port au Prince, arid regions of the Cul de Sac., *E. C. Leonard 5324* (NY1496367); vicinity of Etang Saumatre, *E. C. Leonard 3499* (NY1496359); Jamaica: Kingston: vicinity of Kingston, *N. L. Britton y A. Hollick 1760* (NY1496349); Kingston, *J. N. Rose 18501* (NY120657); Saint Elizabeth: Great Pedro Bay, *N. L. Britton 1254* (NY1496346); sin demarcación registrada: between Kingston and Gregory Park, along the railroad, *W. R. Maxon y E. P. Killip 336* (NY1496345); Port Henderson, coastal desert., *Sin colector registrado 15578* (NY1496347); Puerto Rico: Guánica: a medio camino entre faro E de bahía y Caña Gorda, *A. E. Areces-Mallea s/n* (NY1090572); in coastal thickets, *A. H. Liogier 34322* (NY1496371); Reserva Forestal Guánica, *J. C. Solomon 5708* (ENCBS/n); hill west of Ensenada, *N. L. Britton 9835* (NY873751); isla Mona: at east end of plateau, near Mona Island light House, *E. L. Little Jr. 16539* (NY948143); isla Mona, *A. E. Areces-Mallea s/n* (NY1090808); Lajas: border of lagoon east of Parguera, *H. T. Cowles 1931* (NY873750); Mayagüez: Desecheo Island Natural Reserve, *N. L. Britton 1643* (NY873752); Ponce: Cayo Muertos [Caja de Muertos], *N. L. Britton 5016* (NY843368); República Dominicana: Azua: Azua, *J. N. Rose 3829* (NY1496351, NY1496352); Monte Cristi: Guayubín, *W. L. Abbott 887* (NY1496344); Peravia: Baní, *Bro. A. Lavastre 2247* (NY1496357); Santiago: Mao, *W.*

L. Abbott 1040 (NY1496353); Islas Vírgenes (EUA): along coast. Drunk Bay, *P. Acevedo-Rodríguez 5061* (NY843369); Islas Vírgenes (Reino Unido): Dog Island, *M. Chapman 1932* (NY1496361).

Stenocereus huastecorum Alvarado-Sizzo, Arreola-Nava et Terrazas, Plos One 13(1)e0190385: 13. 2018:

Tronco principal definido, entre 30 y 60 cm de altura; ramificación predominantemente de primer orden con algunas ramas de segundo orden, ascendentes (fig. 1I), poco divergentes, con constricciones cada 20 a 30 cm; 6 a 8 costillas con perfil ligeramente sinuado, a sinuado al grado de presentar aréolas hundidas; aréolas con 7, rara vez 9, espinas radiales y 3 centrales: izquierda, derecha y central inferior (fig. 1K, L); pericarpelo rojo oscuro con escamas triangulares del mismo color, imbricadas; podarios del tubo floral rojo oscuro con márgenes de imbricación amarillentos, los inferiores estrechamente oblongos a lorados con ápice agudo a obtuso, los superiores oblancoelados con el ápice agudo a obtuso (fig. 1J); frutos con pulpa roja, en menor frecuencia anaranjada (variedad "amarilla" en la región de Guanajuato y San Luis Potosí de la sierra Gorda). Distribuido en los estados de Guanajuato, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Veracruz (fig. 2).

Ejemplares examinados: México: Guanajuato: Atarjea: cañón de Atarjea, ca. 1.5 a 2 h de camino a pie sobre el lecho del río al NE de la ciudad de Atarjea, *R.T. Bárcenas y Carlos Gómez H. 897* (MEXU756974); camino al Charco, 8km al O de Atarjea, *E. Ventura y E. López 6651* (MEXU638150); Victoria: Puerto de Las Tinajas, terracería entre Puerto de Palmas y Álamos de Martínez, *H. Alvarado-Sizzo, I. Torres-García y F. Paz-Guerrero 350* (MEXU140542, MEXU140543); Tasajillo, ca. 50 km de Xichú a Victoria sobre camino de terracería., *R.T. Bárcenas y Carlos Gómez H. 376* (MEXU657754); ca. 66 km de cañada de Moreno sobre terracería a Mineral el Refugio, *R.T. Bárcenas y Carlos Gómez H. 478* (MEXU690585); 1 km al norte de la Lagunita ca. 58 km. de cañada de Moreno sobre terracería a Mineral el Refugio, *R.T. Bárcenas y Carlos Gómez H. 466* (MEXU694242); ca. 15 km al SE de Álamos de Martínez, ca. 9 km al sur de Espíritu Santo, sobre camino de terracería hacia La Joya Fría y cañada de Moreno, *R.T. Bárcenas y Carlos Gómez H. 742* (MEXU756872); 3 km al N de Puerto de Palmas sobre terracería a Mineral El Refugio, *R.T. Bárcenas y Carlos Gómez H. 459* (MEXU699536); ca. 81 km desde cañada de Moreno sobre terracería a Mineral el Refugio, *R.T. Bárcenas y Carlos Gómez H. 489* (MEXU691520); cerros al N. del poblado de Victoria, *H.M. Hernández y Carlos Gómez H. 823* (MEXU762187); ca. 500 m de la desviación hacia el platano sobre camino a Álamos de Martínez, *R.T.*

Bárceñas y Carlos Gómez H. 484 (MEXU699622); cerros al norte del poblado de Victoria, *R. T. Bárceñas 73* (MEXU647272); Xichú: Romerillos, entre el camino Xichú y Atarjea, *R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 918* (MEXU754356); 1 km al NE de Xichú, *R.T. Bárceñas 47* (MEXU908160); 1 km al NE de Xichú, sobre vereda a río abajo (margen derecho del río Xichú), *R.T. Bárceñas 47* (MEXU647143); terracería a San Luis de la Paz, *J. A. Barba Montoya 12* (MEXU1233355); 39 km sobre terracería a Xichú desde Atarjea, *R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 355* (MEXU670372); ca. 6 km de Xichú sobre camino a Atarjea, barranca derecha, *R.T. Bárceñas 1276* (MEXU830430); Nuevo León: Los Herreras: west of Los Herreras, *Hinton et al. 28291* (MEXU1305349); Los Ramones: Las Piedritas, carretera a Garza González, aproximadamente 9 km al N de Los Ramones, *J. A. Villareal 1990* (MEXU374937); Sin Municipio registrado: Los Leones, Limones, *González Elizondo s/n* (MEXU346309); Querétaro: Arroyo Seco: 3 km al SE de Conca, ca del puente colgante, *C. Gómez Hinostrosa 2134* (MEXU1027480); puente Conca, *S. Burrego 6* (MEXU633486); Ahuatitlán, *L. Scheinvar 6471* (MEXU964092); Jalpan de Serra: ± 2 km de Jalpan, *E. Carranza 1511* (MEXU638141); a 29 km al NO de Jalpan sobre la crr. Jalpan-Arroyo Seco. Rivera del río Santa María, *H. Hernández 1720* (MEXU559920, MEXU853166, MEXU853088); a cinco km de Quirambal, al Oeste de Escanelilla, *L. Scheinvar 4038* (MEXU646688); km 27 carretera Jalpan-Landa de Matamoros, *L. Scheinvar 1012* (MEXU646686); puente sobre la unión de los ríos Conca y Ayutla, *L. Scheinvar 5119* (MEXU646689); puerto de Ánimas, *I. Oseguera y L. Scheinvar 4669* (MEXU430865, MEXU430869); Tancama, carr. 120 entre Jilitla y Jalpan de Serra, a 22 km de Jalpan de Serra, *J. A. Barba Montoya 6* (MEXU1226413); Peña Miller: 12 km al E de Santa Catarina en carr. hacia Peña Miller, *R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 286* (MEXU647787); Pinal de Amoles: 3 millas W de Misión de Bucareli, a lo largo de la rivera del río Extoraz, *H. Hernández 3549* (MEXU 1027426); carr. 120 entre Jalpan de Serra y Pinal de Amoles *J. A. Barba Montoya 9* (MEXU1249297); *ibid.*, *J. A. Barba Montoya 8* (MEXU1232823); Querétaro: 13.5 km al N de la ciudad de Querétaro, *S. Arias y S. Gama 716* (MEXU531897); Tolimán: El Arte-Boquillas, *E. Sánchez 209* (MEXU1253957); San Luis Potosí: Cd. del Maíz: ca. 1 km al N de Tablas camino a la Morita, *Carlos Gómez H. y M. E. Correa 2516* (MEXU1280861); Guadalcázar: 1.3 km N de la carr. # 80 (Huizache-Tula), entrando por el rancho "El Cardón", *H.M. Hernández, R.T. Bárceñas y L. Rocha 3215* (MEXU763361); 2 km al N de la carr. Huizache-Cd. Victoria, a la altura del km 56 al E del entronque Huizache, *H.M. Hernández, R.T. Bárceñas y L. Rocha 2797*

(MEXU830156); a 4 km NE de La Hincada por el camino que desemboca en la carr # 80 (Huizache-Tula), *H.M. Hernández y Carlos Gómez H. 3171* (MEXU763366); ca. 12.8 km al S de la carr. entronque Huizache Cd. Maiz rumbo a Sartenejo, El Granjenal, *R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 1390* (MEXU769109); ca. 1 km al NO de la terracería hacia Las Negritas, a la altura del km 4 desde El Progreso, *R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 1085* (MEXU858454); ca. 1 km al NO de la terracería hacia las negritas, a la altura del km 4 desde El Progreso, *R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 1085* (MEXU858453); 4 km NO de Buenavista, por el camino a La Hincada, *R.T. Bárceñas, H.M. Hernández y Carlos Gómez H. 2997* (MEXU782674); 4.5 km al S de la Presa de Guadalupe por brecha a Las Negritas, *R.T. Bárceñas, Carlos Gómez H. y M. Meade 1543* (MEXU763362); ca. 2 km al E de Sartenejo, *R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 1384* (MEXU761851); 14.2 km al SE de Presa de Guadalupe por la carretera a Cd. Victoria, sobre brecha a 2.4 km al sur, *R.T. Bárceñas, Carlos Gómez H. y M. Meade 1563* (MEXU768689); ca. 2 km al E de Sartenejo, *R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 1384* (MEXU761925); 4 km al NO de Buenavista, por el camino a La Hincada, *H.M. Hernández, R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 2997* (MEXU782675); 9 km al O de la Presa de Guadalupe, sobre la carr. que va a Cd. Victoria, *Carlos Gómez H. y M. Herrera 1114* (MEXU763686); 4.5 km al S de la presa de Guadalupe por brecha a Las Negritas, *Carlos Gómez H. 1534* (MEXU763356); Rioverde: ca. 20 km al NO de Plazuelas, SLP, sobre camino a Álamos de Martínez, Gto., *R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 709* (MEXU761973); ca. 20 km al NO de Plazuelas, SLP, sobre camino a Álamos de Martínez, Gto., *R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 709* (MEXU761974); Santa Marta del Río: Ca. 29 km al SO de Plazuelas, sobre camino a Álamos de Martínez, *R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 723* (MEXU769115, MEXU769116); ca. 7 km al E. de Álamos de Martínez, sobre carretera a río Verde-Jalpan, *R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 846* (MEXU762007); San Luis de la Paz: La Teresa, ca. 66 km al NE de San Luis de la Paz, sobre camino a Mineral El Realito, *R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 694* (MEXU697507); ca. 59 km al NE de San Luis de la Paz sobre camino a mineral El Realito, *R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 688* (MEXU697830); ca. 55 km al NE de San Luis de la Paz sobre el camino a Mineral El Realito, *R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 681* (MEXU697515); ca. 1.5 km al NO de Álamos de Martínez sobre camino a Mineral El Realito, *R.T. Bárceñas, H.M. Hernández y Carlos Gómez H. 842* (MEXU756861); cerros al NE de La Teresa, ca- 66 km. Al NE de San Luis de la Paz, sobre camino a Mineral el Realito, *R.T. Bárceñas y Carlos Gómez H. 698* (MEXU697840); Tierra Blanca: 6 km al NE de la desv. Victoria-Santa Catarina sobre carretera

a Santa Catarina desde Tierra Blanca, *R.T. Bárcenas y Carlos Gómez H. 278* (MEXU649080); Tamaulipas: Antiguo Morelos: eastern slope low calcareous ridge west of Antiguo Morelos, *E. Hernández Xolocotzi 7674* (MEXU675862); cañón del Abra., *H. Bravo-Hollis s/n* (MEXU70508 y MEXU70509); Casas: 1.5 km de la entrada al rancho Veracruz, *J. Martínez-Ávalos, J. Jiménez y A. Mora 415* (MEXU638193); Jaumave: 1.1 km al NW por camino de brecha hacia el ejido La Unión, *B. Goetsch 403* (MEXU984292); carr. 101 entre Cd. Victoria y Jaumave. Aproximadamente a 3 km del puente de Almar, *J. A. Barba Montoya 3* (MEXU1227178); 4.6 km al SO de San José de Salamanca, *B. Goetsch Cabello 286* (MEXU1018130); W side of Mex. Hwy. 101, 1 mi. S of Río Chihue bridge, 11.5 mi. (by road) N of Jaumave, 28 km (by air) SW of Ciudad Victoria, *B. Hansen et al. 3780* (MEXU274430, MEXU274431); entre Ciudad Victoria y Jaumave, *H. Bravo-Hollis s/n* (MEXU69175); Jaumave, *H. Bravo-Hollis s/n* (MEXU155446); cerca de Jaumave, *H. Sánchez-Mejorada 3553* (MEXU474787); Valle de Jaumave, 4 km al N del puente sobre El Guayalejo, *H. Sánchez-Mejorada 2073* (MEXU158995); Tula: ca. 4 km sobre camino al puerto de Clavellinas, *R.T. Bárcenas y Carlos Gómez H. 928* (MEXU761897); 7 km al O. de Tula, *S. Gama-López 108* (MEXU1145526, MEXU1145624); Al N de Tula, *P. Cheuva 199* (MEXU235403); 3 km al S de Tula, *H. Sánchez-Mejorada 2086* (MEXU159030); 3 km al S de Tula, *H. Sánchez-Mejorada 2086* (MEXU159029); planicies cerca de Tula, *H. Sánchez-Mejorada 2084* (MEXU158984); Victoria: entre Ciudad Victoria y Monterrey, *H. Bravo-Hollis s/n* (MEXU75030); 5 km al SO de Ciudad Victoria, *H. Sánchez-Mejorada 2056* (MEXU159028); Veracruz: Actopan: 1 km al N de Mozomboa, camino al cerro de La Mesa (sierra Manuel Díaz), *R. Acosta y I. Acosta 1581* (XAL20759); El Descabezadero (3 km antes de Chicuasén), *R. V. Ortega 506*, (XAL s/n); Acultzingo: cerca de Acultzingo (3km SE), *L. Scheinvar y J. Dorantes 851* (MEXU496659); Emiliano Zapata, Palo Gacho, cerca de Jalapa, *L. Scheinvar 857* (MEXU161777); S.E. de la Rinconada, Veracruz, *H. Sánchez-Mejorada 70-0301* (MEXU144044); entre Jalapa y Plan del Río, *C. Delgadillo M. 28* (MEXU161779); entre Jalapa y Plan del Río, *C. Delgadillo M. s/n* (MEXU118883); Paso de Ovejas: Villa Rica enfrente al Peñón, *J. Dorantes et al. 1096* (MEXU166143); Puente Nacional: Puente Nacional, *H. Sánchez-Mejorada 70041* (MEXU191638); entre Puente Nacional y Empalme Conejos, *C. Delgadillo M. s/n* (MEXU116842); alrededores de Puente Nacional, *J. González 90* (MEXU154523); alrededores de los Conejos, *C. Delgadillo M. 22* (MEXU161767); *ibid.*, *C. Delgadillo M. 1* (MEXU161781); *ibid.*, *C. Delgadillo M. s/n* (MEXU122121); barranca cercana a Puente nacional,

H. Sánchez-Mejorada s/n (MEXU191631); alrededores de Empalme Conejos, *C. Delgadillo M. s/n* (MEXU118882); entre Camaroncillos y Conejos, *C. Delgadillo M. s/n* (MEXU122122); 2 km al SE de Puente Nacional, Veracruz, *H. Sánchez-Mejorada 700402* (MEXU191627); alrededores de Empalme Conejos, *C. Delgadillo M. 42* (MEXU161769); Soledad de Doblado: 4 km W of Tenenexpan, *M. Nee y Taylor 29639*, (XAL109055); sin municipio registrado: transecto Punta Limón a cerro de Oro, *A. Lot et al. 1900* (MEXU162416).

Stenocereus laevigatus (Salm-Dyck) Buxb., *Botanische Studien* 12:92.1961:

Cereus laevigatus Salm-Dyck, *Cactaeae in Horto Dyckensi Cultae* 1849.204.1850.

=*Lemaireocereus laevigatus* (Salm-Dyck) Borg., *Cacti*. Ed.2, 163.1937.

Tronco principal bien constituido, entre 0.5 y 1 m de altura; ramificación predominantemente de segundo orden con algunas ramas de tercer orden, divergentes y recurvadas (fig. 3A); 6 a 9 costillas con perfil recto; aréolas con 7 a 11 espinas radiales y 3, rara vez 4 centrales: izquierda, derecha, centrales superior e inferior, de estas últimas todas caedizas menos la última (fig. 3C, D); pericarpelo verde, escamas triangulares, verdes con el ápice rojizo a purpúreo, separadas entre sí; podarios del tubo floral de verdes en la base a café-purpúreas en el ápice, los inferiores estrechamente oblongos con el ápice obtuso, redondeando o mucronado, los superiores largamente obovados con el ápice redondeado (fig. 3B); frutos con pulpa roja. Distribuido en El Salvador, Guatemala, Honduras y México en los estados de Yucatán y Chiapas (fig. 2).

Ejemplares examinados: El Salvador: Metapán: entrada al área protegida San Diego-La Barra (km 106 carretera Santa Ana-Metapán) campos de lava viejos de la montaña de San Diego, *J. J. Linares y C. A. Martínez 6685* (MEXU1254725); Guatemala: Chiquimula: La Ondonada, *M. Véliz y F. Ramírez 12916* (MEXU1148294); El Progreso: San Agustín Acasaguastlán: cerro en San Agustín Acasaguastlán, *H. Paniagua 55* (MEXU422149); aldea el Rancho, *A. Cobar y F. Ramírez 357* (MEXU1168748); *ibid.*, *F. Ramírez y M. García 591* (MEXU1172749); camino a Cobán, *F. Ramírez y M. García 551* (MEXU1270777), *M. Véliz y M. Pérez 13302* (MEXU1169909); Paso Jalapas, *M. Véliz y M. Pérez 13369* (MEXU1169910); *M. Véliz y M. Pérez 13327* (MEXU1170079); *M. Véliz y M. Pérez 1333*, (MEXU1170012); *A. Cobar y M. García 850* (MEXU1254726); *F. Ramírez y A. Cobar 665* (MEXU1182408); sin municipio registrado: Pasasagua, km 89 camino a Cobán, *F. Ramírez y M. García 429* (MEXU1146500); El Rancho, *F. Ramírez y M. García*

59, (MEXU1172738); *ibid.*, F. Ramírez et al. 482 (MEXU1154853); orillas del río Motagua, M. Véliz et al. 11245 (MEXU1039163); El Jicaro, M. Véliz y F. Ramírez 12861 (MEXU1146723); El Progreso, 2 km antes de la desv. a El Rancho, camino a Teculután, C. Gómez H. 2238 (MEXU1091957); Zacapa: El Paso de los Jalapa, M. García y F. Ramírez 473 (MEXU1230825); Cabañas, transecto cabañas, M. Véliz y A. Cobar 13156 (MEXU1148278); *ibid.*, M. Véliz y M. Pérez 13396 (MEXU1170028); *ibid.*, M. Véliz y M. Pérez 13410 (MEXU1270203); a 2 km de El Jicaro, M. García y F. Ramírez 327 (MEXU1146860); camino a Chiquimula, M. García y F. Ramírez 286 (MEXU1155035); *ibid.*, M. García y F. Ramírez 268 (MEXU1148561); *ibid.*, M. García y F. Ramírez 417 (MEXU1148296); km 86 camino a San Agustín Acasaguastlán, A. Cobar y M. Véliz 138 (MEXU1170025); río Hondo, F. Ramírez y M. García 479 (MEXU1170029); *ibid.*, M. Véliz y M. Pérez 13204 (MEXU1168431); Zacapa, A. Cobar y F. Ramírez 315 (MEXU1168660); *ibid.*, A. Cobar y F. Ramírez 299 (MEXU1168842); *ibid.*, A. Cobar y M. García 937 (MEXU1261846); El Jicaro, aldea Los Bordos, M. García y F. Ramírez 488 (MEXU1165536, MEXU1170014); *ibid.*, M. García y F. Ramírez 515

(MEXU1252361); Paso Jalapas, M. García y F. Ramírez 357 (MEXU1154859); km 86 camino a San Agustín Acasaguastlán, A. Cobar y M. Véliz 142 (MEXU1170024); km 944 camino a San Cristóbal Acasaguastlán, A. Cobar y M. Véliz 189 (MEXU1170017); Honduras: El Paraíso: Oropolí: Las Pintadas, +- 7 km al N del pueblo de Oropolí, por el camino Oropolí-Yuscarán, J. J. Linares 6576 (MEXU1251329); Francisco Morazán: Tegucigalpa, Campus de la Escuela Agrícola Panamericana, cultivada en herbario, traída de Las Pintadas, Mpio. de Oropolí, J. J. Linares 6687 (MEXU1251328); México: Chiapas: Alcalá: wooded slope along the Río Grijalva 10 km south of México 190 road to Acala at Nandaburé, M. Laughlin 839 (ENCB s/n); La Trinitaria, savanna along small dirt road to Boquerón and ejido Mujica W of Mexican Highway 190, D.E. Breedlove 42244 (MEXU238096); Yucatán: Dzemul: al norte del Municipio Dzemul, J. S. Flores y R. Lira 10644 (MEXU719963); Oxcutzcab: 1 km antes de llegar a Yaxhom, C. Chan et al. 387 (XAL28753); Progreso: colonia Costa Blanca, por la carr. para Chicxulub, J. I. Calzada et al. 6533 (XAL s/n); río Lagartos: 3 km al sur del río Lagartos, E. Cabrera y H. de Cabrera 4675 (MEXU444660); *ibid.*, E. Cabrera y

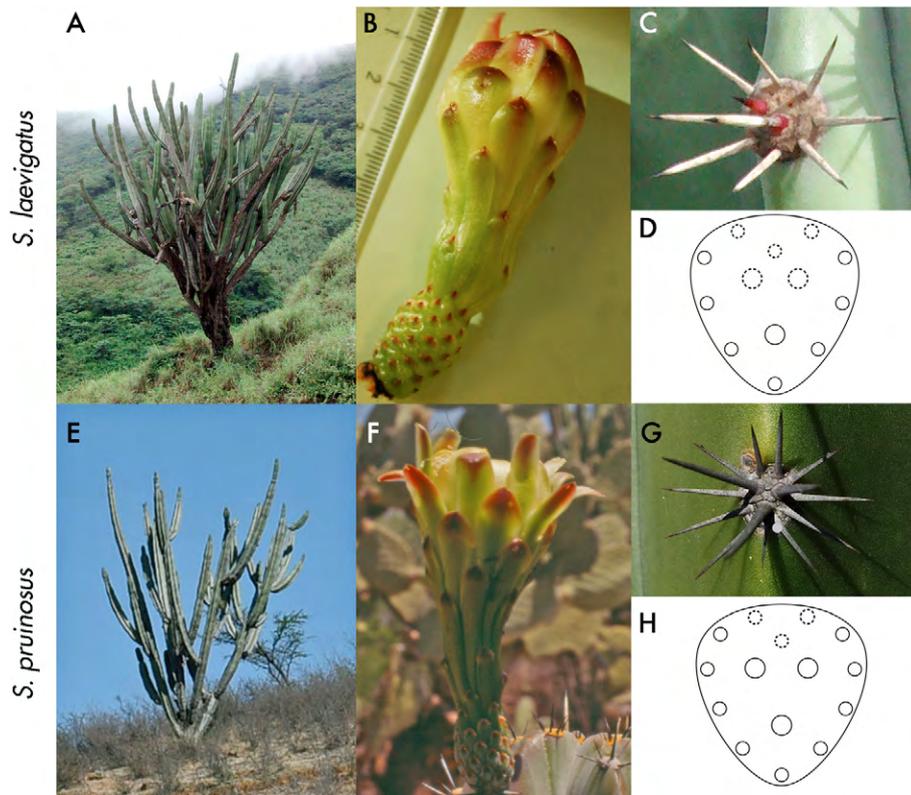


Figura 3. Fotografías de caracteres de *S. laevigatus* (A-D) y *S. pruinosus* (E-H). Créditos fotográficos: A-D, H. Alvarado-Sizzo; E y G, F. Areces-Berazaín; F, G. Gann; H, H. Alvarado-Sizzo.

H. de Cabrera 4675 (MEXU444659); Telchac Puerto: a 2 km S de Telchac Puerto (carr. Costera, por carr. A Telchac, al NE de Dzemul), *H.M. Hernández y J. S. Flores* 2225 (MEXU649000); a 2 km S de Telchac Puerto (carr. Costera, por carr. a Telchac, al NE de Dzemul), *H.M. Hernández y J. S. Flores* 2225 (MEXU649038).

Stenocereus pruinosus (Otto ex Pfeiff.) Buxb., *Botanische Studien* 12:101.1961.:

Echinocactus pruinosus Otto ex Pfeiff., *Enumeratio Diagnostica Cactearum hucusque cognitarum*.54.1837.

=*Lemaireocereus pruinosus* (Otto ex Pfeiff.) Britton et Rose, *The Cactaceae* 2:88-89, f. 130.1920.

=*Stenocereus longispinus* (Britton et Rose) Buxb., *Botanische Studien* 12:100.1961.

Tronco principal definido, entre 30 y 60 cm de altura; ramificación predominantemente de segundo y hasta tercer orden, divergentes y recurvadas, con el ápice delgado (fig. 3E), sin constricciones; 5 a 8 costillas con perfil recto a ligeramente sinuado; aréolas con 9 a 11 espinas radiales y hasta 4 centrales: izquierda, derecha, centrales inferior y superior (fig. 3G, H); pericarpelo verde con tonos café, escamas verdes a purpúreas, ligeramente separadas a imbricadas; podarios del tubo floral con tonos verdes en la base y café hacia el ápice, rojo, los inferiores estrechamente oblongos a largamente obovados con ápice obtuso, a veces mucronado, los superiores largamente obovados con el ápice agudo a redondeado (fig. 3F); frutos con pulpa amarilla, anaranjada, roja o púrpura. Se distribuye en México en los estados de Oaxaca y Puebla (fig. 2).

Ejemplares examinados: México: Oaxaca: ciudad Ixtepec: ciudad Ixtepec, *G. Sánchez* 177 (MEXU1276463); Concepción Pápalo: Loc. 20 km al NE de Cuicatlán camino a Concepción Pápalo, *R. Cedillo* 2236 (MEXU605255); Coxcatlán: barranca de Los Mangos. 2 km al N-NE de Calipan, *A. Salinas-Tovar y R. Martínez* 7121 (MEXU837955); San Rafael, cerca de la carretera de San Rafael a San José Tilapa, *D. Franco Estrada* 26 (ENCBS/n); Lachiguirí: 5 km al NO de Lachiguirí, *A. Campos* 3615 (MEXU714528); Nejapa de Madero: 13.5 km al NNE de río Hondo, brecha a Asunción Lachixonase, *A. Salinas y E. Martínez Correa* 8172 (MEXU657380); Quiotepec: torre 224 línea eléctrica Temascal-Oaxaca-Potencia, Quiotepec, *C. A. Cruz-Espinosa* 2147 (MEXU1249769); San Antonio Cañada: San Antonio cañada, *L. U. Guzmán, S. Gama y S. Arias* 781 (MEXU518082); San Jacinto Chilteca: carretera Oaxaca-Miahuatlán km 24.5, frente a la desviación a San Jacinto Chilteca, *H. J. Arreola Nava* 1583 (CHAPA s/n); San Jerónimo Sósola: río Florido, *D.A. Aquino y S. Arias* 70 (MEXU1272797); San Juan Bautista Atlatlauca: San Juan Bautista Atlatlauca, *M. A.*

Vázquez-Dávila y C. Martínez 18 (MEXU787534); San Juan Bautista Cuicatlán: 4 km al oeste de Coyula, camino a Santiago Quiotepec, *E. Martínez, J. L. Rebolledo y V. Torres* 33454 (MEXU1269928); 8 km NE de Santiago Quiotepec, carretera a San Juan Coyula, *R. Medina* 4694 (MEXU1274017); 3 km al NE de Cuicatlán, *I. Trejo* 1641 (MEXU1121880); barranca del Zacatalito, San José El Chilar, *C. A. Cruz-Espinosa y E. San Pedro* 535 (MEXU1035553); carretera de terracería 3 km al noroeste de Quiotepec, *C. A. Cruz-Espinosa, E. Martínez y E. San Pedro* 467 (MEXU1035556); cerca de Tomellín, Oaxaca, *Rose y Painter s/n* (MEXU10104); Cuicatlán, *A. Salinas-Tovar y R. Martínez* 5929 (MEXU787532, MEXU787547); Quiotepec, camino de terracería Cuicatlán-Buenos Aires a 30.5 km de Cuicatlán, *Terrazas y Arias* 449 (CHAPA s/n); San Juan de Los Cues: 1 km al NE de San Juan de los Cues, *S. Gama López, S. Arias y L. U. Guzmán* 99 (MEXU1326621); km 83 carretera 131 a Oaxaca, *L. U. Guzmán et al.* 842 (MEXU518127); San Juan Mixtepec: *E. Hunn* 568 (MEXU931475); San Martín Lachila: San Martín Lachila, orilla de camino, *P. Sánchez* 33 (MEXU485993, ENCB s/n); San Mateo del Mar: 4.7 km al E de San Mateo del Mar, *J. L. Villaseñor, J. I. Calzada y D. Ocaña* 1378 (MEXU753756); San Pablo Huitzo: Huitzo, *H. Bravo-Hollis* 243 (MEXU75023); San Pedro Tapanatepec: 25 km al NE de Tapanatepec, *C. Gómez y A. Cervantes* 2071 (MEXU1026791); San Pedro Totolapan: la plantación de copal en Las Margaritas, *F. Maldonado, A. Sánchez y J. Lucas* 340 (MEXU1347101); Totolapan, *A. Saynez Vázquez* 1201 (ENCB s/n, XAL s/n); Santa María Guienagati: 2 km al O de Santa María Guienagati hacia Lachiguirí, *R. Torres y L. Cortés* 14369 (MEXU714527); Santa María Huatulco: camino a la estación de campo El Sabanal, *S.H. Salas* 5894 (MEXU1343705); Santa María Tecomavaca: 1 km al Sur de Tecomavaca, *J. Rzedowski* 25600 (ENCB s/n); Santiago Cacaloxtotec: *H. Bravo s/n* (MEXU59704); Santiago Huajolotitlán: Santiago Huajolotitlán, cerca de Huajuapam de León, *T. Hernández* 43 (MEXU1233945); cerca de Santiago Huajolotitlán, *L.U. Guzmán, S. Gama y S. Arias* 880 (MEXU531965); Guajolotitlán, cerca de Huajuapam de León, *H. Bravo-Hollis s/n* (MEXU59703); Santiago Huaucilla: 5.5 km sobre la terracería Huaucilla-Tlalixtlahuaca, *D.A. Aquino y S. Arias* 57 (MEXU1272979); 10.5 km sobre la terracería Huaucilla-Tlalixtlahuaca, *D.A. Aquino y S. Arias* 114 (MEXU1272791); Santiago Laollaga: 11 km al N de Laollaga, carr. A Guevea de Humboldt, *A. Campos* 3549 (MEXU549473); recorrido a Nisaziña, rumbo a Jalapa del Marqués, al O de Laollaga, *A. Campos y R. Torres* 4035 (MEXU561957); Santo Domingo Tehuantepec: 20 km al N de Tehuantepec, sobre terracería a IGU, *C. Gómez y A. Cervantes* 2058 (MEXU1026936); El Limón, 11 km al SSE

de Jalapa del Marqués, *I. Trejo* 1276 (MEXU1121852); 12 km S of Tehuantepec, on side road to Pishishe off road 185 Tehuantepec-Salina Cruz, *B. Leuenberger* y *C. Schiers* 2524 (MEXU275261); Teotitlán de Flores Magón: km 19 de la carr. de Teotitlán del Camino a Huautla, *S. Gama*, *U. Guzmán* y *S. Arias* 34 (MEXU518144); 2.4 km al NE de Ignacio Mejía, *R. García* 285 (MEXU837954); Tequisistlán: *H. Bravo-Hollis* s/n (MEXU98512); Zoquitlán: 3 km al SSO de Mano de León, *S. Acosta* 924 (MEXU481470, ENCBs/n); San José Miahuatlán, 2 km NE de San José Axusco, *S. Arias* 750 (MEXU1302116); sin municipio registrado: km 616 de la carretera México-Chiapas, *H. Bravo-Hollis* s/n (MEXU59644); entre Oaxaca y Mitla, *H. Sánchez-Mejorada* 724029 (MEXU166778); km 730 de la carretera México-Tehuantepec, *H. Bravo-Hollis* 62 (MEXU191679); 5 km al SW de Guelatao, *R. Cedillo*, *R. Torres* y *D. Lorence* 1277 (MEXU354725); km 619 carretera Cristóbal Colón, *H. Bravo-Hollis* s/n (MEXU98504); km 619 carretera Cristóbal Colón, *H. Bravo-Hollis* s/n (MEXU98506); terrenos de Jalallaco, *C. Conzatti* 5064 (MEXU528498); carretera a Tehuantepec, *H. Bravo-Hollis* s/n (MEXU177300); cerca de Matamoros, *P. Cheuva* 86 (MEXU235406); cerca de Tehuacán, *H. Bravo-Hollis* s/n (MEXU59701).

Distribución. Se recuperaron un total de 128 registros a partir de los datos de los ejemplares de herbario, adicionalmente se obtuvieron 114 registros de GBIF y

publicaciones académicas, sumando así un total de 242 registros. La nueva distribución muestra la presencia de 3 especies en México (fig. 2): *S. huastecorum* en Guanajuato, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y un grupo de poblaciones aisladas en Veracruz; *S. pruinosus* en Oaxaca y Puebla; así como *S. laevigatus* en Chiapas y Yucatán, la cual extiende su área de distribución hasta Guatemala, Honduras y El Salvador. Fuera de México, *S. heptagonus* se localiza en Cuba, Jamaica, Haití, República Dominicana, Puerto Rico e Islas Vírgenes (EUA y Reino Unido); *S. griseus* se ubica en Colombia, Venezuela, Aruba, Bonaire y Curaçao.

Esta distribución actualiza la reportada para Global Cactus Assessment por Arreola-Nava (2013) y Arreola y Nassar (2013) (fig. 4). Además, se presenta la regionalización por subprovincias fisiográficas en la figura 5.

Discusión

Las aproximaciones previas al CESG (Alvarado-Sizzo et al., 2018; Arreola-Nava, 2006b; Gibson, 1991) analizaron el origen geográfico de los taxones, número de costillas y patrones de espinación; sin embargo, estos caracteres por sí solos dificultan la tarea de determinación.

Considerar el origen geográfico puede ser engañoso al tratarse de un recurso que frecuentemente es transportado por el hombre (Parra et al., 2010), mientras que no es

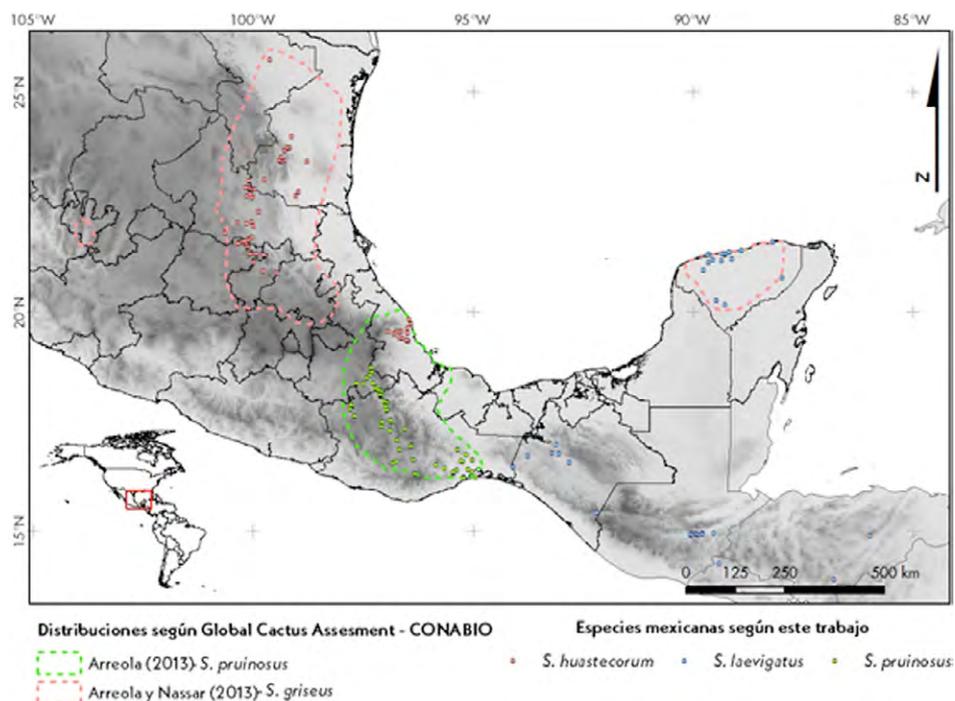


Figura 4. Distribuciones previamente definidas para *S. pruinosus* y *S. griseus* (*S. huastecorum*).

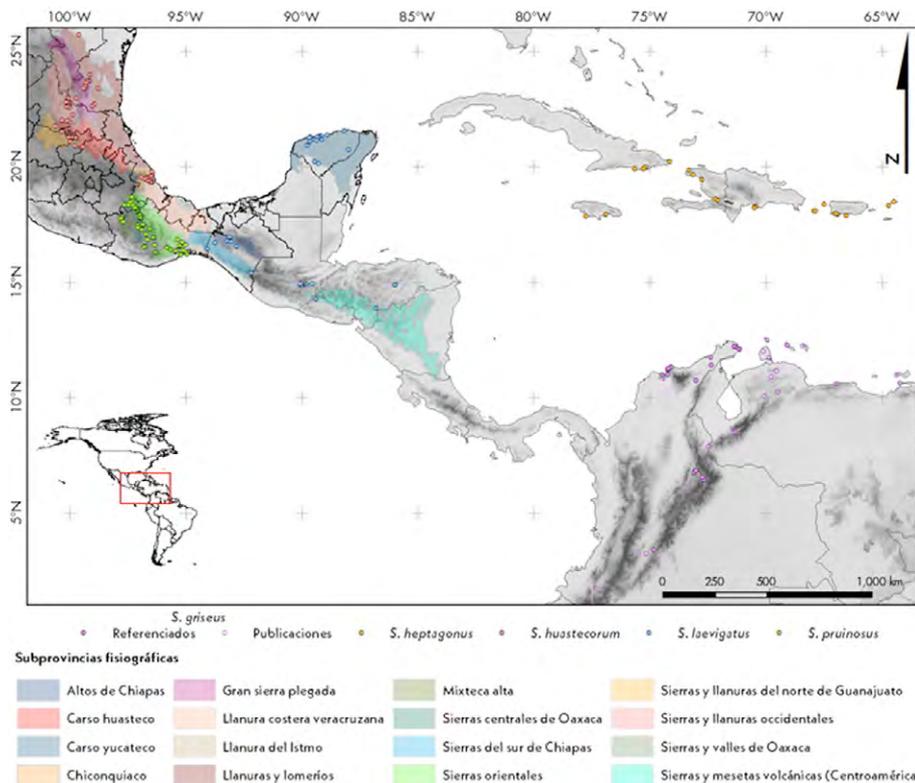


Figura 5. Distribución de las especies del complejo de especies de *Stenocereus griseus* de acuerdo con subprovincias fisiográficas de INEGI (2001).

común encontrar registros de coordenadas geográficas en ejemplares de herbario colectados antes del siglo XXI. El número de costillas por su parte, oscila típicamente entre 5 y 9 en las especies mexicanas y está relacionado con factores ontogénicos y fisiológicos (Cornejo y Simpson, 1997) que no siempre están disponibles en los ejemplares de herbario (edad y orden de las ramas), aun así, especies como *S. heptagonus* son fácilmente distinguibles al presentar hasta 15 costillas que le dan una apariencia densamente armada.

Los patrones de espinación permiten distinguir las especies del complejo con respecto a las otras 2 especies del grupo de *S. griseus* (*S. chacalapensis* y *S. fricii*) que presentan un mayor número de espinas tanto radiales como centrales (Arreola-Nava, 2006b), mientras que dentro del complejo, facilitan la determinación de *S. griseus* (al presentar éste una sola espina central y 7 centrales), pero se traslapan ampliamente en *S. pruinus*, *S. heptagonus* y *S. laevigatus*. El número y posición de las espinas también se relacionan con factores ontogénicos, tales como la edad de la aréola o los eventos reproductivos, pues la madurez de la aréola, al parecer, conlleva la pérdida de las espinas radiales superiores (más pequeñas) (fig. 6A), mientras que el desarrollo de la flor a partir de la aréola puede tener el mismo efecto (fig. 6B), o bien adicionar las espinas de

la aréola floral (fig. 6C). Por otra parte, recientemente se han descrito técnicas multivariadas para el análisis de la espinación en cactáceas columnares como *Cephalocereus* (= *Neobuxbaumia*) (Arroyo-Cosultchi et al., 2010; Tapia et al., 2016) que prometen una mayor robustez en el análisis de dicha característica.

Aunado a los caracteres arriba mencionados, reexaminar la morfología permitió la identificación de un conjunto adicional de caracteres diagnósticos, cuyos estados para cada especie se encuentran detallados en las descripciones específicas y se resumen en la tabla 2.

Al reexaminar la distribución del CESG, se confirma que es el grupo de especies del género *Stenocereus* más ampliamente distribuido (Gibson, 1991), presentándose los registros más septentrionales en Nuevo León (norte de México), mientras que el registro documental más sureño se localiza en el enclave interandino del río Patía (Nariño, Colombia; Sánchez et al., 2007), con una brecha distribucional en la mayor parte de Cuba (con excepción de la región suroriente de ese país) y Centroamérica (Nicaragua, Costa Rica y Panamá). El patrón discontinuo en la distribución se repite al interior de las especies, por ejemplo, en *S. huastecorum*, cuyas poblaciones de la región del Chiconquiaco en Veracruz se separan hasta 300

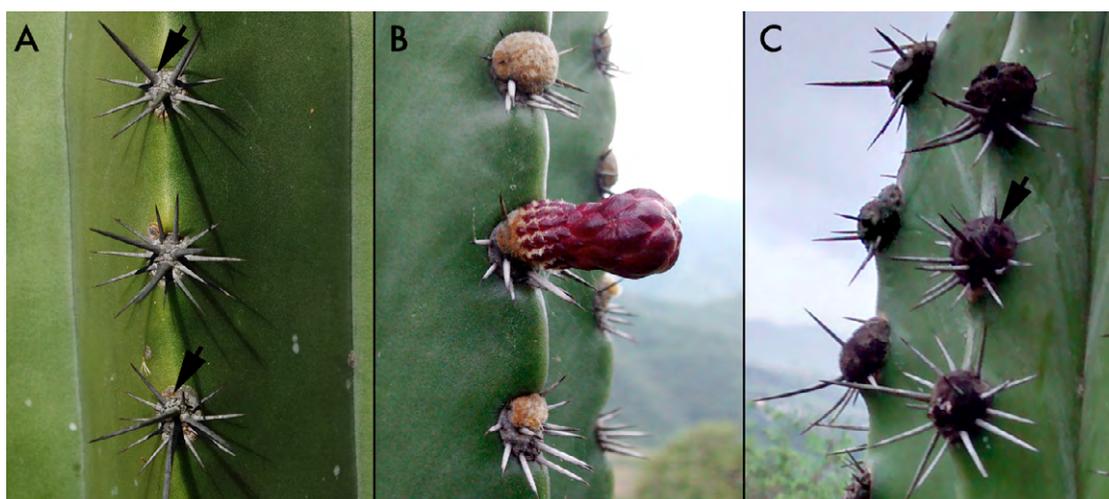


Figura 6. Cambios ontogénicos en la forma de la aréola y patrones de espinación. A: pérdida de espinas por madurez/ esclerificación en *S. pruinosus*; B: pérdida de espinas y deformación por emergencia de la yema floral en *S. huastecorum*; C: espinas supernumerarias derivadas de la yema floral en *S. laevigatus*.

km de las poblaciones del Carso Huasteco; en el caso de *S. laevigatus*, las poblaciones de Chiapas se separan más de 500 km de aquellas de la península de Yucatán; en Colombia las regiones semiáridas de La Tatacoa (Figueroa y Galeano, 2007) y el cañón del Chicamocha (Albesiano et al., 2003), así como esta última y La Guajira distan entre sí más de 400 km.

Las discontinuidades geográficas intraespecíficas claramente contrastan con las barreras genéticas que separan las especies (Alvarado-Sizzo et al., 2018). Por ejemplo, *S. huastecorum* y *S. pruinosus*, al igual que esta última especie con respecto a *S. laevigatus*, están separadas por menos de 100 km. Aunado a esto, la edad de las barreras biogeográficas asociadas, tales como el Cinturón Volcánico Transmexicano o la Sierra Madre del Sur, que se desarrollaron entre el Mioceno temprano y medio (Gómez-Tuena et al., 2007; Morán-Zenteno et al., 2007) es incongruente con la edad de la subtribu Stenocereinae, estimada entre 3.85 y 8.57 millones de años (Hernández-Hernández et al., 2014), entre el Mioceno tardío y el Plioceno, por lo que resultaría aventurado realizar una interpretación histórica de la distribución del complejo.

La distribución presentada redefine sustancialmente la considerada previamente por Arreola-Nava (2006a), quien sugería un escenario simpátrico entre *S. huastecorum* (considerado en ese trabajo como *S. griseus*) y *S. pruinosus* en el norte y centro de México; así como la reportada para Global Cactus Assessment por Arreola-Nava (2013) y Arreola-Nava y Nassar (2013) (fig. 4), en la cual se consideraban áreas de Jalisco, Hidalgo e incluso Yucatán como parte de la distribución de *S. huastecorum*,

mientras que las poblaciones veracruzanas de éste último se asignaban a *S. pruinosus*.

En este nuevo escenario, es posible una regionalización de la distribución del CESG (fig. 5), de forma que en México, *S. huastecorum* se distribuye principalmente en las subprovincias fisiográficas de la Sierra Madre Oriental denominadas Carso Huasteco, Sierras y Llanuras Orientales y la Gran Sierra Plegada (INEGI, 2001). También es notoria su presencia en las subprovincias denominadas Sierras y Llanuras del Norte de Guanajuato, así como la población disyunta de la región del Chiconquiaco en Veracruz y existen poblaciones dispersas en las llanuras costeras del Golfo de México. *Stenocereus pruinosus* está principalmente asociado a subprovincias de la Sierra Madre del Sur, principalmente con las Sierras Orientales y Sierras Centrales de Oaxaca, a lo largo de cuyos límites se ubica el Valle de Tehuacán-Cuicatlán; aunque también se distribuye en las Sierras y Valles de Oaxaca y en la Llanura del Istmo de Tehuantepec, en menor grado hay registros en la Mixteca Alta y buena parte de éstos aparentan estar relacionados con su manejo, su cultivo y su posible dispersión por humanos.

La distribución de *S. huastecorum* y *S. pruinosus*, por lo tanto, corresponde con los 2 centros de diversidad de cactáceas definidos por Mutke y colaboradores (2015) como el Centro Chihuahua y el Oaxaca-Puebla, respectivamente. *Stenocereus laevigatus*, en el sur de México se asocia con la subprovincias del Carso Yucateco, Altos de Chiapas y Sierras del Sur de Chiapas. Estas 2 últimas regiones tienen cierta continuidad fisiográfica en Centroamérica con la región de Sierras y Mesetas Volcánicas, en cuyos cañones

- el 01 Febrero, 2016, de: <http://www.beta.inegi.org.mx/app/biblioteca/ficha.html?upc=702825267599>
- López-Almirall, A. (2005). Nueva perspectiva para la regionalización fitogeográfica de Cuba: definición de los sectores. En J. Llorente Bousquets y J. J. Morrone (Eds.), *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y trópicos afines* (pp. 417–428). México D.F.: CYTED/ UNAM/ Conabio.
- Morán-Zenteno, D., Cerca, M. y Keppie, J. (2007). The Cenozoic tectonic and magmatic evolution of southwestern Mexico: advances and problems of interpretation. *Special Paper 422 Celebrating the Centenary of the Geological Society of México*, 422, 71–91.
- Mutke, J., Burstedde, K., Geffert, Jan Laurens Miebach, A., Rafiqpoor, M. D., Stein, A. et al. (2015). Mapping the diversity of cacti. *Schumannia*, 7, 30–36.
- Nassar, J. M., Hamrick, J. L. y Fleming, T. H. (2003). Population genetic structure of Venezuelan chiropterophilous columnar cacti (Cactaceae). *American Journal of Botany*, 90, 1628–1637.
- Parra, F., Casas, A., Peñaloza-Ramírez, J. M., Cortés-Palomec, A. C., Rocha-Ramírez, V. y González-Rodríguez, A. (2010). Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico. *Annals of Botany*, 106, 483–496.
- Sánchez, F., Álvarez, J., Ariza, C. y Cadena, A. (2007). Bat assemblage structure in two dry forests of Colombia: composition, species richness, and relative abundance. *Mammalian Biology-Zeitschrift Für Säugetierkunde*, 72, 82–92.
- Silvius, K. M. (1995). Avian consumers of cardon fruits (*Stenocereus griseus*: Cactaceae) on Margarita Island, Venezuela. *Biotropica*, 21, 96–105.
- Smith, S. R., Davaasuren, N., Debrot, A. O., Simal, F. y De Freitas, J. A. (2012). *Preliminary inventory of key terrestrial nature values of Bonaire*. La Haya, Países Bajos: IMARES.
- 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, 288–300.
- Thiers, B. (2017). Index herbariorum: a global directory of public herbaria and associated staff. New York: New York Botanical Garden's Virtual Herbarium.