LA SISTEMÁTICA DE CACTÁCEAS EN MÉXICO, BREVE RECUENTO Y PERSPECTIVAS

SALVADOR ARIAS

Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México
Apartado postal 70-614, México D.F. 04510, email sarias@ibiologia.unam.mx

Resumen. Se presenta una recopilación del conocimiento de la sistemática de la familia Cactaceae en México. Se hace una revisión de la literatura sobre su desarrollo y las principales líneas de trabajo, tomando en cuenta los estudios monográficos, florísticos, anatómicos, palinológicos, embriológicos y bioquímicos realizados, con énfasis en las aportaciones hechas por mexicanos. El avance en otras líneas de investigación y las nuevas metodología en sistemática muestran una evidente y clara interrelación que llevan a un mejor entendimiento de su clasificación y filogenia. Finalmente se señalan algunas perspectivas con respecto a las colecciones científicas, las colaboraciones y las formación de recursos humanos.

Palabras clave: Sistemática, Cactaceae

Abstract. A summary on systematics knowledge of Cactaceae in Mexico is presented. It provides a bibliographic revision of the development in systematics studies and its main areas of research, as monographic revisions, floristics, anatomical, palynological, embryological and biochemical, as well as the contributions made by Mexicans. Advances in those disciplines and in the new systematics methodologies show a clear and evident interrelationship to a better understanding about classification and phylogeny of Cactaceae. Finally, this paper points out some perspectives in relation to research collections, collaborations and personnel training.

Key words: Systematics, Cactaceae

En la actualidad las cactáceas son un grupo de plantas con notable interés para los científicos de diversas disciplinas, principalmente aquellos que realizan estudios sobre su sistemática, anatomía, embriología, fisiología, ecología, biogeografía y conservación entre otros, con una tendencia a una relación interdisciplinaria más estrecha, y en donde los taxónomos otorgan necesariamente un apoyo indiscutible a quienes se retroalimentan de su información. Además, dada la importancia de la familia Cactaceae para un país como México, ésta se ha tomado como un grupo modelo para estudios de biodiversidad y de conservación.

Considerando el amplio desarrollo de estudios sobre cactáceas, es conveniente reflexionar en las perspectivas del quehacer en sistemática que se realiza en México. Con este enfoque se presenta en primer lugar una visión panorámica de los antecedentes históricos. En seguida, se analiza la problemática de las investigaciones sistemáticas, los taxa estudiados y los

trabajos florísticos realizados. Posteriormente se exponen en forma sintética los estudios sistemáticos de Cactaceae. Finalmente se presenta una reflexión sobre las perspectivas de estudio en esta área, en las próximas décadas, recogiendo lo consultado en algunas fuentes bibliográficas específicas, así como la experiencia del autor.

Antecedentes históricos

Las contribuciones más significativas al conocimiento de las cactáceas mexicanas se pueden agrupar en cinco grandes periodos históricos, a partir de la época prehispánica hasta la actualidad.

I. *Epoca precolombina* (hasta 1520). Durante el periodo prehispánico las poblaciones Mesoamericanas, aztecas y mayas por ejemplo, lograron conocer y nombrar un gran número de especies de fauna y flora, entre las que se encontraban varias cactáceas, emplean-

do una taxonomía basada en denominaciones descriptivas y con referencia a sus propiedades, conceptos vigentes hasta nuestros días en varias sociedades tradicionales (Berlin, 1992). Así por ejemplo, nombres nahuas formados por dos elementos fonéticos representan una doble significación genérica y específica, como “nochtli” = tuna o fruto de nopal; “tlatonochtli” = nopal con tunas rojas, $\approx$ *Opuntia streptacantha*, entre otras; “xoconochtli” = nopal con tunas agrias, $\approx$ *Opuntia joconostle*, entre otras; “tenochtli” = nopal con tunas del pedregal, $\approx$ *Opuntia tomentosa*, entre otras y “coyonochtli” = nopal con tunas de coyote, actualmente aplicado a varias especies de *Opuntia* silvestres con frutos pequeños y difíciles de consumir.

II. *La época colonial* (1520-1830). Al igual que otras disciplinas del conocimiento científico, son pocos los trabajos realizados sobre cactáceas mexicanas durante este periodo. Uno de los primeros documentos mexicanos que refiere atributos o propiedades de algunas cactáceas es el manuscrito de Martín de la Cruz y Juan Badiano, llamado también Códice de la Cruz-Badiano (Cruz, 1964). Sin embargo el conocimiento formal de las cactáceas mexicanas con implicaciones directas en la taxonomía, tiene un punto de partida en la “Expedición Real de Botánica” en México a fines del siglo XVIII y principios del siglo XIX y el trabajo botánico de Mocino y Sessé que después de varias vicisitudes culminó en 25 ilustraciones de cactáceas.

Mientras tanto, en Europa se difunden los estudios de Linneo (1753), que representan los principios taxonómicos modernos básicos, dando a conocer la primera denominación genérica *Cactus*, con sus 22 especies propuestas, de las cuales actualmente se reconocen cinco especies nativas para México. Las contribuciones de Miller (1754), Haworth (1812) y De Candolle (1828) sobre cactáceas mexicanas radican en la segregación del género colectivo *Cactus* y las descripciones de nuevas especies. En particular, las aportaciones de De Candolle (1828) son notables en dos aspectos básicos, primero conservar la división artificial dicotómica de las Cactoideae en epífitas polifíticas y las no epífitas parafiléticas, y segundo realiza el primer trabajo florístico con cactáceas mexicanas basado en las 25 especies de la obra inédita de Mocino y Sessé y en las muestras colectadas por Thomas Coulter. En la actualidad se reconocen 15 nombres como especies válidas para esta obra.

III. *México independiente y la influencia europea y norteamericana* (1830-1900). Gracias a las exploraciones realizadas por extranjeros, algunos botánicos europeos y norteamericanos describieron nuevos taxa y propusieron nuevos sistemas de clasificación. Martius (1832)

describe 12 taxa nuevos de México a partir de muestras colectadas por Karwinsky durante sus exploraciones botánicas en nuestro país. Poco después otros naturalistas que describen cactáceas mexicanas fueron Förster (1846), Pfeiffer (1837) y Salm-Dyck (1850), quienes coleccionan muestras vivas enviadas por diversos naturalistas y comerciantes. Schumann (1897-1899) presenta una completa contribución taxonómica, en donde propone tres subfamilias vigentes en la actualidad: Pereskioideae, Opuntioideae y Cereoideae (= Cactoideae). Lamentablemente la denominación de gran parte de las localidades citadas por los botánicos del siglo XIX era muy general, como América, América tropical o México. Además, el poco interés por preservar muestras, sumado a las dificultades propias de herborización, impidieron la documentación de gran parte de las especies descritas en herbarios. No obstante algunos especímenes preservados en aquel tiempo se encuentran en los herbarios de Berlín (B), Ginebra (G), Londres (LINN), Missouri (MO), Munich (M) y París (P), principalmente.

Otras investigaciones importantes en cactáceas mexicanas fueron realizadas por norteamericanos durante el conflicto bélico de 1847 y sintetizadas en el Informe de la Comisión del Límite Territorial con México (Sánchez-Mejorada, 1979). Durante 1845-1867 los naturalistas J.M. Bigelow, W. Gabb, J. Gregg, C.C. Parry, A. Schott, G. Thurber, C. Wright, A. Wislizenus, entre otros, colectaron muestras de cactáceas que en su mayoría describió G. Engelmann (Wolf, 1988).

IV. *Las monografías clásicas* (1900-1937). Sin lugar a dudas este periodo se caracteriza por las referencias centrales en estudios taxonómicos, pues se trata de monografías que tuvieron un efecto en las décadas posteriores. Berger (1905) propuso la subdivisión del género colectivo *Cereus* en 18 subgéneros, varios de los cuales fueron elevados a género por Britton y Rose (1919-1923). Aunque Berger (1926) empleó un concepto muy amplio de género, como fueron *Cereus* y *Echinocactus*, uno de sus méritos consistió en reconocer los principios fundamentales de una división natural de la subfamilia Cactoideae. La monografía de Britton y Rose (1919-1923) sobre la familia Cactaceae es la primera que presenta una revisión completa para su tiempo, apoyada en trabajo de campo. Dichos autores incrementan el número de géneros de 24 a 124 y describen o renombran 850 especies. El estudio taxonómico de las cactáceas de México aparece después de casi ocho años de investigación por parte de Bravo-Hollis (1937), quien se basa en las propuestas de Britton y Rose para delimitar los géneros y reconoce 61 géneros y 620 especies. La importancia de esta obra radica en que se trata de la

primera monografía sobre una familia de plantas para el país, realizada por una mexicana y que fue el parateguas en la realización de estudios en sistemática de cactáceas en México.

V. *La época contemporánea* (1938 en adelante). Se caracteriza por una influencia de los norteamericanos, ingleses y alemanes, quienes trabajan en grandes herbarios asociados generalmente a jardines botánicos, creando o fortaleciendo grandes colecciones institucionales. Es después de la década de 1950 que se aplican nuevas metodologías en la sistemática, se estudia la variación entre poblaciones y se revisan complejos de especies y géneros, apoyándose en disciplinas como la anatomía, citogenética, bioquímica y biología molecular. Backeberg (1966), Buxbaum (1958), Ender y Buxbaum (1974), Barthlott (1988), Barthlott y Hunt (1993) y Hunt (1967) son algunos de los que han sintetizado en este periodo el conocimiento sobre la sistemática de la familia. Tres referencias de gran valor para el conocimiento de la cacto-flora de México son Bravo-Hollis (1978), Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991a y b) y Hunt (1992). Este último compila una lista completa de especies conocidas en los países americanos, creada como una propuesta de la Unión Internacional para el Estudio de las Suculentas (IOS) y se busca un consenso entre los taxónomos sobre el límite genérico (Hunt y Taylor, 1990). Se incrementa el número de publicaciones y revistas sobre cactáceas y otras suculentas, como *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* en 1955, *Cactus and Succulent Journal of Great Britain* en 1946, *British Cactus and Succulent Journal* en 1983 y *Bradleya* en 1983. Es también el periodo de la conformación de varias sociedades científicas y de aficionados quienes conocen, estudian y cultivan un gran número de cactáceas; en México se constituye y desarrolla la Sociedad Mexicana de Cactología; de la proliferación de grandes y pequeños comerciantes nacionales y extranjeros; del reconocimiento de numerosas extinciones locales y notable abatimiento de poblaciones naturales de cactáceas endémicas a causa del gran deterioro del hábitat y de la recolección. Los últimos años se pueden caracterizar por la toma de conciencia en la conservación de las cactáceas y de sus hábitats.

Situación actual de la sistemática de cactáceas en México

Problemática taxonómica. En la familia Cactaceae al igual que en otras familias, existe una alta diversidad y complejidad taxonómica tanto a nivel infra como supragenérico. Por ejemplo, los límites interespecíficos en *Echinocereus*, *Mammillaria*, *Opuntia* y *Selenicereus*, o bien

los límites intergenéricos en casos como *Aporocactus-Disocactus-Heliocereus* o *Backebergia-Pachycereus-Mitrocereus*. La problemática taxonómica de la familia puede explicarse además de por su singular distribución americana, por la interacción de varios eventos como la evolución convergente en la morfología vegetativa (por ejemplo la forma esferoidal del tallo apareció en cuatro grupos filogenéticos en forma independiente) (Barthlott y Hunt, 1993) y en la forma de la flor (por ejemplo la aparición del síndrome de polinización por colibrí en géneros no relacionados) (Barthlott, 1988), la hibridación, la poliploidía y el aislamiento reproductivo (Cota y Wallace, 1996). Los desacuerdos taxonómicos entre los especialistas reflejan los limitados estudios de campo, las exiguas y deficientes colecciones de herbario y los pocos estudios sobre sistemática filogenética. Algunos planteamientos sobre la dificultad al realizar estudios sistemáticos en cactáceas pueden encontrarse en Bravo-Hollis (1978), Hunt (1992) y Sánchez-Mejorada (1982).

La diversidad florística. Con el propósito de entender la importancia de los estudios sistemáticos en México, es necesario hacer énfasis una vez más en la magnitud de la diversidad florística. En nuestro país se encuentra uno de los centros de diversidad más importante de la familia, esencialmente en regiones cálido-secas, semiáridas y áridas (Arias, 1993; Hernández y Godínez, 1994). Las estimaciones del número de especies de Cactaceae en México varía entre los autores. Bravo-Hollis (1978) y Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991a, b) reconocen 854 especies y 226 variedades o formas; Hunt (1992) señala 925 especies divididas en dos grupos, las bien conocidas (accepted species) que suman 563 y las poco conocidas (provisional species) que representan el complemento numérico; Arias (1993) considera que existen aproximadamente 850 especies, basado en los avances de los estudios florísticos para algunas regiones del país; Hernández y Godínez (1994) siguiendo la compilación de Hunt, indican la presencia de 563 especies bien conocidas. La existencia de estas cifras es altamente significativo porque indican que el conocimiento actual de la cacto-flora nacional está bastante avanzado, lo cual ya repercute en las políticas de conservación.

Estudios sobre la cacto-flora mexicana. De la década de 1950 hasta nuestros días se ha desarrollado un considerable número de estudios sobre cactáceas de México. Durante este tiempo se han incrementado las monografías, revisiones taxonómicas de géneros mexicanos y trabajos florísticos. Las publicaciones

Cuadro 1. Revisiones taxonómicas de géneros de Cactaceae distribuidos en México

Géneros	Número de especies registradas	Referencias
<i>Ancistrocactus</i>	2	Benson, 1966
<i>Ariocarpus</i>	6	Anderson, 1960, 1962, 1963, 1964
<i>Aztekium</i>	1	Anderson y Skillman, 1984
<i>Cochemiea</i>	5	Lindsay, 1959
<i>Coryphantha</i>	67	Zimmerman, 1985**
<i>Disocactus</i>	12	Kimnach, 1993
<i>Echinocactus</i>	6	Unger, 1992; Chamberland, 1997 (complejo <i>E. polycephalus</i>)
<i>Echinocereus</i>	47	Moore, 1967 (complejo <i>E. enneacanthus</i>); Taylor, 1985, 1988, 1989, 1993
<i>Echinomastus</i>	5	Glass y Foster, 1975
<i>Epithelantha</i>	1	Glass y Foster, 1978
<i>Escobaria</i>	16	Eggli, 1985; Taylor, 1986
<i>Ferocactus</i>	29	Lindsay, 1996;
	23	Taylor, 1984, 1987;
	28	Unger, 1992
<i>Lophocereus</i>	2	Lindsay, 1963
<i>Lophophora</i>	2	Anderson, 1969; Boke & Anderson, 1970; Bravo-Hollis, 1967
<i>Mammillaria</i>	164	Hunt, 1983, 1984, 1985, 1986, 1987;
	148	Lüthy, 1995*
<i>Melocactus</i>	3	Elizondo, 1986a, 1986b;
	1	Taylor, 1991**
<i>Neobuxbaumia</i>	6	Bravo <i>et al.</i> , 1970, 1971a, 1971b, 1973; Scheinvar <i>et al.</i> , 1976*
<i>Neodawsonia</i>	3	Bravo, 1956; Bravo y MacDougall, 1958
<i>Neolloydia</i>	15	Anderson, 1986; incluye <i>Turbinicarpus</i>
<i>Obregonia</i>	1	Anderson, 1967
<i>Opuntia</i> subgénero	27	Rebman, 1995 (península de Baja California)**
<i>Cylindropuntia</i>		
<i>Opuntia</i>	18	Puente, 1992 (Valle de San Luis Potosí)
<i>Pelecypora</i>	2	Anderson y Boke, 1969
<i>Peniocereus</i>	15	Sánchez-Mejorada, 1973, 1974; se incluye <i>Neoevansia</i>
<i>Pereskia</i>	1	Leuenberger, 1986
<i>Peresklopsis</i>	6	Arias, 1996*
<i>Rhipsalis</i>	1	Barthlott y Taylor, 1995
<i>Strombocactus</i>	1	Anderson y Skillman, 1984
<i>Thelocactus</i>	11	Anderson, 1987;
	7	Glass y Foster, 1977b
<i>Turbinicarpus</i>	6	Glass y Foster, 1977a;
	11	Zachar <i>et al.</i> , 1996

* incluye análisis fenético, ** incluye análisis cladístico

relevantes en estos años se pueden agrupar en los siguientes rubros: a] revisiones monográficas y b] floras estatales, regionales y locales

Para el primer grupo puede considerarse que existen revisiones para 29 géneros y aproximadamente 462 especies de cactáceas mexicanas (cuadro 1), realizados en su mayoría por extranjeros. Por otro lado cabe destacar que de los estudios referidos aquí sólo seis incluyen información sobre la genealogía de los grupos. Casos especiales son: *Mammillaria*, en donde se conocen más 160 especies (Hunt, 1983, 1984, 1985, 1986,

1987; Lüthy 1995), *Opuntia* con más de 104 especies y variedades silvestres en México (Bravo-Hollis, 1978; Puente, 1992) y la tribu Pachycereeae con cerca de 56 especies nativas del territorio nacional (Arias *et al.*, 1997; Gibson y Horak, 1978; Gibson *et al.*, 1986), sin embargo aún se desconoce gran parte de la historia natural de estos grupos, se carece de exámenes concluyentes sobre su filogenia y especiación, además de que su taxonomía sigue siendo cuestionada.

Respecto a los trabajos florísticos, esenciales para estudios de sistemática y conservación, son también

limitados en nuestro país. Tomando como criterio aquellos trabajos que incluyen por los menos dos de los siguientes aspectos: descripciones taxonómicas, claves de identificación o referencias de herbario (*exsicata*), el número de estudios florísticos para cactáceas mexicanas se restringe a 24 (cuadro 2). Un problema relevante en varios trabajos florísticos es la poca información sobre las especies, como descripciones completas, datos fenológicos, discusiones sobre especies afines o variaciones encontradas, así como información sobre los tipos nomenclaturales y las muestras de herbario examinadas. En realidad muy pocos estudios florísticos han proporcionado nueva información, ya que la mayoría son parciales al no incluir los puntos antes señalados. Por otra parte, los estudios con un enfoque florístico-fitogeográfico son muy escasos (Gómez, 1998; Hernández y Bárcenas, 1994; Villaseñor *et al.*, 1990).

Estudios citológicos. Los estudios citológicos realizados en cactáceas, han confirmado su utilidad en la sistemática, por lo que varios especialistas se han dedicado a esto. Entre los reportes sobre números cromosómicos

(diploides y haploides) de taxa mexicanos se encuentran los de Pinkava y McLeod, (1971), Pinkava y Parfitt (1982), Pinkava *et al.* (1973, 1977, 1985), Ross (1981) y Weedon y Powell (1978). La poliploidía se considera un factor importante en la evolución de algunos linajes, como lo señalan los estudios de Cota y Philbrick (1994), Johnson (1980), Pinkava y Parfitt (1982), Pinkava *et al.* (1977) y Pinkava *et al.* (1985). Estos últimos han mencionado la presencia de 154 especies poliploides de 551 estudiadas, siendo los géneros *Opuntia*, *Echinocereus* y *Mammillaria* los de mayor índice de poliploidía. En lo que concierne a los estudios de hibridización a nivel genérico y específico, se encuentran principalmente los de Baker y Pinkava (1987), Hawkes (1982, 1983), McLeod (1975) y Pinkava *et al.* (1985). Se puede mencionar algunos trabajos en donde se aplica la información citológica a la sistemática, como los realizados en los géneros *Echinocereus* (Cota 1991; Cota y Philbrick 1994), *Mammillaria* (Remski, 1954; Johnson, 1980; Lüthy, 1995), *Myrtillocactus* (Cid y Palomino, 1996), *Nyctocereus* (Palomino *et al.*, 1988), *Opuntia* (Baker y Pinkava

Cuadro 2. Estudios florísticos de Cactaceae en México

Entidad (política o geográfica)	Número de especies reportadas	Referencias
Aguascalientes	46	de la Cerda, 1989
Baja California	101	Wiggins, 1980
Coahuila, Mpio. de Ramos Arispe	63	Wehbe, 1985
Coahuila, Cuatro Ciénegas	48	Pinkava, 1981
Guanajuato, Mpio. de San Luis de la Paz	37	Navarro, 1987
Guerrero, Cuenca del Río Balsas	62	Endañu y López, 1997
Hidalgo, Barranca de Metztitlán	59	Sánchez-Mejorada, 1978
Jalisco, Mpios. de Lagos Moreno y Ojuelos	36	Arreola, 1996
México	64	Meyrán y Piña, 1986
Guerrero, Cuenca Baja del Río Balsas	25	Blanco <i>et al.</i> , 1979, 1980
Morelos	31	Martínez, 1985
Nuevo León, Mpio. de Dr. Arroyo	47	Hernández, 1981b
Puebla, Mpio. de Tepexi de Rodríguez	32	Cid y González, 1987
San Luis Potosí, Mpio. de San Luis Potosí	38	Hernández, 1981a
Sinaloa, Bahía de Ohuira	13	Preciado, 1994
Sonora, Norte de Sonora	21	Bravo-Hollis, 1950
Tamaulipas, Suroeste de Tamaulipas	22	Bravo, 1952
Cuenca Baja del Río Balsas (Gro., Mich.)	25	Blanco <i>et al.</i> , 1979, 1980
Desierto Sonorense (B.C., B.C.S., Son.)	70	Wiggins, 1964
Mesoamérica (México a Panamá)	108	Bravo-Hollis y Arias, en revisión
Reserva de Mapimí (Chih., Coah., Dgo.)	31	Cornet, 1985
Sierra de Parras (Coah.)	49	Orta, 1984
Sierra Mixteca (Oax.)	27	Bravo, 1954
Valle de México (D.F., Hgo, Méx.)	59	Scheinvar, 1985
Valle Tehuacán-Cuicatlán (Oax., Pue.)	81	Arias <i>et al.</i> , 1997

va, 1987; Pinkava y Parfitt, 1982) y *Pachycereus* (Gama, 1994). Sin embargo aún sigue siendo limitada la atención sobre estos estudios en sistemática y es de esperarse que en el futuro adquieran más relevancia.

Estudios de anatomía vegetativa. Los estudios anatómicos han mostrado su importancia en la sistemática de las cactáceas, como por ejemplo el realizado por Gibson y Horak (1978) para la tribu Pachycereeae, en donde la presencia o ausencia de cuerpos de sílice en la epidermis de los tallos es un carácter que permite reconocer dos subtribus. Aunque hasta la fecha los estudios anatómicos realizados en géneros mexicanos son escasos y parciales (Lozano-Cornejo y Terrazas, 1996), pueden señalarse 13 géneros en donde se aborda la anatomía con propósitos sistemáticos (cuadro 3), más los estudios amplios, pero fragmentados en la tribu Pachycereeae (Gibson, 1973; Gibson y Horak, 1978) y en la tribu Echinocereae (Mauseth *et al.*, 1998).

Por otro lado existen estudios anatómicos comparativos que permiten conocer las diferenciaciones y las posibles implicaciones filogenéticas. Los estudios básicos sobre epidermis fueron realizados por Eggli (1984) y sobre anatomía foliar y patrones venación por Bailey (1960, 1961a, 1961b; Bailey y Srivastava, 1962). Más recientemente y a partir de su relevancia en sistemática se ha abordado el tema de las tendencias evolutivas de algunos caracteres anatómicos (Mauseth, 1996; Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998; Mauseth *et al.*, 1995).

Estudios palinológicos. Los estudios de Kurtz (1963) y Leuenberger (1976) sobre morfología del polen han contribuido a entender las relaciones filogenética de la familia y a establecer patrones de relación entre los diferentes linajes, como el reafirmar la posición aislada y derivada de la subfamilia Opuntioideae. No obstante, los estudios palinológicos están relegados por la mayoría de los taxónomos, ya que hay cierta tendencia a disminuir su resolución a nivel inferior de tribu. Los estudios de Kurtz (1963), Leuenberger (1976) y Tzukada (1964) refieren que algunas características del polen como el tamaño, escultura y estructura de la exina, el número y posición de las aberturas, pueden definir categorías a nivel de género o especie. Entre los estudios sistemáticos donde se emplea esta información se encuentran los realizados para *Lophophora* (Anderson y Stone, 1971), *Neolloydia* (Anderson, 1986), *Pereskia* (Leuenberger, 1986), *Thelocactus* (Anderson, 1987) y un estudio preliminar comparativo entre *Stenocactus* y *Ferocactus* (González, 1993).

Estudios embriológicos. Los estudios que abordan el desarrollo estructural de los órganos reproductivos con posible valor taxonómico en cactáceas son realmente escasos pero prometedores, de hecho han confirmado su valor en sistemática a niveles de subfamilia y tribus. Engleman (1960) publicó un estudio sobre anatomía de óvulos y semillas de tres géneros, Flores y Engleman (1976) sobre 14 géneros de la familia, Barthlott y Voit (1979) sobre anatomía de semillas y más particularmente Hernández-García y

Cuadro 3. Estudios anatómicos de Cactaceae en México

Género	Carácter	Referencias
<i>Aztekium</i>	tallo (epidermis, hipodermis)	Anderson y Skillman, 1984
<i>Echinocereus</i>	tallo (epidermis)	Moore, 1967
<i>Lophophora</i>	tallo (epidermis)	Boke y Anderson, 1970
<i>Mammillaria</i>	tallo (epidermis, hipodermis)	Lüthy, 1995
<i>Neolloydia</i>	tallo (epidermis, hipodermis)	Anderson, 1986
<i>Obregonia</i>	tallo (epidermis, hipodermis)	Anderson, 1967
<i>Opuntia</i>	tallo (madera)	Gibson, 1978
	tallo (epidermis)	Orozco, 1987
	tallo (epidermis)	Pimienta <i>et al.</i> , 1993
<i>Pelecophora</i>	tallo (meritemo apical, epidermis, tubérculos, sistema vascular)	Anderson y Boke 1969
<i>Pereskia</i>	tallo (epidermis, peridermis, cortex)	Leuenberger, 1986
<i>Peresklopsis</i>	hoja (epidermis, patrón de venación)	Arias, 1996
<i>Strombocactus</i>	tallo (epidermis, hipodermis)	Anderson y Skillman, 1984
<i>Thelocactus</i>	tallo (epidermis)	Anderson, 1987
<i>Wilcoxia</i>	raíz, tallo (epidermis, hipodermis, madera)	Loza-Cornejo, 1996

García-Villanueva (1991) en dos especies de *Mammillaria*.

Estudios sobre morfología de semillas. El valor taxonómico de la morfología de las semillas en cactáceas está ampliamente documentado (Barthlott y Voit, 1979). Actualmente gran parte de los estudios sistemáticos y comparativos emplean, interpretan e ilustran una amplia variedad de microestructuras de la testa, como los realizados para los géneros *Ariocarpus* (Anderson, 1960, 1962, 1964), *Aztekium* (Anderson y Skillman, 1984), *Disocactus* (Kimmach, 1993), *Ferocactus* (Lindsay, 1996; Taylor, 1984; Taylor y Clark, 1983); *Mammillaria* (Lüthy, 1995), *Melocactus* (Taylor, 1991), *Neolloydia* (Anderson, 1986), *Obregonia* (Anderson, 1967), *Opuntia* subgén. *Cylindropuntia*, B.C. (Rehman, 1995), *Pelecyphora* (Anderson y Boke, 1969), *Pereskia* (Leuenberger, 1986), *Stenocereus* (Gibson, 1988a, 1988b, 1989a, 1989b, 1990a, 1990b, 1991), *Strombocactus* (Anderson y Skillman, 1984), *Thelocactus* (Anderson, 1987; Glass y Foster, 1977b).

Estudios bioquímicos. Los estudios fitoquímicos y moleculares también han sido importantes para comprender las relaciones filogenéticas en la familia. De los estudios recientes, Miller (1988) empleó flavonoides florales para determinar las relaciones filogenéticas en *Echinocereus*, concluyendo que los flavonoides tienen en principio poco valor filogenético a nivel de secciones, sin embargo este estudio permitió establecer las relaciones interespecíficas, sobre todo en aquellas especies que tienen caracteres florales similares. Gibson *et al.* (1986) encontraron que la presencia de alcaloides y terpenos son importantes para reconocer las dos subtribus de Pachycereeae. Por otro lado el uso de secuencias de ADN ribosomal y ADN de cloroplastos se utilizaron para proponer las relaciones filogenéticas de Cactaceae con otras familias de las Caryophyllales (Hershkovits y Zimmer, 1997) así como para reconstruir la filogenia en varios niveles taxonómicos, como por ejemplo subfamilia (Wallace, 1995; Wallace y Cota, 1996), entre tribu y género como los realizados parcialmente en *Morangaya* (Wallace y Forquer, 1995) y *Ferocactus* (Cota, 1996; Cota y Wallace, 1997), aunque a este último nivel el problema de la homología en sitios de resurrección es considerable. Otro problema aún no resuelto es el del número de muestras que se emplea para estudios de nivel supragenérico.

El trabajo a futuro, las perspectivas

Ante el avance en las investigaciones en otras disciplinas biológicas, cabe preguntar ¿es posible avanzar en los estudios sistemáticos de cactáceas en México?

Situados en un contexto actual, en donde existe un incremento en la infraestructura (por ejemplo jardines botánicos y herbarios), cierto apoyo económico para realizar exploraciones, un reducido incremento en personal capacitado y pocos líderes que combinen sus investigaciones con la formación de recursos humanos, puedo señalar lo siguiente.

Durante la última década se incrementaron los estudios sistemáticos en la familia Cactaceae a nivel latinoamericano y principalmente en México, como puede comprobarse indirectamente por el número de trabajos presentados en el VII Congreso Latinoamericano de Botánica (cuadro 4). Sin embargo, si se continuara al mismo ritmo en que se trabajó en la última década, se requerirán más de 50 años para obtener una nueva monografía sobre las cactáceas de México con información substancial sobre su filogenia.

En el cuadro 5 se observa que en México existen por lo menos 13 centros de investigación que están generando información en el campo de la sistemática de cactáceas, en una o más áreas de estudio. El conocimiento florístico sigue siendo el de mayor apoyo, mientras que aspectos de botánica estructural y bioquímica están más restringidos. Además es indudable el escaso uso de metodologías fenéticas y cladísticas donde se utilice la información derivada de las diferentes áreas de estudio.

Las colecciones científicas (herbarios y jardines botánicos), imprescindibles y complementarias en los trabajos sistemáticos, requieren de una depuración en las técnicas de preparación y mantenimiento. La calidad del material existente en gran parte de las co-

Cuadro 4. Estudios presentados ante el VII Congreso Latinoamericano de Botánica con información en sistemática de Cactaceae

País	Botánica estructural	Taxonomía y sistemática	Florística	Genética
Brasil	2	-	-	-
Estados Unidos	-	1	-	-
México	3	1	3	1
República Dominicana	1	-	-	-
Venezuela	1	-	-	-
Total	7	2	3	1

Cuadro 5. Algunas instituciones mexicanas donde se realizan estudios ligados a la sistemática con énfasis en cactáceas

Institución	Botánica estructural	Taxonomía y sistemática	Florística	Bioquímica
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste			x	
Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán			x	
Colegio de Posgraduados	x	x		
Instituto de Ecología, AC		x	x	
Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro			x	
Universidad Autónoma de Baja California		x	x	
Universidad Autónoma de Sinaloa			x	
Universidad Autónoma de Tamaulipas			x	
Universidad de Guadalajara		x	x	
Universidad Nacional Autónoma de México*	x	x	x	x

*Incluye: ENEP-Iztacala, Facultad de Ciencias, Instituto de Biología, Instituto de Ecología

lecciones mexicanas es deficiente y con frecuencia poco representativo. Las colecciones de herbario requieren más atención en dos aspectos básicos: las estructuras del ejemplar (tallo, flor, fruto, semillas, polen, muestras en alcohol), los datos de campo (localidad, coordenadas, etc.) y las técnicas de herborización, aspectos que se descuidan y que producen ejemplares de poco valor científico. En el caso de los jardines botánicos realmente son muy pocos los que cuentan con programas eficientes de mantenimiento y que aseguren su permanencia. Ya se ha presentado en otros foros la cantidad de investigaciones que se pueden realizar a partir de las colecciones científicas, entonces ¿por qué no hacerlas más competitivas?

Es evidente que se requiere de nuevas generaciones de taxónomos que puedan aplicar las técnicas modernas y generar mejores decisiones para la sistemática del grupo, pues ya no se pueden reducir sólo a estudios florísticos o a revisiones morfológicas, que son esenciales, también deben enfocarse a la comprensión de patrones de diferenciación, modo de especiación, relaciones filogenéticas infra, inter y supraespecíficos, así como del análisis de la distribución con bases históricas y genealógicas de los diversos grupos de cactáceas, y en donde la anatomía, embriología, citología y datos moleculares son imprescindibles. Los nuevos programas de posgrado en sistemática que se imparten en varias universidades del país tienen este gran reto.

Agradecimientos

Este trabajo se presentó, con ligeras modificaciones, ante el I Congreso Nacional de Cactáceas, realizado del 26 al 29 de noviembre de 1997. Deseo agradecer

a Teresa Terrazas por su paciente revisión, a Helia Bravo por sus comentarios y a Hilda Arreola, Domtilla Martínez y Ulises Guzmán su amable ayuda en la obtención de literatura.

Literatura citada

- Anderson E.F. 1960. A revision of *Ariocarpus* (Cactaceae). I. *American Journal of Botany* **47**:582-589.
- Anderson E.F. 1962. A revision of *Ariocarpus* (Cactaceae). II. *American Journal of Botany* **49**:615-622.
- Anderson E.F. 1963. A revision of *Ariocarpus* (Cactaceae). III. *American Journal of Botany* **50**:724-732.
- Anderson E.F. 1964. A revision of *Ariocarpus* (Cactaceae). IV. *American Journal of Botany* **51**:144-151.
- Anderson E.F. 1967. A study of the proposed genus *Obre-gonia* (Cactaceae). *American Journal of Botany* **54**: 897-903.
- Anderson E.F. 1969. The biogeography, ecology and taxonomy of *Lophophora* (Cactaceae). *Brittonia* **21**:299-310.
- Anderson E.F. 1986. A revision of the genus *Neolloydia* Britton & Rose (Cactaceae). *Bradleya* **4**:1-28.
- Anderson E.F. 1987. A revision of the genus *Thelocactus* Britton & Rose (Cactaceae). *Bradleya* **5**:49-76.
- Anderson E.F. y Boke N.H. 1969. The genus *Pelecypora* (Cactaceae): resolution on a controversy. *American Journal of Botany* **56**:314-326.
- Anderson E.F. y Skillman M. 1984. A comparison of *Aztekium* and *Strombocactus* (Cactaceae). *Systematic Botany* **9**:42-49.
- Anderson E.F. y Stone M.S. 1971. A pollen analysis of *Lophophora*. *Cactus and Succulent Journal* (U.S.) **43**:77-82.
- Arias S. 1993. Cactáceas: conservación y diversidad en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* **44**:109-115.
- Arias S. 1996. Revisión taxonómica del género *Pereskia* Britton & Rose (Cactaceae). Tesis de Maestría. UNAM, México, 101 pp.

- Arias S., Gama L.S. y Guzmán-Cruz L.U. 1997. Cactaceae A.L. Juss. En: Dávila P.D., Villaseñor J.L., Medina R. y Téllez O. Eds. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. UNAM, México, 146 pp.
- Arreola H.J. 1996. Contribución al conocimiento de las cactáceas de los municipios de Lagos de Moreno y Ojuelos de Jalisco, México. Tesis de Licenciatura, ENEP-Iztacala, UNAM, 151 pp.
- Backeberg C. 1966. Das Kakteenlexikon. Gustav Fischer, Jena. 741 pp.
- Bailey I.W. 1960. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae, I. Foliar vasculature of *Pereskia*, *Pereskopsis* and *Quiabentia*. *Journal of the Arnold Arboretum* 41:342-349.
- Bailey I.W. 1961a. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae, II. Structure and distribution of sclerenchyma in the phloem of *Pereskia*, *Pereskopsis* and *Quiabentia*. *Journal of the Arnold Arboretum* 42:144-150.
- Bailey I.W. 1961b. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae, III. Form and distribution of crystals in *Pereskia*, *Pereskopsis* and *Quiabentia*. *Journal of the Arnold Arboretum* 42:334-346.
- Bailey I.W. y Srivastava L.M. 1962. Comparative anatomy of the leaf-bearing Cactaceae, IV. The fusiform initials of the cambium and the form and structure of their derivatives. *Journal of the Arnold Arboretum* 43:187-197.
- Baker M.A. y Pinkava D.J. 1987. A cytological and morphometric analysis of a triploid apomict *Opuntia x kelvinensis* (subgenus *Cylindropuntia*, Cactaceae). *Brittonia* 39: 387-401.
- Barthlott W. 1988. Über die systematischen Gliederungen der Cactaceae. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 63:17-40.
- Barthlott W. y Hunt D.R. 1993. Cactaceae. En: Kubitzki K. Ed. The Families and Genera of Vascular Plants. Springer-Verlag, Berlin, 161-197.
- Barthlott W. y Taylor N.P. 1995. Notes towards a monography of Rhipsalideae (Cactaceae). *Bradleya* 19:77-94.
- Barthlott W. y Voigt G. 1979. Mikromorphologie der Samenschalen und Taxonomie der Cactaceae: Ein raster-elektronenmikroskopischer Überblick. *Plant Systematics and Evolution* 132:205-229.
- Benson L. 1966. Una revisión de *Ancistrocactus*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 11:3-8.
- Berger A. 1905. A systematic revision of the genus *Cereus* Mill. *Annual Report of the Missouri Botanical Garden* 16:57-86.
- Berger A. 1926. Die Entwicklungslinien der Kakteen. Gustav Fischer, Jena. 105 pp.
- Berlin B. 1992. Ethnobiological classification. Princeton University Press, Princeton. 335 pp.
- Blanco C.M., Castillo C. y Toledo M.C. 1979. Estudio preliminar de las cactáceas de la Cuenca Baja del Río Balsas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 24:78-89.
- Blanco C.M., Castillo C. y Toledo M.C. 1980. Estudio preliminar de las cactáceas de la Cuenca Baja del Río Balsas. Segunda parte. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 25:7-20.
- Boke N.H. y Anderson E.F. 1970. Structure, development and taxonomy in the genus *Lophophora*. *American Journal of Botany* 57:569-578.
- Bravo-Hollis H. 1937. Las Cactáceas de México. UNAM, México. 755 pp.
- Bravo-Hollis H. 1950. Iconografía de las cactáceas mexicanas (primera serie). Cactáceas del Norte de Sonora. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional de México* 21:440-482.
- Bravo-Hollis H. 1952. Iconografía de las cactáceas mexicanas (segunda serie). Cactáceas del Suroeste de Tamaulipas. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional de México* 23:501-557.
- Bravo-Hollis H. 1954. Iconografía de las cactáceas mexicanas (tercera serie). Cactáceas de las Mixtecas Altas. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional de México* 25:473-552.
- Bravo-Hollis H. 1956. El género *Neodawsonia*. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional de México* 27:7-17.
- Bravo-Hollis H. 1967. Una revisión del género *Lophophora*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 12:9-17.
- Bravo-Hollis H. 1978. Las Cactáceas de México. 2a. ed. Vol. 1, UNAM, México. 743 pp.
- Bravo-Hollis H. y Arias S. (en revisión). Cactaceae. En: G. Davidse, M. Sousa y Knapp S. Eds. Flora Mesoamericana. Vol. 2, UNAM, México.
- Bravo-Hollis H. y MacDougall T. 1958. Revisión del género *Neodawsonia*. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional de México* 29:73-87.
- Bravo-Hollis H., Scheinvar L. y Sánchez-Mejorada H. 1970. Estudio comparativo del género *Neobuxbaumia* Backeberg. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 15:75-82.
- Bravo-Hollis H., Scheinvar L. y Sánchez-Mejorada H. 1971a. Estudio comparativo del género *Neobuxbaumia* Backeberg II. *Neobuxbaumia macrocephala* (Web.) Daws. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 16:3-14.
- Bravo-Hollis H., Scheinvar L. y Sánchez-Mejorada H. 1971b. Estudio comparativo del género *Neobuxbaumia* Backbg. III. *Neobuxbaumia scoparia* (Poselg.) Backbg. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 17:75-83.
- Bravo-Hollis H., Scheinvar L. y Sánchez-Mejorada H. 1973. Estudio comparativo del género *Neobuxbaumia* Backbg. IV. *Neobuxbaumia multiareolata* (Daws.) Bravo, Scheinvar & Sánchez-Mejorada. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 18:59-67.
- Bravo-Hollis H. y Sánchez-Mejorada H. 1991a. Las Cactáceas de México. Vol. 2, UNAM, México. 404 pp.
- Bravo-Hollis H. y Sánchez-Mejorada H. 1991b. Las Cactáceas de México. Vol. 3, UNAM, México. 643 pp.
- Britton N.L. y Rose J.N. 1919-1923. The Cactaceae. Vols. 1-4, The Carnegie Institution of Washington, Washington D.C. 318 pp.
- Buxbaum F. 1958. The phylogenetic division of the Subfamily Cereoideae, Cactaceae. *Madroño* 14:177-206.

- Chamberland M. 1997. Systematics of the *Echinocactus polycephalus* complex (Cactaceae). *Systematic Botany* **22**:303-313.
- Cid J.R. y González V.M.G. 1987. Flora cactológica del Municipio de Tepexi de Rodríguez, Pue. Tesis de Licenciatura, UNAM, México, 99 pp.
- Cid J.R. y Palomino G. 1996. Cytotypes and meiotic behavior in Mexican populations of *Myrtillocactus geometrizans* var. *geometrizans* (Cactaceae). *Cytologia* **61**:343-348.
- Cornet A. 1985. Las cactáceas de la Reserva de la Biósfera de Mapimí. Instituto de Ecología, México, 53 pp.
- Cota J.H. 1991. Karyotype evolution in the genus *Echinocereus* (Cactaceae). Master's Thesis. The Claremont Graduate School, Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont, 89 pp.
- Cota J.H. y Philbrick C.T. 1994. Chromosome number and polyploidy in the genus *Echinocereus* (Cactaceae). *American Journal of Botany* **81**:1054-1062.
- Cota J.H. y Wallace R.S. 1996. La citología y la sistemática molecular en la familia Cactaceae. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **41**:27-46.
- Cota J.H. y Wallace R.S. 1997. Chloroplast DNA evidence for divergence in *Ferocactus* and its relationships to North American Columnar Cacti (Cactaceae: Cactoideae). *Systematic Botany* **22**:529-542.
- Cruz M. de la. 1964. Libellus de Medicinalibus Indorum Herbis. Manuscrito azteca de 1552. Instituto Mexicano del Seguro Social, México, 394 pp.
- De Candolle A.P. 1828. Revue de la famille des Cactées. *Mémoires du Muséum D'Histoire Naturelle* (Paris) **17**:1-119.
- de la Cerda M. 1989. Cactáceas de Aguascalientes. Universidad Autónoma de Aguascalientes, Aguascalientes, 98 pp.
- Eggli U. 1984. Stomatal types of Cactaceae. *Plant Systematics and Evolution* **146**:197-214.
- Eggli U. 1985. Die gattung *Escobaria*. Verlag Urs Eggli, Erlebach, 124 pp.
- Elizondo E.J.L. 1986a. El género *Melocactus* Link et Otto en México y Centroamérica I. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **31**:27-32.
- Elizondo E.J.L. 1986b. El género *Melocactus* Link et Otto en México y Centroamérica II. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **31**:51-57.
- Endañu H.E. y López C.J.E. 1997. Flora cactológica de la Cuenca del Río Balsas en el estado de Guerrero. Tesis de Licenciatura, ENEP-Iztacala, UNAM, 179 pp.
- Endler J. y Buxbaum F. 1974. Die Pflanzenfamilie der Kakteen. A. Philler, Minden, 57 pp.
- Engelman E.M. 1960. Ovule and seed morphology of certain cacti. *American Journal of Botany* **47**:460-467.
- Flores E.M. y Engelman E.M. 1976. Apuntes sobre anatomía y morfología de las semillas de cactáceas I. Desarrollo y estructura. *Revista de Biología Tropical* **24**:199-227.
- Förster C.F. 1846. Handbuch der Kakteenkunde. Woller, Leipzig, 1029 pp.
- Gama L.S. 1994. Análisis morfológico y cariológico de *Pachycereus weberi* (J. Coulter) Backeb. y *Pachycereus* aff. *weberi* (J. Coulter) Backeb. (Cactaceae). Tesis de Licenciatura, UNAM, México, 147 pp.
- Gibson A.C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica* **5**:29-65.
- Gibson A.C. 1978. Woody anatomy of platyopuntias. *Aliso* **9**:279-307.
- Gibson A.C. 1988a. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 1. Composition and definition of the subtribe. *Cactus and Succulent Journal* (U.S.) **60**:11-16.
- Gibson A.C. 1988b. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 5. Cina and its relatives. *Cactus and Succulent Journal* (U.S.) **60**:283-288.
- Gibson A.C. 1989a. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 6. *Stenocereus stellatus* and *Stenocereus treleasei*. *Cactus and Succulent Journal* (U.S.) **61**:26-32.
- Gibson A.C. 1989b. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 7. The machaerocerei of *Stenocereus*. *Cactus and Succulent Journal* (U.S.) **61**:104-112.
- Gibson A.C. 1990a. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 8. Organ pipe cactus and its closest relatives. *Cactus and Succulent Journal* (U.S.) **62**:13-24.
- Gibson A.C. 1990b. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 9. *Stenocereus queretaroensis* and its closest relatives. *Cactus and Succulent Journal* (U.S.) **62**:170-176.
- Gibson A.C. 1991. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 10. The species group of *Stenocereus griseus*. *Cactus and Succulent Journal* (U.S.) **63**:92-99.
- Gibson A.C. y Horak K.E. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **65**:999-1057.
- Gibson A.C., Spencer K.C., Bajaj R. y McLaughlin J.L. 1986. The ever-changing landscape of cactus systematics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **73**:532-555.
- Glass C. y Foster R. 1975. The genus *Echinomastus* in the Chihuahuan Desert. *Cactus and Succulent Journal* (U.S.) **47**:218-223.
- Glass C. y Foster R. 1977a. A revision of the genus *Turbincarpus*. *Cactus and Succulent Journal* (U.S.) **49**:161-176.
- Glass C. y Foster R. 1977b. The genus *Thelocactus* in the Chihuahuan Desert. *Cactus and Succulent Journal* (U.S.) **49**:213-220.
- Glass C. y Foster R. 1978. A revision of the genus *Epithelantha*. *Cactus and Succulent Journal* (U.S.) **50**:184-187.
- Gómez HC. 1998. Diversidad, distribución y abundancia de cactáceas en la región de Mier y Noriega, México. Tesis de Licenciatura, UNAM, México. 75 pp.
- González MG. 1993. Estudio comparativo de los granos de polen de los géneros *Stenocactus* y *Ferocactus* (Cactaceae). Tesis, especialidad en Microscopía electrónica, UNAM, México, 46 pp.
- Hawkes M.W. 1982. Hybridization in the Cactaceae. *Cactus and Succulent Journal* (U.S.) **54**:233-225.
- Hawkes M.W. 1983. Hybridization in the Cactaceae. Con-

- clusion. *Cactus and Succulent Journal* (U.S.) **55**:31-36.
- Haworth A.H. 1812. *Synopsis Plantarum Succulentarum*. Typis Richardi Taylor et Soch, London, 199 pp.
- Hernández H.M. y Bárcenas R.T. 1994. Endangered cacti in the Chihuahuan Desert: I. Distribution patterns. *Conservation Biology* **9**:1176-1188.
- Hernández H.M. y Godínez A.H. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana* **26**:33-52.
- Hernández V.R.E.M. 1981a. Las cactáceas del Municipio de San Luis Potosí. Instituto de Investigaciones de Zonas Desérticas. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, 91 pp.
- Hernández V.R.E.M. 1981b. Cactáceas de Doctor Arroyo, Nuevo León, México, su utilización y notas ecológicas. Tesis, Licenciatura, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, 100 pp.
- Hernández-García G. y García-Villanueva E. 1991. Anatomía comparada de óvulos y semillas de dos especies del género *Mammillaria* (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **51**:25-38.
- Hershkovits M.A. y Zimmer E.A. 1997. On the evolution and origins of the cacti. *Taxon* **46**:217-232.
- Hunt, D.R. 1967. Cactaceae. En: Hutchinson J. Ed. *The genera of flowering plants*. Vol. 2, Oxford University Press, Oxford, 427-467.
- Hunt D.R. 1983. A new review of *Mammillaria* names A-C. *Bradleya* **1**:105-128.
- Hunt D.R. 1984. A new review of *Mammillaria* names D-K. *Bradleya* **2**:65-96.
- Hunt D.R. 1985. A new review of *Mammillaria* names L-M. *Bradleya* **3**:53-66.
- Hunt D.R. 1986. A new review of *Mammillaria* names N-R. *Bradleya* **4**:39-64.
- Hunt D.R. 1987. A new review of *Mammillaria* names S-Z. *Bradleya* **5**:17-48.
- Hunt D.R. 1992 (comp.). CITES Cactaceae checklist. Royal Botanic Gardens, Kew, 190 pp.
- Hunt D.R. y Taylor N.P. 1990. The genera of Cactaceae: progress towards consensus. *Bradleya* **8**:85-107.
- Johnson M.A.T. 1980. Further cytological investigation in *Mammillaria prolifera* and other *Mammillaria* species. *Cactus and Succulent Journal of Great Britain* **40**:9-12.
- Kimmach M. 1993. The genus *Disocactus*. *Haseltonia* **1**:95-139.
- Kurtz E.B. 1963. Pollen morphology of the Cactaceae. *Grana* **4**:367-372.
- Leuenberger B.E. 1976. Die pollenmorphologie der Cactaceae und ihre Bedeutung für die Systematik. *Dissertationes Botanicae* **31**:1-321.
- Leuenberger B.E. 1986. *Pereskia* (Cactaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* **41**:1-141.
- Lindsay G. 1959. El género *Cochemiea*. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **4**:75-81.
- Lindsay G. 1963. The genus *Lophocereus*. *Cactus and Succulent Journal* (U.S.) **35**:176-192.
- Lindsay G. 1996. The taxonomy and ecology of the genus *Ferocactus*. Tireless Termites Press, 440 pp.
- Linneo C. 1753. *Species Plantarum*. Vol. 1. Facsimile of the first edition, London, 470 pp.
- Loza-Cornejo S. 1996. Anatomía sistemática del género *Wilcoxia* Britton y Rose (Cactaceae). Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados, Montecillo, 75 pp.
- Loza-Cornejo S. y Terrazas T. 1996. Anatomía del tallo y de la raíz de dos especies de *Wilcoxia* Britton & Rose (Cactaceae) del noreste de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **59**:13-23.
- Lüthy J. 1995. Taxonomische Untersuchung der Gattung *Mammillaria* Haw. (Cactaceae). Arbeitskreises für Mammillarienfreunde, Osnabrück, 149 pp.
- Martínez A.D. 1985. Las cactáceas del estado de Morelos. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, 176 pp.
- Martius K.F.P. 1832. Beschreibung einiger neuen nopaleen. *Nova acta physico medica academiae caesareae leopoldinae carolinae naturae curiosorum* **16**:321-362.
- Mauseth J.D. 1996. Comparative anatomy of tribes Cereaceae and Browningieae (Cactaceae). *Bradleya* **14**:66-81.
- Mauseth J.D. y Plemons-Rodriguez B.J. 1998. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: a study of nine evolutionary lines in Cactaceae. *American Journal of Botany* **85**:209-218.
- Mauseth J.D., Terrazas T. y Lozano-Cornejo S. 1998. Anatomy of relictual members of subfamily Cactoideae, IOS Group 1a (Cactaceae). *Bradleya* **16**:31-43.
- Mauseth J.D., Uozumi Y., Plemons-Rodriguez B.J. y Landrum J.V. 1995. Structural and systematic study of an unusual tracheid type in cacti. *Journal of Plant Research* **108**:517-526.
- McLeod M.G. 1975. A new hybrid flesh-fruited prickly-pear in California. *Madroño* **23**:96-98.
- Meyrán J. y Piña L.I. 1986. *Cactáceas y otras suculentas del Estado de México*. Gobierno del Estado de México, Toluca, 135 pp.
- Miller J.M. 1988. Floral pigments and phylogeny in *Echinocereus* (Cactaceae). *Systematic Botany* **13**:173-186.
- Miller P. 1754. *The Gardener's Dictionary*. 4th ed. Vol. 1, London, 833 pp.
- Moore W.O. 1967. The *Echinocereus eneacanthus-dubius-stramineus* complex (Cactaceae). *Brittonia* **19**:77-94.
- Navarro G.A. 1987. Las cactáceas del municipio de San Luis de la Paz, Gto. Tesis de Licenciatura, UNAM, México, 67 pp.
- Orozco C. 1987. Estudio anatómico de la epidermis de 7 especies de *Opuntia* de 20 localidades del Valle de México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **32**:87-92.
- Orta D.M.A. 1984. Las cactáceas de la Sierra de Parras, Coah. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Noroeste, Saltillo, 108 pp.

- Palomino G., Zuleta S. y Scheinvar L. 1988. Estudio citogenético de dos especies y una variedad del género *Nyctocereus* (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **48**:75-80.
- Pfeiffer L. 1837. Enumeratio diagnostica cactacearum hucusque cognitarum. Oehmigke, Berlin, 192 pp.
- Pimienta B.E., Loera-Quezada M. y López-Amezcu L. 1993. Estudio anatómico comparativo en colectas del subgénero *Opuntia*. *Agrociencia serie Fitociencia* **4**:7-21.
- Pinkava D.J. 1981. Vegetation and flora of the Bolson of Cuatro Ciénegas Region, Coahuila, Mexico: III. Cactaceae to Compositae. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **41**:127-151.
- Pinkava D.J., Baker M.A., Parfitt B.D. y Mohlenbrock M.W. 1985. Chromosome numbers in some cacti of Western North America V. *Systematic Botany* **10**:471-483.
- Pinkava D.J. y McLeod M.G. 1971. Chromosome numbers in some cacti of Western North America. *Brittonia* **23**: 171-176.
- Pinkava D.J., McGill L.A. y Reeves T. 1977. Chromosome numbers in some cacti of Western North America III. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **104**:105-110.
- Pinkava D.J., McLeod M.G., McGill L.A. y Brown R.C. 1973. Chromosome numbers in some cacti of western North America II. *Brittonia* **25**:171-176.
- Pinkava D.J. y Parfitt B.D. 1982. Chromosome numbers in some cacti of western North America. IV. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **109**:121-128.
- Preciado M.E. 1994. Determinación y descripción de las cactáceas de las islas de la Bahía de Ohuira, Topolobampo, Norte de Sinaloa. Tesis de Licenciatura, Instituto Tecnológico de Los Mochis, Los Mochis, 105 pp.
- Puente M.R. 1992. El género *Opuntia* (Cactaceae) en el Valle de San Luis Potosí, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, 145 pp.
- Rebman J. 1995. Biosystematic study of *Opuntia*, subgenus *Cylindropuntia* (Cactaceae), the chollas of Lower California, Mexico. Ph.D. dissertation, Arizona State University, Tempe.
- Remski M.F. 1954. Cytological investigation in *Mammillaria* and some associated genera. *Botanical Gazette (Crawfordsville)* **116**:163-171.
- Ross R. 1981. Chromosome counts, cytology and reproduction in the Cactaceae. *American Journal of Botany* **68**:463-470.
- Salm-Dyck J. 1850. Cactae in Horto Dyckensi cultae anno 1849. Apud Henry & Cohen, Bonn, 266 pp.
- Sánchez-Mejorada H. 1973. El género *Neoevansia* Marshall, historia y revisión. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **18**:13-27.
- Sánchez-Mejorada H. 1974. El género *Peniocereus*, enmienda y división. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **19**:36-41.
- Sánchez-Mejorada H. 1978. Manual de campo de las cactáceas y suculentas de la Barranca de Metztitlán. Sociedad Mexicana de Cactología, México, 132 pp.
- Sánchez-Mejorada H. 1979. The influence of the Mexican-American war on the discovery of cacti. *Cactus and Succulent Journal* (U.S.) **51**:31-34.
- Sánchez-Mejorada H. 1982. Consideraciones generales sobre la clasificación de las cactáceas. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **27**:3-9.
- Scheinvar L. 1985. Cactáceas. En: Rzedowski J. y Rzedowski G. Comps. Flora Fanerogámica del Valle de México. Vol. 2, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas-Instituto de Ecología, México, 93-135.
- Scheinvar L., Toledo J.A. y Sánchez-Mejorada H. 1976. Algunas técnicas de taxonomía numérica aplicadas al género *Neobuxbaumia* Backbg. emend. Daws. & Buxb. *Hoehnea* **6**:55-94.
- Schumann K. 1897-1899. Gesamtbeschreibung der Kakteen. Neudamm, Neumann, 832 pp.
- Taylor N.P. 1984. A revision of *Ferocactus* Britton & Rose. *Bradleya* **2**:19-38.
- Taylor N.P. 1985. The genus *Echinocereus*. Royal Botanic Gardens, Kew, 160 pp.
- Taylor N.P. 1986. The identification of Escobarias (Cactaceae). *British Cactus & Succulent Journal* **4**:36-44.
- Taylor N.P. 1987. Additional notes on some *Ferocactus* species. *Bradleya* **5**:95-96.
- Taylor N.P. 1988. Supplementary notes of Mexican *Echinocereus* (1). *Bradleya* **6**:65-84.
- Taylor N.P. 1989. Supplementary notes of Mexican *Echinocereus* (2). *Bradleya* **7**:73-77.
- Taylor N.P. 1991. The genus *Melocactus* (Cactaceae) in Central and South America. *Bradleya* **9**:1-80.
- Taylor N.P. 1993. Ulteriori studi su *Echinocereus*. *Piante Grasse* **13**:79-96.
- Taylor N.P. y Clark J.Y. 1983. Seed-morphology and classification in *Ferocactus* subg. *Ferocactus*. *Bradleya* **1**:3-16.
- Tzukada M. 1964. Pollen morphology and identification II. Cactaceae. *Pollen et Spores* **6**:45-84.
- Unger G. 1992. Die grossen Kugelkakteen Nordamerikas. Art-Buchbinderei, Graz, 288 pp.
- Villaseñor J.L., Dávila P. y Chiang F. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **50**:135-149.
- Wallace R.S. 1995. Molecular systematic study of the Cactaceae using chloroplast DNA variation to elucidate cactus phylogeny. *Bradleya* **13**:1-12.
- Wallace R.S. y Cota J.H. 1996. An intron loss in the chloroplast gene *rpoC1* supports a monophyletic origin for the subfamily Cactoideae of the Cactaceae. *Current genetics* **29**:275-281.
- Wallace R.S., Forquer D.E. 1995. Molecular evidence for the systematic placement of *Echinocereus pensilis* (K. Brandege) J. Purpus (Cactaceae). *Haseltonia* **3**:71-76.
- Weedin J.F. y Powell A.M. 1978. Chromosome numbers in

- Chihuahuan Desert Cactaceae. Trans-Pecos Texas. *American Journal of Botany* **65**:531-537.
- Wehbe J.A. 1985. Estudio florístico de las cactáceas del Municipio de Ramos Arizpe, Coahuila, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Noreste, Saltillo, 100 pp.
- Wiggins I.L. 1964. Flora of the Sonoran Desert. En: Shreve F. y Wiggins I.L. Eds. Vegetation and Flora of the Sonoran Desert. Vol. 2. Stanford University Press, Stanford, 1740 pp.
- Wiggins I.L. 1980. Flora of Baja California. Stanford University Press, Stanford, 1025 pp.
- Wolf S.J. 1988. George Engelmann type specimens in the Herbarium of the Missouri Botanical Garden. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **75**:1608-1636.
- Zachar M., Staník R., Lux A. y Dráb I. 1996. Rod *Turbincarpus*. Vydavatelstvo Roman Stánik, Bratislava, 99 pp.
- Zimmerman A.D. 1985. Systematics of the genus *Coryphantha* (Cactaceae). Ph.D. dissertation, The University of Texas at Austin, 447 pp.