

Mammillaria ariasii (Cacteae, Cactaceae), una nueva especie del Bajío y regiones advacentes, México

Mammillaria ariasii (Cacteae, Cactaceae), a new species from the Bajío and adjacent regions, Mexico

David Aquino (10), Ulises Guzmán (20), Pedro González-Zamora (10), Daniel Sánchez (45) (10)

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: Mammillaria es uno de los géneros más representativos de Cactaceae. En la región del Bajío, México, se distribuyen aproximadamente 70 especies y nueve subespecies, de las cuales siete especies y una subespecie corresponden a M. ser. Leucocephalae. En exploraciones recientes se encontraron individuos cuya morfología no concuerda con las especies descritas en los tratamientos taxonómicos actualizados. El objetivo de este trabajo es caracterizar y describir una nueva especie, con base en evidencia morfológica y medioambiental.

Métodos: Se realizó trabajo de campo en junio de 2022. Se analizaron mediante el Análisis Canónico Discriminante (ACD) siete caracteres morfológicos. Además, se calcularon los residuos de Pearson para dos variables medioambientales y la significancia se estimó con una prueba de bondad de ajuste chi-cuadrada. El área de ocupación y la extensión de ocurrencia se calcularon para asignar la categoría de conservación según los criterios y categorías de la Lista Roja de la IUCN.

Resultados clave: Se describe e ilustra a Mammillaria ariasii, similar a Mammillaria hahniana, de la cual difiere por el número de espinas radiales, la longitud de la espina central inferior y el color de los tépalos internos del perianto. La presencia de cristales extracelulares confirma su inclusión en M. ser. Leucocephalae. Mammillaria ariasii se caracteriza por habitar en suelos kastanozems háplico y relieves volcánicos en un área de ocupación aproximada de 28 km² y de extensión de ocurrencia de 345 km². Se proporciona una clave de identificación en donde se compara con otros miembros de Mammillaria ser. Leucocephalae.

Conclusiones: Mammillaria ariasii es una nueva especie endémica del Bajío. De acuerdo con nuestros resultados debe ser considerada como especie en peligro (EN). Si bien es localmente abundante, debe tenerse en cuenta la erosión y la ganadería como factores potenciales de riesgo.

Palabras clave: análisis morfométrico, caracterización de nicho, Guanajuato, Mammillaria ser. Leucocephalae.

Abstract:

Background and Aims: Mammillaria is one of the most representative genera of Cactaceae. In the Bajío region, Mexico, approximately 70 species and nine subspecies are distributed, of which seven species and one subspecies correspond to M. ser. Leucocephalae. During recent explorations, individuals were found whose morphology does not match with the species described in the updated taxonomic treatments. The objective of this work is to characterize and describe a new species, based on morphological and environmental evidence.

Methods: Field work was carried out in June 2022. Seven morphological characters were analyzed using Canonical Discriminant Analysis (ACD, by its Spanish acronym). Additionally, Pearson residuals were calculated for two environmental variables and significance was estimated with a chi-squared goodness of fit test. The area of occupancy and extent of occurrence were calculated to assign the conservation category according to the IUCN Red List criteria and categories.

Key results: Mammillaria ariasii is described and illustrated, similar to M. hahniana, from which it differs by the number of radial spines, the length of the lower central spine and the color of the internal tepals of the perianth. The presence of extracellular crystals confirms its inclusion in M. ser. Leucocephalae. Mammillaria ariasii is characterized by living in haplic kastanozem soils and volcanic reliefs in an approximate area of occupancy of 28 km² and an extent of occurrence of 345 km². An identification key is provided in which it is compared to other members of *Mammillaria* ser.

Conclusions: Mammillaria ariasii is a new species endemic to the Bajío. According to our results, it should be considered an Endangered species (EN). Although it is locally abundant, erosion and livestock farming must be taken into account as potential risk factors.

Key words: Guanajuato, Mammillaria ser. Leucocephalae, morphometric analysis, niche characterization.

¹Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Jardín Botánico, Ciudad Universitaria, 04510 Coyoacán, Cd. Mx., México.

²Sociedad Mexicana de Cactología, A.C., San José Insurgentes, Apdo. postal 19-490 Cd. Mx., México. ³Grupo de Estudio de Cactáceas y Vida Silvestre del Occidente, A.C., 28454 Comala, Colima, México.

⁴CONAHCYT-Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Departamento de Botánica y Zoología, Laboratorio Nacional de Identificación y Caracterización Vegetal, 45200 Zapopan, Jalisco, México.

⁵Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Departamento de Botánica y Zoología, Herbario Luz María Villarreal de Puga, 45200 Zapopan, Jalisco, México.

⁶Autor para la correspondencia: dsanchezc@conahcyt.mx

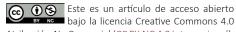
Recibido: 22 de noviembre de 2023.

Revisado: 8 de enero de 2024.

Aceptado por Marie-Stéphanie Samain: 22 de marzo de 2024.

Publicado Primero en línea: 3 de abril de 2024. Publicado: Acta Botanica Mexicana 131(2024).

Citar como: Aquino, D., U. Guzmán, P. González-Zamora y D. Sánchez. 2024. Mammillaria ariasii (Cacteae, Cactaceae), una nueva especie del Bajío y regiones adyacentes, México. Acta Botanica Mexicana 131(2024): e2286. DOI: https://doi.org/10.21829/ abm131.2024.2286



Atribución-No Comercial (CC BY-NC 4.0 Internacional). e-ISSN: 2448-7589



Introducción

La familia Cactaceae comprende un conjunto de arbustos y árboles, los cuales poseen una estructura morfológica derivada y compartida: la aréola (Anderson, 2001; Vázquez-Sánchez et al., 2012). Por otro lado, Nyffeler (2002), utilizando secuencias del cloroplasto (región trnK/matK e IGS trnL-trnF), ha corroborado su monofilia y además ha confirmado su presencia en el orden Caryophyllales (Cuénoud et al., 2002). El número de especies reconocidas por autores como Nyffeler y Eggli (2010) es de ca. 1850, un número muy próximo al mencionado por Korotkova et al. (2021) quienes reportan aproximadamente 1851 especies.

Uno de los géneros más representativos de Cactaceae es Mammillaria Haw., que agrupa plantas que se caracterizan por tener látex que puede ser acuoso, semilechoso a lechoso, tallos provistos de tubérculos con los meristemos espinífero y florífero separados, flores diurnas que emergen en torno al ápice y frutos por lo general carnosos (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Lüthy, 1995; Arias y Aquino, 2019). En Mammillaria se han reconocido aproximadamente 143 especies (Korotkova et al., 2021). Recientemente, las exploraciones botánicas han permitido descubrir nuevas especies (García-Morales et al., 2020; González-Zamora et al., 2023). Por otro lado, estudios sistemáticos enfocados en la delimitación de especies han permitido esclarecer límites entre taxones anteriormente reconocidos como una sola entidad; por lo tanto, el número de especies continúa incrementándose (González-Zamora et al., 2022; Cervantes et al., 2023; Ortiz-Brunel et al., 2023).

La clasificación infragenérica de *Mammillaria* comprende cinco subgéneros, tres secciones y 16 series (Hunt et al., 2006). *Mammilaria* ser. *Leucocephalae* (Lem.) Schum. incluye plantas con tallos simples a ramificados por brotes laterales o por división del ápice, presencia de cristales extracelulares, axilas de los tubérculos provistas de cerdas y tricomas, así como espinas diferenciadas en radiales y centrales, que generalmente son blancas con el ápice oscurecido. Solo una especie (*M. muehlenpfordtii* C.F. Först.) presenta espinas amarillas (Lüthy, 1995; Hunt et al., 2006). Estudios filogenéticos basados en el análisis

de secuencias de cpDNA (intrón rpl16 e IGS psbA-trnH) sugieren que Mammillaria ser. Leucocephalae no es un grupo monofilético (Butterworth y Wallace, 2004). Posteriormente, Cervantes et al. (2021), utilizando también secuencias de cpDNA (intrón rpl16 e IGS psbA-trnH), recuperaron a los miembros de Mammillaria ser. Leucocephalae como un grupo monofilético. Cabe mencionar que esta disparidad en cuanto a resultados se debe a diferencias en el muestreo, la codificación de indels en el segundo trabajo y a los métodos de reconstrucción filogenética empleados. Sin embargo, en ambas hipótesis no es posible reconocer a su grupo hermano debido a la falta de resolución de los árboles filogenéticos. Debido a esto, no hay un consenso en cuanto al número de especies reconocidas. Lüthy (1995) incluyó a 10 especies; por su parte, Hunt et al. (2006) aceptaron 10 especies y cinco subespecies, en tanto que Korotkova et al. (2021) enlistaron ocho especies y seis subespecies. En el Bajío y regiones adyacentes se han registrado aproximadamente 70 especies y nueve subespecies de Mammillaria, de las cuales 14 son endémicas de la región; de estas, siete especies y una subespecie pertenecen a M. ser. Leucocephalae (Arias y Aguino, 2019).

Durante la revisión de ejemplares de herbario de la familia Cactaceae para el proyecto "Flora del Bajío y de regiones advacentes", se encontraron ejemplares cuya presencia de cerdas entre las axilas de los tubérculos y el número de espinas radiales eran semejantes a Mammillaria hahniana Werderm. (Mammillaria ser. Leucocephalae). Uno de los ejemplares tenía adjuntadas un par de flores de las que, debido al estado de preservación, no fue posible determinar el color de los tépalos. Exploraciones posteriores en el límite este del Bajío en el municipio San Luis de la Paz, Guanajuato, así como observaciones sobre ejemplares colectados y mantenidos en cultivo en el Jardín Botánico de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), permitieron corroborar que el color de los tépalos no coincidía con las descripciones para Mammillaria hahniana (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Reppenhagen, 1992; Arias y Aquino, 2019). Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo es caracterizar y describir una nueva especie para el Bajío.



Material y Métodos

Muestreo de taxones

El trabajo de campo se realizó en dos localidades del municipio San Luis de la Paz, Guanajuato, en México, en junio 2022. Adicionalmente, dada su cercanía morfológica y distribución simpátrica, fueron incluidos tres taxones de *Mammillaria* ser. *Leucocephalae* como grupo comparativo: *M. hahniana*, *M. morganiana* Tiegel y *M. parkinsonii* C. Ehrenb. Este conjunto de taxones se caracteriza por tener tubérculos hasta con cuatro espinas centrales, axilas con cerdas y flores con tépalos de color crema a rosado pálido, excepto *Mammillaria hahniana* cuyos tépalos son color magenta.

Se consultaron las colecciones de los herbarios FCME, IEB, MEXU, QMEX y TEX (Thiers, 2023+). A partir de ello se obtuvieron tres localidades para cada taxón; estas se ubican en los estados de Querétaro y Guanajuato (Apéndice). En campo se tomaron fotografías de diez ejemplares junto con una escala milimétrica en diferentes planos del tallo de la planta, se recolectaron flores, frutos y semillas. Los ejemplares de respaldo se depositaron en IBUG y MEXU (Thiers, 2023+).

Análisis estadístico

La selección de caracteres se hizo con base en la revisión de literatura especializada (Ehrenberg, 1840; Werdermann, 1929; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Reppenhagen, 1992; Pilbeam, 1999; Arias y Aquino, 2019). Inicialmente se evaluaron ocho caracteres cuantitativos (Cuadro 1) a partir de los cuales se calculó la media y desviación estándar.

En campo se tomaron fotografías de diez ejemplares; por cada ejemplar fotografiado se midieron o contaron diez estructuras y los valores obtenidos se organizaron en una base de datos. Para evitar redundancia entre los caracteres, se calculó el coeficiente de correlación de Pearson utilizando el paquete dplyr (Wickham et al., 2020). Se consideró que hay correlación entre caracteres cuando el valor absoluto del coeficiente sea igual o mayor a 0.7 (Dormann et al., 2013). Se realizó un análisis discriminante canónico (ACD) con el paquete CANDISC (Friendly y Fox, 2021). Los análisis estadísticos se realizaron en RStudio v. 1.1.447 (RStudio

Cuadro 1: Caracteres usados en el análisis morfológico y acrónimos correspondientes. El carácter IND fue calculado a partir de la división entre ALT y DIAM; el asterisco indica que los caracteres fueron descartados del análisis canónico discriminante.

Carácter	Acrónimo
Altura del tallo (cm)	ALT*
Diámetro del tallo (cm)	DIAM*
División entre ALT/DIAM	IND
Largo de la espina central inferior (cm)	LIEC
Número de espinas centrales	NEC
Número de espinas radiales	NER
Largo de las espinas radiales (cm)	LIR
Largo de la aréola (cm)	ALEN
Ancho de la aréola (cm)	AWID
	<u>"</u>

Team, 2015), ejecutado en R v. 3.5.0 (R Development Core Team, 2008).

Caracterización ecológica

A partir de las localidades obtenidas de los ejemplares de herbario se construyó una base de datos de georreferenciación. Aquellas localidades duplicadas e imprecisas fueron eliminadas de la base de datos, así como las que se encuentran a menos de 5 km entre sí con el fin de evitar una sobrerrepresentación y sobrestimación de resultados (Aquino et al., 2021; Cervantes et al., 2023). Para calcular la distancia entre localidades se utilizó Geographic Distance Matrix Generator v. 1.2.3 (Ersts, 2018). La base final incluyó siete registros de *Mammillaria* sp., once de *M. hahniana*, tres de *M. morganiana* y ocho de *M. parkinsonii*.

La caracterización ecológica incluyó dos variables: el tipo de suelo y geoforma (Fischer et al., 2008; Pineda et al., 2014). Cada capa tiene una resolución espacial de aproximadamente 1 km². Las variables se extrajeron utilizando QGIS v. 2.1.8 (QGIS Development Team, 2009); de igual forma, se empleó el mismo software para la elaboración de un mapa. Se construyó una matriz de contingencia a partir de la cual se calcularon los residuos de Pearson y se aplicó la prueba de bondad de ajuste chi-cuadrada (Gómez-Gómez et al., 2003), se utilizó con el paquete dplyr (Wickham et al., 2020) y se graficó con corrplot (Wei y Simko, 2017), los cuales se calcularon en RStudio v. 1.1.447 (RStudio Team,



2015), ejecutado en R v. 3.5.0 (R Development Core Team, 2008).

Caracterización anatómica

Con el fin de corroborar la correcta inclusión de la nueva especie en *Mammillaria* ser. *Leucocephalae* se realizó la búsqueda de cristales extracelulares (cuticulares *sensu* Lüthy, 1995). Adicionalmente, se incluyó una muestra de *M. gigantea* Hildm. ex K. Schum. (*M.* ser. *Mammillaria*), una especie geográficamente cercana al nuevo taxón y con cierta afinidad morfológica, con el fin de contrastar la presencia-ausencia de cristales (Lüthy, 1995).

El tejido correspondiente a Mammillaria sp. se obtuvo de un ejemplar colectado en campo (D. Aquino et al. 510, MEXU), mientras que la muestra de tejido de M. gigantea se obtuvo de un individuo depositado en la colección del Jardín Botánico del IBUNAM (S. Arias y D. Aquino 2256, MEXU). Se cortaron de dos a tres tubérculos de la parte media de tallos maduros, dejándolos reposar en alcohol etílico comercial al 96% por 12 horas. Posteriormente, se realizaron cortes a mano alzada de aproximadamente 1 mm de grosor en sección transversal y se montaron en preparaciones mostrando segmentos de la cutícula y epidermis. Las preparaciones fueron observadas en un fotomicroscopio Axioskop (Carl Zeiss, Jena, Alemania), usando las técnicas de iluminación campo claro y polarización. Se buscaron cristales extracelulares y una vez localizadas dichas estructuras se tomaron fotomicrografías con una cámara de video ExwaveHAD (SONY, Tokio, Japón) y posteriormente se editaron con RisingView v. x64 (Softs Ton, 2019).

Conservación

Se estimaron el área de ocupación (AOO) y la extensión de ocurrencia (EOO) de la nueva especie propuesta mediante el uso de la herramienta de evaluación de conservación geoespacial GeoCAT (Bachman et al., 2011).

Resultados

Caracterización morfológica

El cuadro 2 corresponde a los valores de media y tendencia central de los ocho caracteres cuantitativos. El valor del coeficiente de correlación de Pearson entre ALT y DIAM indicó que hay correlación entre las variables: 0.735634 (Cuadro 3), por lo que se calculó la relación ALT/DIAM de tallo (IND) para retener la información obtenida de las dimensiones del tallo. Para este nuevo carácter se calculó la media y desviación estándar (Cuadro 2) y fue incluido en el análisis canónico discriminante (ACD), en conjunto con los seis caracteres restantes cuyo índice de correlación fue bajo (Cuadro 3). En el ACD, la primera función explicó 52.28% de la variación y el carácter con mayor peso fue NER. La segunda función canónica explicó 41.37% de la variación y ALEN resultó como el carácter de mayor peso (Cuadro 4). Mammillaria sp. se agrupó en el extremo derecho de la primera función canónica, en donde el rango de NER es de (18)19-24(26) espinas, mientras que en el extremo izquierdo fueron discriminados M. morganiana y

Cuadro 2: Media (M) y desviación estándar (ds) calculada para cuatro especies de *Mammillaria* ser. *Leucocephalae*. Altura del tallo=ALT, Diámetro del tallo=DIAM, División entre ALT/DIAM=IND, Largo de la espina central inferior=LIEC, Número de espinas centrales=NEC, Número de espinas radiales=NER, Largo de espinas radiales=LIR, Largo de la aréola=ALEN, Ancho de la aréola=AWID. El asterisco indica que fueron descartados del análisis canónico discriminante. Especies: 1=Mammillaria sp., 2=Mammillaria hahniana Werderm., 3=Mammillaria morganiana Tiegel, 4=Mammillaria parkinsonii Ehrenb. *=variables no incluidas en el análisis canónico discriminante por correlación positiva entre ellas.

Fanasia		Al	Т*	DIA	M*	IN	ID	N	EC	LI	EC	N	ER	LE	RA	AL	EN	AV	VID
Especie	N	М	ds	М	ds	М	ds	М	ds	М	ds	М	ds	М	ds	М	ds	М	ds
1	20	8.58	1.497	11.56	2.368	1.37	0.290	5.58	1.038	1.108	0.434	21.69	2.143	0.72	0.089	0.217	0.022	0.136	0.107
2	10	8.06	1.371	9.35	2.141	1.159	0.166	2.65	0.925	0.551	0.139	26.86	1.869	0.581	0.088	0.124	0.016	0.053	0.011
3	10	6.77	1.146	7.91	0.970	1.181	0.124	3.39	0.941	1.332	0.066	37.41	3.607	0.856	0.088	0.206	0.016	0.111	0.014
4	10	5.91	0.848	6.43	1.108	1.096	0.171	3.19	0.981	1.881	0.124	31.82	3.761	0.666	0.058	0.189	0.021	0.107	0.095



Cuadro 3: Coeficientes de Correlación de Pearson (PCC) calculado para ocho variables morfológicas. Altura del tallo=ALT, Diámetro del tallo=DIAM, Largo de la espina central inferior=LIEC, Número de espinas centrales=NEC, Número de espinas radiales=NER, Largo de espinas radiales=LIR, Largo de la aréola=AUED, Ancho de la aréola=AWID. *=variables no incluidas en el análisis canónico discriminante por correlación positiva entre ellas.

	ALT*	DIAM*	NEC	LIEC	NER	LERA	ALEN	AWID
ALT	1							,
DIAM	0.735634	1						
NEC	0.338828	0.465574	1					
LIEC	-0.4872	-0.44767	-0.02963	1				
NER	-0.49535	-0.57026	-0.48628	0.322782	1			
LERA	0.003097	0.132629	0.181458	0.117306	0.308323	1		
ALEN	0.020096	0.202334	0.500581	0.388125	-0.0861	0.475929	1	
AWID	0.037347	0.109246	0.269563	0.148309	-0.1124	0.186181	0.314749	1

Cuadro 4: Coeficientes de estructura canónica para siete caracteres cuantitativos. Altura del tallo=ALT, Diámetro del tallo=DIAM, División entre ALT/DIAM=IND, Largo de la espina central inferior=LIEC, Número de espinas centrales=NEC, Número de espinas radiales=NER, Largo de espinas radiales=LIR, Largo de la aréola=ALEN, Ancho de la aréola=AWID. Los caracteres con mayor peso por cada función se remarcan en negritas.

	Can1	Can2	Can3
AWID	0.003333	-0.07311	-0.00683
IND	0.215688	0.019231	-0.05199
ALEN	0.121661	-0.7109	-0.17284
LIR	-0.29973	-0.42538	-0.40253
LIEC	-0.36327	-0.53472	0.719958
NEC	0.44663	-0.37854	-0.08967
NER	-0.83859	0.01369	-0.25159
%	52.28	41.37	6.35

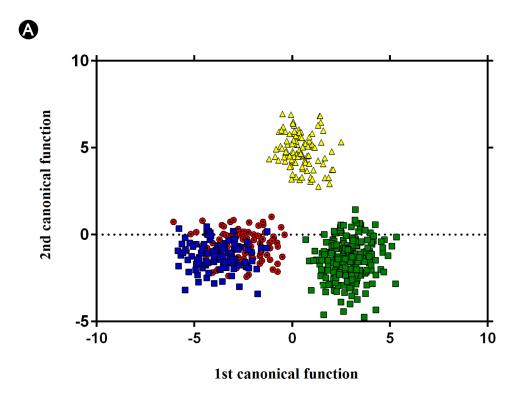
M. parkinsonii, cuyos valores de NER son mayores a (24)25 espinas (Fig. 1A). Sobre el extremo superior de la segunda función canónica fueron segregados los individuos determinados a priori como M. hahniana cuyo rango de ALEN es de (0.09)0.11-0.14(0.16) cm (Fig. 1A). En el extremo inferior se segregan Mammillaria sp., M. morganiana y M. parkinsonii, cuyos valores de ALEN son >0.17 cm. La tercera función canónica explicó 6.35% de la variación y mostró que el carácter de mayor peso fue LIEC (Fig. 1B; Cuadro 2). Sobre el extremo superior de la tercera función canónica se discriminaron los individuos determinados como M. parkinsonii, cuyos valores de LIEC son de (1.62)1.74-2(2.1) cm (Fig. 1B). En tanto que los individuos determinados como Mammillaria sp. se distribuyeron a lo largo del eje

de la tercera función canónica, pues presentan un amplio rango de variación: (0.5)0.65-1.5(2) cm. El rango de LIEC es de (0.38)0.43-0.55(0.65) cm para *Mammillaria hahniana* y de (1.21)1.32-1.40(1.55) cm para *M. morganiana*. Por lo tanto, se sitúan en el extremo de los valores negativos de la tercera función canónica.

Caracterización ecológica

La asociación entre el tipo de suelo y *Mammillaria* sp. fue significativo para el tipo de geoforma (chi-cuadra-da p=0.008966, Fig. 2A). De acuerdo con el análisis, *Mammillaria* sp. se establece con mayor frecuencia sobre relieves volcánicos (r de Pearson=3.316); a su vez, hay asociación negativa por sistemas de piedemon-





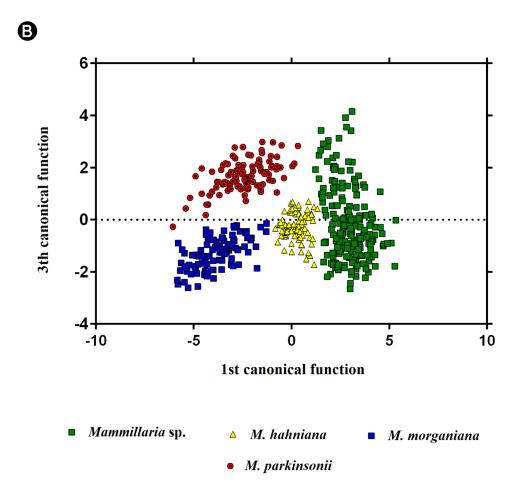
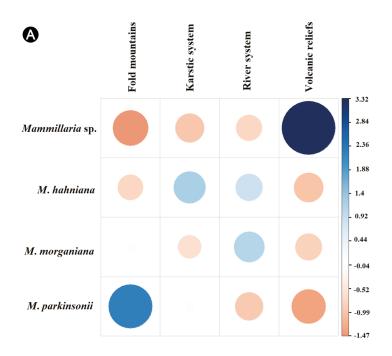


Figura 1: Gráfica de las funciones canónicas para cuatro taxones de *Mammillaria* Haw. ser. *Leucocephalae* (Lem.) Schum.: A. primera y segunda función canónica; B. primera y tercera función canónica.



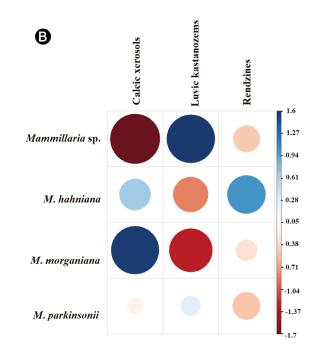


Figura 2: Correlogramas entre A. Geoforma; B. Tipo de suelo, calculados para cuatro especies de *Mammillaria* Haw. ser. *Leucocephalae* (Lem.) Schum. Las correlaciones positivas se muestran en colores azules y las negativas en colores rojos. Los residuos de Pearson se muestran en el lado derecho de cada gráfico.

te (r de Pearson=-1.474). Los taxones con los cuales se contrastó *Mammillaria* sp. también mostraron asociación por un tipo particular de geoforma. *Mammillaria hahniana* tiene una asociación moderada en sistemas kársticos (r de Pearson=1.204). Un patrón semejante ocurre en *Mammillaria morganiana* donde la asociación por sistemas fluviales es moderada (r de Pearson=1.108). *Mammillaria parkinsonii*, por el contrario, es frecuente en sistemas de piedemonte (r de Pearson=2.232).

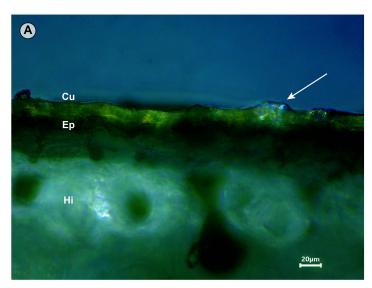
La prueba de bondad de ajuste fue significativa para el tipo de suelo (chi-cuadrada p=0.008966, Fig. 2B). *Mammillaria* sp. se establece en suelos tipo kastanozems lúvicos (r de Pearson=1.597); a su vez, existe asociación negativa por xerosoles cálcicos (r de Pearson=-1.702). *Mammillaria morganiana* por su parte se establece con mayor frecuencia en xerosoles cálcicos (r de Pearson=1.578) y la asociación negativa se da con los suelos kastanozems lúvicos (r de Pearson=-1.287). En el caso de *Mammillaria hahniana* se detectó frecuencia positiva por rendzinas (r de Pearson=1.008) y frecuencia negativa por kastanozems lúvicos (r de Pearson=-0.84). Finalmente, *Mammillaria parkinsonii* no mues-

tra preferencias por un tipo particular de suelo. Con base en evidencias morfológicas y ambientales, proponemos que *Mammillaria* sp. sea reconocido como un nuevo taxón.

Caracterización anatómica

La figura 3A muestra una sección transversal del tubérculo de Mammillaria sp. El tejido está organizado en una cutícula gruesa al momento de cortar. Enseguida se observa la epidermis y finalmente la hipodermis cuyas paredes celulares muy engrosadas son fuertemente refringentes. Entre la cutícula y la pared periclinal de la epidermis se observaron cristales, cuya composición no es posible determinar por el momento. En contraste, en la figura 3B, en sección transversal, el arreglo celular de Mammillaria gigantea indica la presencia de cutícula que al momento del corte no hubo resistencia. Se observa la epidermis seguido de la hipodermis cuyas paredes celulares no son engrosadas; por lo tanto, no son refringentes. Se corroboró la ausencia de cristales entre la cutícula y la epidermis en esta especie. Este resultado permite proponer a Mammillaria sp. como miembro de M. ser. Leucocephalae.





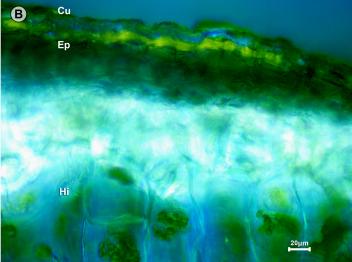


Figura 3: Sección transversal de tubérculos vistos con luz polarizada para A. Mammillaria ariasii U. Guzmán & D. Aquino, sp. nov. (D. Aquino et al. 510 (MEXU)); B. Mammillaria gigantea Hildm. ex K. Schum. (S. Arias y D. Aquino 2256 (MEXU)). Cu: cutícula, Ep: epidermis, Hi: hipodermis. Se marca con una flecha la presencia de cristales extracelulares. Fotografías de E. Sandoval-Zapotitla y D. Aquino.

Taxonomía

Mammillaria ariasii U. Guzmán & D. Aquino, sp. nov. Fig. 4.

TIPO: MÉXICO. Guanajuato, municipio San Luis de la Paz, Sierra Gorda, 1333 m, bosque de *Quercus*, 27.VI.2022, *D. Aquino et al. 510* (holotipo: MEXU!, isotipo: IBUG!).

Mammillaria ariasii is distinguished from M. hahniana, M. morganiana and M. parkinsonii by having (18-)19-24(-26) radial spines, while the three taxa referred to have more than 30 radial spines. Mammillaria ariasii has simple stems and rarely branches; when it does it is through lateral branching. In contrast, M. morganiana and M. parkinsonii, when branching, do so by division of the apex. Finally, Mammillaria ariasii differs from M. hahniana by the yellow color of the inner tepals, contrasting with the magenta tepals observed in M. hahniana. Additionally, the number of central spines differs, Mammillaria ariasii has (4-)5-7(-8) central spines, while M. hahniana, M. morganiana and M. parkinsonii have only 2 to 4 central spines; M. morganiana occasionally has 5 central spines.

Planta con tallo simple, ocasionalmente ramificada por brotes laterales; tallo hasta 9.1(-11.5) cm de alto,

13.9(-15.4) cm de diámetro, globosas a ligeramente deprimido-globosas, látex de consistencia lechosa, cristales extracelulares presentes, tubérculos 1.3-1.5(-1.65) cm × 0.7-1(-1.2) cm, ca. 4-angulados, axilas provistas con cerdas y tricomas de longitud y densidad variable, blancas, aréolas (0.17-)0.19-0.23(-0.26) cm × (0.08-)0.12-0.15(-0.16) cm, ovaladas, espinas radiales (18-)19-24(-26), (0.47-)0.63-0.77(-0.90) cm de largo, aciculares, blancas, espinas centrales (4-)5-7(-8), la inferior (0.5-)0.65-1.5(-2) cm de largo, rectas a ligeramente curvas, no uncinadas, de color rojo en tonos oscuros a castaño claro con el ápice oscurecido; flor (1.55-)1.64-1.75(-1.85) cm de largo; tubo receptacular reducido; tépalos externos hasta 0.4 cm de largo, lanceolados, agudos, castaño-rojizo con los bordes amarillos, tépalos internos hasta 0.7(-0.8) cm de largo, lanceolados, acuminados, amarillos, filamentos amarillos, anteras amarillas, estilo verde, estigma con 3 a 5 lóbulos, verdes; fruto $(1.4-)1.5-2 \text{ cm} \times 0.5-0.8(-0.9) \text{ cm}$, rosados, claviformes, conservando los restos secos del perianto; semillas ca. 1.5 mm × ca. 1 mm, castaño oscuro.

Distribución y hábitat: *Mammillaria ariasii* es conocida de la Sierra Gorda de Guanajuato, México, en el extremo norte de la región del Bajío (Fig. 5). Se establece en bosque de *Quercus* y bosque tropical caducifolio, sobre sitios con





Figura 4: *Mammillaria ariasii* U. Guzmán & D. Aquino, sp. nov. (*D. Aquino et al. 510* (MEXU)). A-C. vista general del tallo; D. disposición y variación de las espinas centrales y radiales; E. flor; F. frutos; G. semillas. Fotografías de D. Aquino.

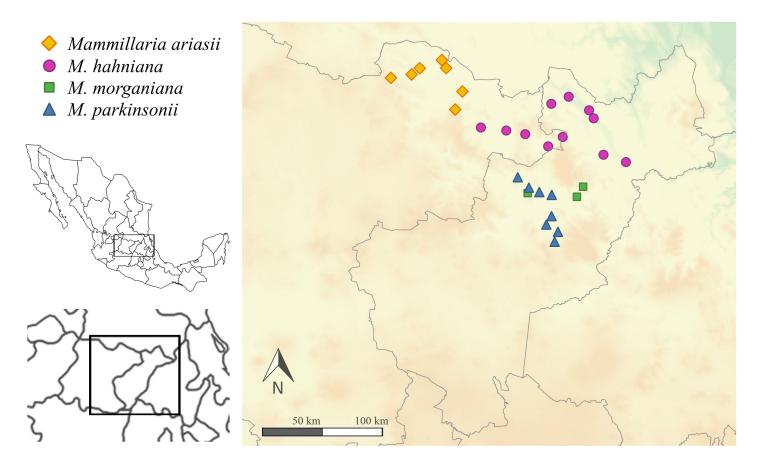


Figura 5: Distribución geográfica de *Mammillaria ariasii* U. Guzmán & D. Aquino y miembros de *M.* ser. *Leucocephalae* (Lem.) Schum. incluidos en el análisis comparativo.

pendientes. Ocupa un rango de altitud de 920 a 2000 metros. Cohabita con *Quercus* spp., *Isolatocereus dumortieri* (Scheidw.) Backeb., *Stenocactus dichroacanthus* A. Berger ex Backeb. & F.M. Knuth, *Stenocereus huastecorum* Alvarado-Sizzo, Arreola-Nava & Terrazas, *Agave xylonacantha* Salm-Dyck. y *Jatropha dioica* Sessé. El cálculo de los residuos de Pearson indica que *Mammillaria ariasii* tiene una fuerte preferencia por suelos tipo kastanozems lúvicos, los cuales se caracterizan por presentar hasta 8% de arcilla y sin estructura de roca (FAO, 2014). De acuerdo con nuestros resultados, *Mammillaria ariasii* se distribuye frecuentemente sobre relieves volcánicos, al mismo tiempo que evade los sistemas de piedemonte.

Fenología: la floración inicia a mediados de octubre y finaliza a principios de diciembre; la apertura de la flor es completamente diurna. La fructificación ocurre al siguiente año entre principios de junio y mediados de septiembre.

Se desconoce si los frutos son consumidos por los pobladores.

Etimología: el epíteto específico "ariasii" está dedicado al profesor Salvador Arias, estudioso de los cactus mexicanos, amigo y mentor de los autores de este trabajo.

Estado de conservación: se conocen por lo menos siete localidades con una población estimada de 300 plantas adultas y 100 plantas juveniles (criterio C1), ocupando una extensión de ocurrencia (EOO) de 345 km² (criterio B1) y un área de ocupación (AOO) de 28 km² (criterio B2). Por lo tanto, *Mammillaria ariasii* debe ser considerada como especie En Peligro (EN) de acuerdo con la clasificación de la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN, 2022). Según los criterios enlistados en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010), *Mammillaria ariasii* puede ser considerada dentro de la

categoría Pr (sujeta a protección especial). Si bien se observó que el cambio de uso de suelo para la ganadería provoca erosión y, en consecuencia, arrastre de plantas, estos podrían ser factores a futuro que incidan negativamente sobre la viabilidad de las localidades. Sin embargo, no existen evidencias tempranas de recolecta ilegal. Se debe considerar que *Mammillaria ariasii* es un taxón con requerimientos ambientales específicos, por lo que se necesitan estudios enfocados en dinámicas poblacionales.

Especímenes adicionales examinados: MÉXICO. Guanajuato, municipio San Luis de la Paz, Sierra Gorda II, 22.VI.2022, D. Aquino et al. 514 (MEXU); ca. 37 km al NE de San Luis de la Paz, sobre el camino a San Antón de los Martínez, sobre el camino a El Vergel, 06.X.1995, R. T. Bárcenas y C. Gómez-Hinostrosa 664 (MEXU); ca. 55 km al NE de San Luis de la Paz, sobre el camino de Mineral del Realito, la desviación a Vergel y Mineral del Realito está a 1 km al NE de Mesa de Jesús, 06.X.1995, R. T. Bárcenas y C. Gómez-Hinostrosa 673 (MEXU); ca. 59 km al NE de San Luis de la Paz sobre el camino a Mineral del Realito, la desviación a El Vergel, Cerro de Bernalejo y Mineral del Realito está a 1 km de Mesa de Jesús, 07.X.1995, R. T. Bárcenas y C. Gómez-Hinostrosa 687 (MEXU); La Teresa, ca. 66 km al NE de San Luis de la Paz, sobre el camino a Mineral del Realito, la desviación a La Teresa está a 1 km al NE de Mesa de Jesús, 07.X.1995, R. T. Bárcenas y C. Gómez-Hinostrosa 692 (MEXU); cerros al N de La Teresa, ca 66 km al NE de San Luis de la Paz, sobre el camino a Mineral del Realito, la desviación a La Teresa está a 1 km al NE de Mesa de Jesús, 07.X.1995, R. T. Bárcenas y C. Gómez-Hinostrosa 702 (IEB, MEXU). Municipio Victoria, ca. 81 km desde Cañada de Moreno sobre la terracería a Mineral del Refugio, la desviación a Mineral del Refugio está a 28 km de Cañada de Moreno sobre la terracería a Xichú, 12.III.1995, R. T. Bárcenas y C. Gómez-Hinostrosa 490 (MEXU); ca. 500 m de la desviación hacia El Platanal, sobre el camino a Álamos de Martínez, la desviación a Álamos de Martínez está a 28 km de Cañada de Moreno sobre el camino a Xichú, 18.XI.1995, R. T. Bárcenas et al. 821 (MEXU); ca. 1.5 km al NO de Álamos de Martínez, sobre el camino a Mineral del Realito, 19.XI.1995, R. T. Bárcenas 883 (MEXU); ±7 km al NE de Joya Fría, 20.XI.2009, S. Zamudio 14671 (IEB).

Discusión

Con el empleo del análisis discriminante canónico es posible detectar cuáles son las mediciones lineales que más contribuyen a la distinción entre grupos e informa sobre la estructura de la varianza entre y dentro de grupos (De Luna, 2020). Los análisis morfométricos en géneros morfológicamente variables como *Echinocereus* Engelm. o *Mammillaria* no solo han permitido delimitar especies, sino también documentar la variación morfológica dentro de las especies, la propuesta de taxones a nivel infraespecífico, la dispersión en el morfoespacio de los especímenes muestreados, así como las descripciones con rangos de variación en los caracteres cuantitativos así lo demuestran (Sánchez et al., 2020; González-Zamora et al., 2022).

El uso de los análisis morfométricos para la descripción de especies nuevas es relevante, pues los caracteres diagnósticos cobran mayor relevancia cuando son estadísticamente significativos (Texeira et al., 2013). Los pocos estudios que han abordado la delimitación de especies de *Mammillaria* a través del análisis de secuencias de ADN han corroborado gran parte de las especies propuestas tradicionalmente. En uno de ellos, el análisis de cuatro secuencias de cpDNA corrobora la delimitación de cinco de nueve especies de *Mammillaria* ser. *Polyedrae* K. Schum., que son especies previamente propuestas mediante un análisis morfométrico (Aquino, 2014).

Por otro parte, la delimitación de especies mediante el análisis genómico, morfométrico y ecológico del complejo *Mammillaria haageana* Pffeif. permitió el reconocimiento de seis especies distintas (Cervantes et al., 2023). Este resultado contrasta con la propuesta de considerar a *M. haageana* como una especie con una variación amplia y continua (Hunt et al., 2006; Korotkova et al., 2021). Si bien el presente trabajo no presenta un análisis de secuencias de ADN, se muestra evidencia morfológica y ecológica para reconocer a una nueva especie y representa una hipótesis robusta que puede ser evaluada mediante caracteres moleculares.

De esta forma, una combinación de caracteres morfológicos permitió diferenciar a *Mammillaria ariasii* con respecto a otros miembros de *M.* ser. *Leucocephalae* (Fig. 6, Cuadro 5). *Mammillaria ariasii* es el taxón con el me-

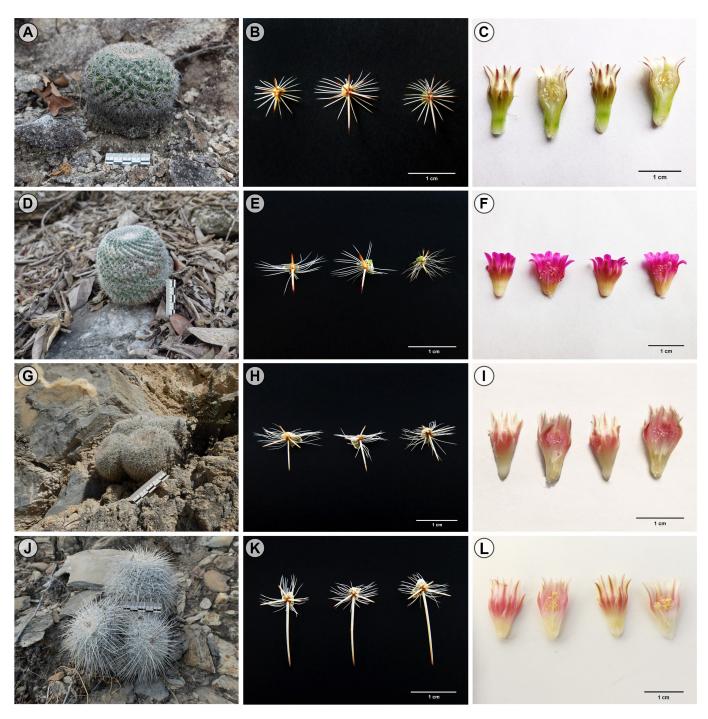


Figura 6: Comparación morfológica entre cuatro especies de *Mammillaria* ser. *Leucocephalae* (Lem.) Schum. A-C. *Mammillaria ariasii* U. Guzmán & D. Aquino (*D. Aquino et al. 510* (MEXU)); D-F. *Mammillaria hahniana* Werderm. (*D. Aquino et al. 522* (MEXU)); G-I. *Mammillaria morganiana* Tiegel (*D. Aquino et al. 523* (MEXU)); J-L. *Mammillaria parkinsonii* Ehrenb. (*D. Aquino et al. 525* (MEXU)). Fotografías de D. Aquino.

nor rango de espinas radiales: (18-)19-24(-26), mientras que en *M. hahniana*, *M. morganiana* y *M. parkinsonii* el número de espinas radiales es, en promedio, mayor a 25 espinas, alcanzando hasta 36 espinas en *Mammillaria hahniana*, o igual o más de 40 espinas radiales en *M. morga-*

niana y M. parkinsonii. Adicionalmente, la longitud de la aréola (ALEN) permitió discriminar a Mammillaria ariasii y M. hahniana, ya que esta última presentó la aréola más corta entre los taxones comparados, (0.09-)0.11-0.14(-0.16) cm. Por otra parte, la longitud de la espina central

Cuadro 5: Comparación morfológica entre *Mammillaria ariasii* U. Guzmán & D. Aquino con respecto a tres especies pertenecientes a *M.* ser. *Leucocephalae* correspondiente al grupo funcional.

	Mammillaria ariasii	Mammillaria hahniana	Mammillaria morganiana	Mammillaria parkinsonii
	U.Guzmán & D. Aquino	Werderm.	Tiegel	C. Ehrenb.
Altura del tallo (cm)	(5.7-)7.4-9.1(-11.5)	(5.1-)7.1-9.5	5.7-7.6(-9.1)	(4.5-)5.5-6.4(-7.7)
Diámetro del tallo (cm)	(6.8-)10.3-13.9(-15.4)	(5.4-)8.2-10.2(-12.1)	(6.4-)7.2-8.7(-9.2)	(4.4-)6.1-7.2(-8.4)
Ramificación	simple	simple	dicotómica	dicotómica
Número de espinas centrales	(4-)5-7(-8)	2-4	2-4(-5)	2-4
Largo de la espina central inferior (cm)	(0.5-)0.65-1.5(-2.0)	(0.38-)0.43-0.55(-0.65)	(1.21-)1.32-1.40(-1.55)	(1.62-)1.74-2.0(-2.1)
Número de espinas radiales	(18-)19-24(-26)	(24-)25-28(-30)	(31-)35-40(-45)	(23-)30-35(-40)
Largo de las espinas radiales (cm)	(0.47-)0.63-0.77(-0.90)	(0.42-)0.55-0.64(-0.79)	(0.71-)0.79-0.96(-1.03)	(0.52-)0.62-0.74(-0.81)
Largo de la aréola (cm)	(0.17-)0.19-0.23(-0.26)	(0.09-)0.11-0.14(-0.16)	(0.17-)0.19-0.22(-0.25)	(0.15-)0.17-0.23(-0.25)
Ancho de la aréola (cm)	(0.08-)0.12-0.15(-0.16)	(0.035-)0.04-0.06(-1.0)	(0.08-)0.1-0.12(-0.14)	(0.06-)0.071-0.12(-0.7)
Color de los tépalos internos	amarillo	magenta	crema a rosado pálido	crema a rosado pálido
Tipo de suelo	kastanozems lúvico	redzinas	xerosol cálcico	sin preferencia
Geoforma	relieve volcánico	sistema kárstico	sistema fluvial	piedemonte
Tipo de vegetación	bosque de <i>Quercus</i> y bosque tropical caducifolio	bosque tropical caducifolio	matorral xerófilo	matorral xerófilo
Distribución	Guanajuato	Guanajuato y Querétaro	Querétaro	Querétaro

inferior (LIEC) presentó un amplio rango de variación en *Mammillaria ariasii* ((0.5-)0.65-1.5(-2) cm) y solo permitió discriminar entre *Mammillaria parkinsonii* ((1.62-)1.74-2(-2.1) cm) y *M. morganiana* ((1.21-)1.32-1.40(-1.55) cm). Los tres caracteres con mayor poder discriminante recuperados por el análisis canónico han sido reconocidos en otros análisis morfométricos realizados en taxones de la tribu Cacteae (Aquino et al., 2019; González-Zamora et al., 2022; Ortíz-Brunel et al., 2023). El número de espinas centrales (NEC) no fue recuperado como un carácter con carga discriminante por el análisis, a pesar de que *Mammillaria ariasii* tiene un rango de (4-)5-7(-8), lo cual contrasta con el rango aquí registrado para *M. hahniana*, *M. morganiana* y *M. parkinsonii* que es de 2-4, llegando hasta cinco en esta última. En otros estudios, el número de espinas centrales

ha sido recuperado como un carácter útil para reconocer especies (Sánchez et al., 2020; González-Zamora et al., 2022). Adicionalmente, otros caracteres cualitativos permiten corroborar los límites de los taxones comparados en este estudio (Cuadro 3).

Las descripciones originales de *Mammillaria* parkinsonii y M. morganiana consideran a la ramificación del tallo como un carácter diagnóstico, pues en ambos taxones el ápice se divide en dos formando nuevas ramas (Ehrenberg, 1840; Reppenhagen, 1992; Arias y Aquino, 2019), mientras que en *Mammillaria ariasii* y M. hahniana no hay ramificación o cuando ocurre se lleva a cabo por brotes basales laterales (Cuadro 3). Por otra parte, la descripción original de *Mammillaria hahniana* no incluyó la descripción de las flores (Werdermann, 1929); sin embar-



go, descripciones posteriores (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Reppenhagen, 1992) y nuestras observaciones indican que los tépalos internos son de color magenta. Pilbeam (1999) cita un ejemplar cultivado en Cante A.C. como una forma de *Mammillaria hahniana* de espinas oscuras, flores amarillentas y cuyo sitio de procedencia se desconoce.

No es posible llegar a una conclusión sobre la identidad de este morfotipo, pues al observar la figura 146 de la obra de Pilbeam (1999) el individuo posee hasta cuatro espinas centrales. De acuerdo con nuestro análisis, Mammillaria ariasii posee (4-)5-7(-8), por lo que el rango de variación no concuerda con lo aquí reportado. Por lo tanto, no es posible determinar la identidad de los individuos depositados en Cante A.C. en tanto no se disponga de información de procedencia. Mammillaria morganiana y M. parkinsonii muestran la base de los tépalos de color rosado, mientras que el tercio superior es crema. En contraparte, los tépalos internos de Mammillaria ariasii son en su totalidad de color amarillo. En este mismo sentido, el color de los filamentos y la antera en Mammillaria ariasii es amarillo, mientras que en el grupo comparativo las flores mostraron filamentos y anteras rosadas (Fig. 6).

Otros miembros de *Mammillaria* ser. *Leucocephalae* distribuidas en el Bajío poseen rangos semejantes en el número de espinas centrales: *M. sempervivi* DC. 3-4 (De Candolle, 1828), *M. formosa* Galeotti ex Scheidw. subsp. *pseudocrucigera* (R.T. Craig) D.R. Hunt (2-)4(-6) (Craig, 1945) y *M. perbella* Hildm. ex K. Schum. 1-2 (Schumann, 1898), mientras que *M. geminispina* ha sido descrita con 2-4 espinas (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Reppenhagen, 1992; Arias y Aquino, 2019). Este grupo de especies se distingue de *Mammillaria ariasii* por presentar tépalos internos rosados, rojo carmín a magenta en su totalidad, excepto *M. sempervivi* cuyos tépalos son blancos a crema en la parte inferior.

Finalmente, la descripción de *Mammillaria muehlenpfordtii* indica que posee ca. cuatro espinas centrales (Förster, 1847), pero en descripciones recientes se reportan de cuatro a seis espinas (Reppenhagen, 1992; Arias y Aquino, 2019). Esta especie se caracteriza además por ramificar por división del ápice, por tener 30 a 45 espinas

radiales y por tener flores con tépalos internos rosados.

Nuestro análisis mostró que la distribución geográfica de Mammillaria ariasii se ve influenciada fuertemente por el tipo de suelo. Es evidente la fuerte evasión de Mammillaria ariasii por xerosol cálcico. Por el contrario M. hahniana y sobre todo M. morganiana evaden los suelos kastanozems lúvicos y prefieren xerosol cálcico y rendzinas. Únicamente M. parkinsonii no exhibe preferencias por un tipo particular de suelo. Fenómenos similares se han observado en los miembros que integran a Epithelantha F.A.C. Weber ex Britton & Rose y Pilosocereus Byles & G.D. Rowley, ya que este mecanismo permitió la divergencia entre especies, a su vez de fungir como barreras entre las mismas (Aquino et al., 2021; Franco-Estrada et al., 2022). Mammillaria parkinsonii, por el contrario, es frecuente en sistemas de piedemonte y evade los relieves volcánicos, mientras que M. hahniana y M. morganiana presentan frecuencias moderadas por sistemas kársticos y fluviales, respectivamente. Considerando que el flujo de materia y agua genera microambientes, la distribución de las comunidades vegetales sobre una geoforma no es al azar y con ello se promueve el aislamiento de linajes (Schaetzl y Anderson, 2005; Aguino et al., 2021).

Finalmente, Mammillaria ariasii es superficialmente parecida a M. gigantea, ambos taxones poseen látex lechoso característica de los miembros de M. sect. Mammillaria; además, los tallos son simples y los tépalos internos son de color amarillo. Mammillaria gigantea se caracteriza por tener tallos de hasta 14 cm de alto, por la ausencia de cerdas entre las axilas de los tubérculos y por presentar ca. 12 espinas radiales (Schumann, 1898; Arias y Aquino, 2019). En contraparte, la altura de los tallos de Mammillaria ariasii es de hasta 9.1(-11.5) cm, presenta cerdas entre las axilas de los tubérculos y posee (18-)19-24(-26) espinas radiales. Las axilas de los tubérculos de Mammillaria ariasii están provistas de cerdas y tricomas. Además, nuestros resultados corroboran la presencia de cristales extracelulares (Fig. 3A), los cuales están presentes en los miembros de Mammillaria ser. Leucocephalae (Lüthy, 1995).

Por otro lado, *Mammillaria gigantea* es incluida en *M*. ser. *Mammillaria*, en donde los miembros de esta sección se caracterizan por la presencia de tricomas entre los

tubérculos (cerdas presentes solo en M. compressa DC.) y ausencia de cristales extracelulares (Fig. 1B). Lüthy (1995) denominó a los biominerales presentes en Mammillaria ser. Leucocephalae como cristales cuticulares. Sin embargo, De la Rosa-Tilapa (2020) nombró a estas estructuras cristales extracelulares, puesto que se depositan entre las paredes periclinales de la epidermis y la cutícula (Fig. 1A). Desde el punto de vista de la sistemática de Cactaceae, la presencia de biominerales ha sido importante para soportar la monofilia de Turbinicarpus (Backeb.) Buxb. & Backeb., Rapicactus Buxb. & Oehme y Kadenicarpus Doweld, en donde la presencia de un tipo de cristal en la hipodermis es específica para cada género (De la Rosa-Tilapa et al., 2018; Vázquez-Sánchez et al., 2019). De la misma forma, el reconocimiento de Kimnachia S. Arias & N. Korotkova es soportado por la presencia de drusas, con respecto a *Pseudorhipsalis* Britton & Rose, género que se caracteriza por la presencia de cristales cúbicos (Martínez-Quezada et al., 2020).

A continuación, se proporciona una clave de identificación para las especies de *Mammillaria* ser. Leucocephalae distribuidos en el Bajío, incluyendo a *Mammillaria ariasii*.

Clave de identificación para las especies de *Mammillaria* ser. *Leucocephalae* distribuidas en el Bajío (México)

1a.	Tallos al principio simples, posteriormente ramifi-
cado	os por división del ápice2
1b.	Tallos simples o ramificados por brotes laterales 5
2a.	Espinas centrales amarillas
	M. muehlenpfordtii C.F. Först.
2b.	Espinas centrales blancas a grises, en ocasiones con el
	ápice oscurecido3
3a.	Espinas radiales (12-)14-18(-22), flores con los tépalos
	internos rojo carmín
3b.	Espinas radiales >30, flores con los tépalos internos de
	color crema a rosado pálido 4
4a.	Número de espinas radiales (31-)35-40(-45), espina
	central inferior hasta 1.40(-1.55) cm de largo

- 5a. Tallos depreso-globosos, espinas radiales presentes en plantas juveniles, ausentes en plantas adultas 6
- 6a. Aréolas circulares a ovaladas, flores hasta 1 cm de ancho, tépalos internos blancos *M. sempervivi* DC.
- 7a. Espinas centrales (4-)5-7(-8), flores con los tépalos internos amarillos *M. ariasii* U. Guzmán & D. Aquino

- 8b. Plantas simples, ocasionalmente ramificadas, tubérculos 0.5-0.6 cm de alto *M. hahniana* Werderm.

Contribución de autores

DA, UG, PGZ y DS realizaron trabajo de campo. DA y DS realizaron los análisis estadísticos. PGZ evaluó el estado de riesgo. DA, UG, PGZ y DS revisaron y ajustaron la versión final del manuscrito en igualdad de contribución.

Financiamiento

Este estudio fue financiado con fondos personales de los autores.

Agradecimientos

Los autores agradecemos a los curadores de los herbarios FCME, IEB, MEXU, QMEX y TEX. Así mismo, agradecemos a Estela Sandoval-Zapotitla por su apoyo para obtener los cortes anatómicos, a Beatriz Aquino responsable de la edición de imágenes y Valente Rabel por su apoyo en el trabajo de campo. DS agradece al programa Investigadoras e investigadores por México (CONAHCYT). De igual forma agradecemos a Marie-Stéphanie Samain y a tres revisores anónimos.



Literatura citada

- Anderson, E. F. 2001. The cactus family. Timber Press. Portland, USA. 776 pp.
- Aquino, D. 2014. Delimitación de las especies de *Mammillaria* serie *Polyedrae* (Cactaceae). Tesis de maestría en ciencias biológicas. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 108 pp.
- Aquino, D., R. C. Cervantes, D. S. Gernandt y S. Arias. 2019. Species delimitation and phylogeny of *Epithelantha* (Cactaceae). Systematic Botany 44(3): 600-615(16). DOI: https://doi.org/10.1600/036364419X15620113920635
- Aquino, D., A. Moreno-Letelier, M. A. González-Botello y S. Arias. 2021. The importance of environmental conditions in maintaining lineage identity in *Epithelantha* (Cactaceae). Ecology and Evolution 11(9): 4520-4531. DOI: https://doi.org/10.1002/ece3.7347
- Arias, S. y D. Aquino. 2019. Familia Cactaceae I. In: Rzedowski, J. y P. Hernández L. (eds.). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes 209. Instituto de Ecología, A.C., Pátzcuaro, México. 278 pp. DOI: https://doi.org/10.21829/fb.39.2019.209
- Bachman, S., J. Moat, A. W. Hill, J. de La Torre y B. Scott. 2011.

 Supporting Red List threat assessments with GeoCAT:
 geospatial conservation assessment tool. ZooKeys 150: 117.

 DOI: https://doi.org/10.3897/zookeys.150.2109
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. Las Cactáceas de México 3. Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 643 pp.
- Butterworth, C. A. y R. Wallace. 2004. Phylogenetic studies of *Mammillaria* (Cactaceae)—Insights from chloroplast sequence variation and hypothesis testing using the parametric bootstrap. American Journal of Botany 91(7): 1086-1098. DOI: https://doi.org/10.3732/ajb.91.7.1086
- Cervantes, C. R., S. Hinojosa-Álvarez, A. Wegier, U. Rosas y S. Arias. 2021. Evaluating the monophyly of *Mammillaria* series *Supertextae* (Cactaceae). PhytoKeys 177: 25-42. DOI: https://doi.org/10.3897/phytokeys.177.62915
- Cervantes, C. R., J.-R. Montes, U. Rosas y S. Arias. 2023.

 Phylogenetic discordance and integrative species delimitation in the *Mammillaria haageana* species complex (Cactaceae). Molecular Phylogenetics and Evolution 187: 107891. DOI: https://doi.org/10.1016/j. ympev.2023.107891

- Craig, R. T. 1945. The *Mammillaria* handbook. Abbey Garden Press. Pasadena, USA. 390 pp.
- Cuénoud, P., V. Savolainen, L. W. Chatrou, M. Powell, R. J. Grayer y M. W. Chase. 2002. Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on nuclear 18S RDNA and plastid *rbcL*, *atpB*, and *matK* DNA sequences. American Journal of Botany 89(1): 132-144. DOI: https://doi.org/10.3732/ajb.89.1.132
- De Candolle, A. P. 1828. Revue de la famille des Cactées. Mémoires du Museum d'Histoire Naturelle 17: 1-140.
- De la Rosa-Tilapa, A. 2020. Estructura y composición de los biominerales en el tallo de la tribu Cacteae (Cactaceae).

 Tesis de maestría en ciencias biológicas. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Cd. Mx., México. 81 pp.
- De la Rosa-Tilapa, A., M. Vázquez-Sánchez y T. Terrazas. 2018. Stem anatomy of *Turbinicarpus s.l.* (Cacteae, Cactaceae) and its contribution to systematics. Plant Biosystems 153(4): 1527791. DOI: https://doi.org/10.1080/11263504. 2018.1527791
- De Luna, E. 2020. Integrando análisis morfométricos y filogenéticos: de la sistemática fenética a la morfometría filogenética. Acta Botanica Mexicana 127: e1640. DOI: https://doi.org/10.21829/abm127.2020.1640
- Dormann, C. F., J. Elith, S. Bacher, C. Buchmann, G. Carl, G. Carré, J. R. García-Márquez, B. Gruber, B. Lafourcade, P. J. Leitão, T. Münkemüller, C. McClean, P. E. Osborne, B. Reineking, B. Schröder, A. K. Skidmore, D. Zurell y S. Lautenbach. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. Ecography 36(1): 27-46. DOI: https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07348.x
- Ehrenberg, C. A. 1840. Vier neue Mammillarien; entdeckt und beschrieben. Linnaea 14: 375-378.
- Ersts, P. J. 2018. Geographic Distance Matrix Generator (ver. 1.2.3). American Museum of Natural History, Center for Biodiversity and Conservation. New York, USA. http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/gdmg (consultado junio, 2023)
- FAO. 2014. Base referencial mundial del recurso suelo. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, FAO. Roma Italy. 90 pp.



- Fischer, G., F. Nachtergaele, S. Prieler, H. T. van Velhuizen, L. Verelst y D. Wiberg. 2008. Global Agro-ecological zones assessment for Agriculture (GAEZ 2008). International Institute for Applied Systems Analysis, IIASA and Food and Agriculture Organization, FAO. Rome, Italy. http://www.fao.org/soils-portal/soil-survey/soil-maps-and-databases/harmonized-world-soil-database-v12/en/ (consultado junio, 2023).
- Förster, C. F. 1847. Einiger neuen Cacteen. Allgemeine Gartenzeitung 15: 49-51.
- Franco-Estrada, D., E. Ortiz, J. L. Villaseñor y S. Arias. 2022. Species distribution modelling and predictor variables for species distribution and niche preferences of *Pilosocereus leucocephalus* group *s.s.* (Cactaceae). Systematics and Biodiversity 20(1): 2128928. DOI: https://doi.org/10.1080/14772000.2022.2128928
- Friendly, M. y J. Fox. 2021. CANDISC. Visualizing generalized canonical discriminant and canonical correlation analysis. https://cran.r-project.org/web/packages/candisc/candisc.pdf (consultado junio, 2023).
- García-Morales, L. J., R. Ramírez-Chaparro, A. Sigala-Chávez y D. Iamonico. 2020. *Mammillaria breviplumosa* (Cactaceae, Cacteae), a new species from Mexico. Phytotaxa 452(3): 231-235. DOI: https://doi.org/10.11646/phytotaxa.452.3.6
- Gómez-Gómez, M., C. Danglot-Banck y L. Vega-Franco. 2003. Sinopsis de pruebas estadísticas no paramétricas. Cuando usarlas. Revista Mexicana de Pediatría 70(2): 91-99.
- González-Zamora, P., D. Aquino, J. Mohl y D. Sánchez. 2022. A new endemic species of *Mammillaria* (Cactaceae) from San Luis Potosí, Mexico. Willdenowia 52(3): 359-372. DOI: https://doi.org/10.3372/wi.52.52305
- González-Zamora, P., D. Aquino, A. Rodríguez y D. Sánchez. 2023. *Mammillaria monochrysacantha* (Cactaceae), a new endemic species from Guanajuato, Mexico. Phytotaxa 618 (3): 243-253. DOI: https://doi.org/10.11646/phytotaxa.618.3.2
- Hunt, D. R., N. P. Taylor y G. Charles (eds.). 2006. The New Cactus Lexicon. Vol. 1. The Manse. Milbourne Port, UK. 373 pp.
- IUCN. 2022. Guidelines for using the International Union for Conservation of Nature Red List categories and criteria, Ver. 15.1 Prepared by the Standards and Petitions Subcommittee. https://www.iucnredlist.org/resources/redlistguidelines (consultado octubre, 2023).

- Korotkova, N., D. Aquino, S. Arias, U. Eggli, A. Franck, C. Gómez-Hinostrosa, P. C. Guerrero, H. M. Hernández, A. Kohlbecker, M. Köhler, K. Luther, L. C. Majure, A. Müller, D. Metzing, R. Nyffeler, D. Sánchez, B. Schlumpberger y W. G. Berendsohn. 2021. Cactaceae at Caryophyllales.org — a dynamic online species-level taxonomic backbone for the family. Willdenowia 51(2): 251-270. DOI: https://doi.org/10.3372/ wi.51.51208
- Lüthy, J. M. 1995. Taxonomische Untersuchung der Gattung *Mammillaria* Haw. Ph.D. dissertation. Universität Bern. Bern, Germany. 198 pp.
- Martínez-Quezada, D. M., S. Arias, N. Korotkova y T. Terrazas.

 2020. The phylogenetic significance of the stem morpho-anatomy in the Hylocereeae (Cactoideae, Cactaceae). Plant Systematics and Evolution 306: 8. DOI: https://doi.org/10.1007/s00606-020-01639-x
- Nyffeler, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from *trnK/matK* and *trnL-trnF* sequences. American Journal of Botany 89(2): 312-326. DOI: https://doi.org/10.3732/ajb.89.2.312
- Nyffeler, R. y U. Eggli. 2010. A farewell to dated ideas and concepts

 molecular phylogenetics and a revised suprageneric classification of the family Cactaceae. Schumannia 6: 109-149. DOI: https://doi.org/10.5167/uzh-43285
- Ortiz-Brunel, J. P., P. Carrillo-Reyes, D. Sánchez, E. Ruíz-Sánchez y A. Rodríguez. 2023. A morphological analysis of the *Mammillaria fittkaui* species complex (Cactaceae) reveals a new species from Jalisco, México. Botanical Sciences 101(2): 619-631. DOI: https://doi.org/10.17129/botsci.3221
- Pilbeam, J. 1999. *Mammillaria*. The cactus handbook 6. Cirio Publishing Services. Southampton, UK. 376 pp.
- Pineda, N., R. Ochoa, L. Espinosa, J. Palacio, P. Flores, M. Balderas, D. Magaña, Y. Canchola, M. Reyna, I. Reyes y G. García. 2014.

 Resúmenes de la IX Reunión nacional de geomorfología.

 Universidad Autónoma del Estado de México. Toluca, México. 192 pp.
- QGIS Development Team. 2009. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation proyect. http://qgis.osgeo.org (consultado junio, 2023).
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Fundation for Statistical



- Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/ (consultado junio, 2023).
- Reppenhagen, W. 1992. Die Gattung *Mammillaria*. Monographie.

 Band 2. Druckerei Steinhart. Titisee-Neustadt, Germany.

 811 pp.
- RStudio Team. 2015. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc. Boston, USA. http://www.rstudio.com/(consultado junio, 2023).
- Sánchez, D., D. Gómez-Quintero, O. Vargas-Ponce, P. Carrillo-Reyes y P. Dávila-Aranda. 2020. Species delimitation in the *Echinocereus pulchellus* complex (Cactaceae). Brittonia 72: 433-452. DOI: https://doi.org/10.1007/s12228-020-09632-x
- Schaetzl, R. J. y S. Anderson. 2005. Soils: Genesis and Geomorphology. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 817 pp.
- Schumann, K. 1898. Gesamtbeschreibung der Kakteen (Monographia Cactacearum). Verlag von J. Neumann. Neudamm, Germany. 832 pp. DOI: https://doi.org/10.5962/bhl.title.10394
- SEMARNAT. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental— Especies nativas de México de flora y fauna silvestres —Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio — Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. Cd. Mx., México. http://dof.gob.mx/nota_detalle.php?codi go=5173091&fecha=30/12/2010 (consultado enero, 2024)
- Softs Ton. 2019. RisingView for PC Windows and Mac. Mount Laurel, USA. https://softston.com/app/risingview-for-pc-windows/ (consultado enero, 2024).

- Texeira, R. T., A. M. Goulart de Azevedo Tozzi y G. Peter Lewis. 2013. Seed morphology: an addition to the taxonomy of *Tephrosia* (Leguminosae, Papilionoideae, Millettieae) from South America. Plant Systematics and Evolution 299: 459-470. DOI: https://doi.org/10.1007/s00606-012-0735-0
- Thiers, B. M. 2023+. Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. http://sweetgum.nybg.org/ih/(consultado junio, 2023).
- Vázquez-Sánchez, M., T. Terrazas y S. Arias. 2012. El hábito y la forma de crecimiento en la tribu Cacteae (Cactaceae, Cactoideae). Botanical Sciences 90(2): 97-108. DOI: https://doi.org/10.17129/botsci.477
- Vázquez-Sánchez, M., D. Sánchez, T. Terrazas, A. de la Rosa-Tilapa y S. Arias. 2019. Polyphyly of the iconic cactus genus *Turbinicarpus* (Cactaceae) and its generic circumscription. Botanical Journal of the Linnean Society 190(4): 405-420. DOI: https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz027
- Wei, T. y V. Simko. 2017. R package 'corrplot': Visualization of a correlation matrix (ver. 0.84). https://github.com/taiyun/ corrplot (consultado junio, 2023).
- Werdermann, E. 1929. Eine neue greisenhauptähnliche *Mammillaria* aus Mexiko. Monatsschrift der Deutschen Kakteen-Gesellschaft 1: 77-79.
- Wickham, H., R. François, L. Henry y K. Müller. 2020. dplyr: A grammar of data manipulation. R package version 0.8.4. https://github.com/tidyverse/dplyr (consultado junio, 2023).



Apéndice. Ejemplares del grupo comparativo consultados para este estudio. Se anexa la localidad, fecha, colector(es) y herbario donde se encuentra depositado el material. El símbolo * indica que fue incluido en el análisis morfométrico. El símbolo † indica que fue incluido en el análisis anatómico.

Mammillaria gigantea Hildm. ex K. Schum. MÉXICO. Guanajuato, municipio San Diego de la Unión, Brecha a Vergel de Guadalupe, aproximadamente 0.8 km contados a partir de la carretera 57, enfrente de una presa, 09.XII.2015, S. Arias y D. Aquino 2256 (MEXU)⁺. Municipio San Felipe, 31 km al SO de Villa de Reyes (SLP), sobre la carretera a San Felipe, 11.VII.1995, R. T. Bárcenas y C. Gómez-Hinostrosa 559 (IEB, MEXU); aproximadamente 2.3 km al W de El Zapote, 23.III.2015, E. Pérez-Calix s.n. (MEXU). Municipio San Luis de la Paz, 1 km de la carretera San Luis de la Paz a Victoria, por el camino de terracería a Ortega, 03.III.1991, H. Hernández et al. 1784 (MEXU); 12 km al S de Mesa de Jesús, delante de Chupadero, 14.IX.1986, G. Navarro 74 (MEXU). Municipio San Miguel de Allende, lomeríos al NNO de Corral de Piedra, la desviación a Corral de Piedra se encuentra al E de San Miguel de Allende, sobre la carretera a Querétaro, 26.II.1996, R. T. Bárcenas 942 (MEXU). Municipio Xichú, 6.5 km al SE de El Huamúchil por la brecha a Atarjea, 6.5 km al SE de El Huamúchil por la brecha a Atarjea, 13.IV.2007, S. Zamudio 13703 (IEB). Querétaro, municipio Querétaro, carretera a San Miguel de Allende, en el límite Qro. - Gto, 01.IX.1991, E. Sánchez et al. 40 (IEB, MEXU). San Luis Potosí, municipio Villa de Reyes, porción SE de la Sierra de Miguelito, a 8 km N de Jesús María, o a 13 km de la carretera Villa Reyes, 18.I.1991, H. Hernández et al. 1764 (MEXU). Municipio Río Verde, aproximadamente 20 - 21 km sobre la terracería de Álamo de Martínez a El Zapote, 28.VI.2022, D. Aquino et al. 521 (MEXU).

Mammillaria hahniana Werderm. MÉXICO. Guanajuato, municipio Atarjea, 12.2 km sobre la terracería que va de Atarjea a Xichú, 19.VI.2014, S. Arias y D. Aquino 2228 (MEXU); 2 km al W de Atarjea, sobre la terracería a Mangas Cuatas, 04.III.1995, R. T. Bárcenas y C. Gómez-Hinostrosa 341 (MEXU); ca. 3 km desde Atarjea, sobre la terracería a Camargo, Querétaro, 21.XI.1995, R. T. Bárcenas y C. Gómez-Hinostrosa 866 (MEXU); ca. 2 km de Atarjea sobre el camino a la desviación Camargo - Mangas Cuatas, 21.XI.1995, R. T. Bárcenas y C. Gómez-Hinostrosa 876 (MEXU); Cañón de Atarjea, ca. 1.5 a 2 horas de camino a pie sobre el río, el Cañón de Atarjea está al NE de Atarjea, 22.XI.1995, R. T. Bárcenas y C. Gómez-Hinostrosa 893 (IEB, MEXU); cerros al NE de El Carricillo, 23.XI.1995, R. T. Bárcenas y C. Gómez-Hinostrosa 911 (IEB, MEXU); 39 km de Concá por el camino La Florida - El Toro - Carricillo, 22.XI.2011, U. Guzmán 3508 (IEB). Municipio Xichú, 1 km al NE de Xichú, sobre vereda a río abajo (margen derecho del Río Xichú), 22.X.1993, R. T. Bárcenas 46 (MEXU); La Presa, 3.5 km al NE de Xichú, sobre la terracería a Mineral la Aurora (la mina), 22.XI.1993, R. T. Bárcenas 57 (MEXU), 20 km al NW de Atarjea, sobre la terracería a Xichú, 04.III.1995, R. T. Bárcenas y C. Gómez-Hinostrosa 346 (MEXU); 39 km sobre la terracería a Xichú desde Atarjea, 04.III.1995, R. T. Bárcenas y C. Gómez-Hinostrosa 352 (MEXU); ca. 7.4 km desde Xichú sobre el camino a Atarjea, 02.XI.2011, R. T. Bárcenas 1487 (MEXU); ca. 27 km de Xichú sobre el camino a Atarjea, 03.XI.2011, R. T. Bárcenas et al. 1493 (MEXU). Querétaro, municipio Arroyo Seco, km 22 de la carretera Jalpan - Arroyo Seco, 18.VI.2014, D. Aquino y S. Arias 283 (MEXU); km 4.9 de la carretera Concá a La Florida, 28.VI.2022, D. Aquino et al. 522 (MEXU)*; 1 km desde La Florida camino a La Lagunita, 23.VIII.2011, U. Guzmán 3389 (IEB); 2 km al sur de La Florida, por el camino a Xichú, 21.XI.1995, E. Pérez y S. Zamudio 3244 (IEB, MEXU); peña en el pueblo de Ayutla, 22.III.1985, L. Scheinvar et al. 4114 (MEXU); Puente Concá, unión de los ríos Ayutla y Concá, 22.III.1985, L. Scheinvar et al. 5654 (MEXU); Ayutla, 20.III.1992, L. Scheinvar et al. 5841 (MEXU); 1 km al S de la Hacienda Concá, 20.III.1992, L. Scheinvar et al. 5845 (MEXU); Río Jalpan, antes del Puente Concá, 06.X.2001, L. Scheinvar et al. 6714 (FCME). Municipio Jalpan de Serna, Colonia San Martín, 10.III.1991, L. Scheinvar y A. Gutiérrez 1007 (MEXU). Municipio Landa de Matamoros, km 26, carretera Jalpan - Landa de Matamoros, 09.III.1991, L. de la Rosa y L. Scheinvar 10 (MEXU). Municipio Peñamiller, El Zapote, cerca de 4 km de Río Blanco, 10.I.1999, E. Pérez y S. Zamudio 3914 (IEB).



Mammillaria morganiana Tiegel. MÉXICO. Querétaro, municipio Peñamiller, carretera Toliman - Peñamiller, aproximadamente 26.7 km, 03.IX.2022, *D. Aquino y P. González-Zamora 548* (MEXU). Municipio Pinal de Amoles, terracería de Derramadero de Bucareli a El Plátano, 29.VI.2022, *D. Aquino et al. 523* (MEXU)*; 1.5 mi (2.41 km) al W de Misión Bucareli, a lo largo de la rivera del Río Extoraz, 16.XII.2001, *H. Hernández et al. 3536* (MEXU).

Mammillaria parkinsonii C. Ehrenb. MÉXICO. Querétaro, municipio Cadereyta de Montes, km 91 carretera San Juan del Río - Jalpan, 16.II.2003, M. Almazán 04 (FCME); Vizarrón, IV.1963, H. Bravo-Hollis s.n. (MEXU); 12 km al N de Vizarrón, por la carretera a Jalpan, 02.II.1993, H. Hernández et al. 2433 (MEXU); 14 km al N de Vizarrón, por la carretera a Jalpan, lomas al E de la carretera, 22.II.2004, G. Hoffman et al. 14 (MEXU); 2 km antes de Higuerillas, carretera 120, 08.XII.1986, E. Sánchez y G. Galindo 19 (IEB, MEXU, QMEX); cerro sobre el lecho de un río, Higuerillas, 25.V.1990, L. Scheinvar 5616 (MEXU). Municipio Peñamiller, carretera de Peñamiller a Cadereyta, aproximadamente 5.7 km, 29.VI.2022, D. Aquino et al. 525 (MEXU)*; El Doctor, IV.1958, H. Bravo-Hollis s.n. (MEXU); 2 km al NE de Cadereyta rumbo a Vizarrón, 07.V.1983, I. Díaz s.n. (MEXU); 7 rd KM SW of Pena (Peña) Blanca by MEX hwy 120 (Río Estorax valley), 19.VIII.1980, G. Ferguson 02 (TEX); peñas arriba de El Frontoncillo, ca 2 km de San Isidro, 22.XII.1994, A. García 106 (IEB); 7 km al este de Peñamiller, 19.I.1987, J. Ríos s.n. (FCME); Agua de Ángel, 07.I.2005, E. Sánchez 107 (MEXU); Cerro El Picacho, 29.III.1979, L. Scheinvar et al. 2386 (MEXU); entre Vizarrón y Peñamiller, 05.VII.1992, L. Scheinvar 5148 (MEXU); entronque entre Peñamiller y Jalpan, cerca de Peña Blanca, 05.VI.1992, L. Scheinvar 5940 (MEXU); Puente Peñamiller, 07.IX.2002, L. Scheinvar et al. 6845 (FCME); Peñamiller, XII.1956, F. Schwartz s.n. (MEXU). Municipio Tolimán, km 94 carretera MÉX 120 San Juan del Río - Jalpan, 25.III.2010, U. Guzmán 3320 (MEXU).