



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES Y AGRIMENSURA

El género *Cereus* Mill. (Cereeae, Cactaceae) en Argentina:
diversidad taxonómica, distribución geográfica y estado
poblacional

Tesis para optar al grado académico de Doctora de la Universidad Nacional
del Nordeste en Biología

Cecilia Magdalena Mamaní

Director: Pablo Ortega Baes

Sub-Director: María Alicia Zapater

Corrientes, Argentina

2019

MIEMBROS DEL JURADO DE TESIS

Dr. Jose Luis Fontana. Departamento de Biología. Universidad Nacional del Nordeste

Dr. Héctor Alejandro Keller. IBONE-CONICET Universidad Nacional del Nordeste

Dr. Juan Domingo Urdampilleta. IMBIV-CONICET. Universidad Nacional de Córdoba

Agradecimientos

Agradezco a mi familia por el apoyo incondicional de siempre, pilares fundamentales desde mis estudios universitarios cuando varias veces quise bajar los brazos.

A mi director Pablo Ortega Baes a quien respeto mucho como profesional, el que me abrió las puertas de su laboratorio cuando quise postularme para una beca CONICET permitiendome trabajar en el área que mas fascinación me despierta: la taxonomía.

Como no mencionar a mi querida subdirectora María Alicia Zapater, la que también fue mi directora de tesis de grado y por quien siento un profundo cariño, admiración y un respeto infinito como mujer y como profesional. A ella le agradezco sus correcciones meticulosas y su apoyo constante.

No puede faltar mi agradecimiento especial a las personas, compañeras y amigas de laboratorio que estuvieron en las campañas de colecta, gracias especialmente a Valeria Pastrana Ignes, Federico Zerpa, Juan Aguirrebengoa y Carla López Fuenzalida, también a la colaboración de Cecilia Sosa, Pablo Gorostiague, Lucía Lindow, Efrain Maita y Gastón Gutierrez Ríos. Al conductor, encargado de logística y compañero de casi todos los viajes, Mario González.

A todo el resto del equipo que forma parte del Laboratorio de Investigaciones Botánicas (FCN-UNSa) por ser amigos y compañeros.

A Marcelo Cortiana y Aristóbulo Medina, guardaparques del Parque San Carlos de Concordia y del Parque Nacional El Palmar, por sus invaluable aportes. A la ayuda generosa del Sr. Turco Molina, que me brindó alojamiento en su finca en la localidad de Hickman cuando tenia que trabajar sobre la ruta 81.

A CONICET y a la Universidad Nacional del Nordeste.

INDICE

RESÚMEN	6
INTRODUCCIÓN	8
Historia taxonómica del género <i>Cereus</i>	12
Evaluación y delimitación taxonómica de las especies argentinas	20
Distribución potencial de las especies	24
Germinación de semillas de Cactaceae	25
MATERIALES Y MÉTODOS	28
Evaluación y delimitación taxonómica de las especies argentinas	28
Distribución potencial de las especies de <i>Cereus</i> en Argentina	31
RESULTADOS	35
Evaluación y delimitación taxonómica de las especies argentinas	35
Caracteres usados en tratamientos taxonómicos previos	35
Caracteres vegetativos	36
Caracteres vegetativos y reproductivos	37
Caracteres vegetativos, de frutos y semillas	38
Caracteres de frutos y semillas	39
Caracteres vegetativos y variación latitudinal	40
Arreglo de las espinas en las areolas	41
Caracterización de frutos y semillas	41
Distribución potencial de las especies de <i>Cereus</i> en Argentina	42
Efecto del estrés hídrico	45
Tratamiento taxonómico de las especies de <i>Cereus</i> en Argentina	46
DISCUSIÓN	58
Evaluación taxonómica de las especies argentinas	58
Caracteres usados en tratamientos taxonómicos previos	58
Caracteres vegetativos	59
Caracteres vegetativos y reproductivos	59
Caracteres vegetativos, de frutos y semillas	60
Caracteres de frutos y semillas	60
Caracteres vegetativos y variación latitudinal	61
Distribución potencial de las especies de <i>Cereus</i> en Argentina	65
Efectos del estrés hídrico	68

ÍNDICE DE TABLAS.....	87
ÍNDICE DE FIGURAS	89

RESÚMEN

Las cactáceas son un grupo de especies endémicas del continente americano, amenazadas por el cambio de uso del suelo, el cambio climático y la colecta y el comercio ilegal. Estas amenazas se vuelven aún más críticas teniendo en cuenta las características ecológicas de la familia, lo que pone de manifiesto la importancia de su conservación. Teniendo en cuenta que más del 30% de las especies de la familia están amenazadas según IUCN, se ha sugerido evaluaciones sobre el estado de conservación de las especies que habitan regiones fuertemente impactadas por las actividades humanas. Frente a este panorama algunas especies de géneros como *Cereus* Mill. necesitan ser estudiadas debido a que existe poca información sobre su biología. En America existen alrededor de 25 especies que crecen en el neotrópico, el 21% de ellas se encuentra incluido dentro de las categorías consideradas como amenazadas de la UICN. El género tiene valor de uso como recurso alimenticio para las comunidades y como forraje para los animales, pero sobre todo es apreciada como ornamental. Sin embargo ha sido considerado uno de los géneros más conflictivos dentro de la familia ya que originariamente se incluyeron en él a todas las cactáceas columnares de la época, y a que muchas de las tipificaciones y descripciones de las especies fueron hechas sobre material estéril o cultivado, que a la fecha no están preservados. El propósito principal de esta tesis doctoral fue generar información que permita ampliar el conocimiento sobre la biología de las especies del género *Cereus* en Argentina para su uso en futuros programas de conservación. Para esto se estudio el género desde la taxonomía, la aplicación de modelos de distribución geográfica para establecer su rango potencial de distribución en Argentina y la evaluación de la respuesta de sus especies al estrés hídrico. De acuerdo a los resultados, se delimitaron cinco entidades taxonómicamente válidas de las seis especies estudiadas en Argentina: *Cereus aethiops*, *C. hildmannianus*, *C. hankeanus*, *C. stenogonus* y *C. spegazzinii*. La similitud entre las poblaciones de *C. forbesii* y las de *C. hankeanus* indicaron que no hay evidencia suficiente que muestre que sean dos especies diferentes, por lo tanto por el principio de prioridad que rige en los tratados taxonómicos ambas entidades fueron unificadas bajo el binomio de *C. hankeanus*. Los estudios estadísticos multivariados definieron a los caracteres vegetativos como caracteres diagnósticos por ser aquellos que mejor separan a las especies analizadas. Esto resulta sumamente útil en los estudios a campo ya que los caracteres vegetativos se pueden observar y medir en cualquier momento del año.

Los modelos de distribución espacial indicaron rangos de distribución amplios en el país para algunas especies como *C. aethiops*, mientras que otras presentaron rangos más restringidos como *C. hildmannianus* y *C. spegazzinii*. Además, se definieron las ecoregiones en las que se extienden y las variables climáticas que afectan su distribución, las cuales se relacionan con la temperatura y la precipitación. Estos modelos permitieron ampliar los sitios de presencia en lugares y ecoregiones donde no habían registros y además, se registró ausencia en sitios en los que deberían encontrarse, lo que puede deberse a que aún cuando las especies tienen hábitats disponibles, no lo han podido colonizar debido a barreras ambientales y a la eliminación como consecuencia del impacto de las actividades humanas, sobre todo cuando las especies presentan una gran sensibilidad al disturbio antrópico. En cuanto a la respuesta al estrés hídrico, *C. hildmannianus* y *C. stenogonus*, mostraron ser especies sensibles al estrés hídrico, tanto la proporción de semillas germinadas como la tasa de germinación disminuyeron con la reducción en la disponibilidad de agua del sustrato, mostrando ser especies con tolerancia intermedia al estrés. Sin embargo la respuesta al estrés hídrico fue variable entre las poblaciones de *C. stenogonus* y constante entre las poblaciones de *C. hildmannianus*. Esto indicaría que la respuesta al estrés hídrico de las cactáceas es específica de las especies. Finalmente, y dado los resultados obtenidos, la presente tesis podrá ser de utilidad para establecer un esquema de conservación para este grupo de especies, ya que en la actualidad, los taxones de este género, típicamente de distribución chaqueña, están enfrentando el impacto del cambio en el uso del suelo por expansión de la frontera agropecuaria. Futuros estudios deberían incluir análisis moleculares que confirmen los resultados obtenidos por el presente trabajo y modelos de distribución que evalúen el impacto del cambio climático y el uso del suelo sobre el rango de distribución del género, para identificar si existen poblaciones de *Cereus* con mayor vulnerabilidad y establecer en ese caso áreas prioritarias de conservación.

INTRODUCCIÓN

La familia Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae, Angiospermae) comprende elementos, conspicuos y característicos de zonas cálidas y áridas del continente americano, que han captado por siglos la atención de los botánicos, fascinados por la diversidad de sus rasgos estructurales, reproductivos y ecológicos. Son plantas que presentan adaptaciones capaces de tolerar el estrés hídrico para vivir en ambientes extremos y fotosintetizan con un metabolismo CAM. Tienen una arquitectura de sus tallos muy particular con hábito y formas de crecimiento diversos. Entre las características vegetativas altamente modificadas y características de este grupo de plantas se encuentran las areolas, braquiblastos especializados con hojas reducidas a espinas y/o gloquidios y cubiertas por un indumento de tricomas multicelulares. Sus flores presentan ovario ínfero, cubierto de brácteas y/o espinas y con diferentes sistemas de polinización asociado a aves, murciélagos e insectos (Gibson y Nobel 1986; Barthlott y Hunt 1993, Mauseth 2006, Ortega-Baes et al. 2010, Vázquez-Sánchez et al. 2012).

El grupo ha desempeñado un papel fundamental en la vida social, económica y religiosa de los pueblos originarios del continente americano (Flores y Macías 2008). En la actualidad, muchas especies tienen valor de uso para las comunidades locales como plantas medicinales, fuente de alimento y materia prima para la construcción. Se han reportado alrededor de 35 especies con potencial para ser cultivadas como plantas frutícolas y como forraje para el ganado. Por otra parte, muchas especies de cactáceas son comercializadas ilegalmente como plantas ornamentales, lo que sumado a la pérdida de hábitat por el cambio en el uso del suelo (Esquivel, 2004, Ortega-Baes y Godínez-Álvarez 2006, Flores y Macías 2008, Ortega-Baes et al. 2010, Ortega-Baes et al. 2015, Goettsch et al. 2015), pone de relieve la importancia de su conservación (Ortega-Baes et al. 2010). Estas amenazas se agravan por las características ecológicas inherentes a la familia, tales como distribuciones geográficas restringidas, ciclos de vida largos, bajas tasas de crecimiento individual y un alto grado de dependencia de otras especies para procesos del ciclo de vida como la producción y dispersión de semillas y el establecimiento de plántulas (Godínez-Álvarez et al. 2003, Ortega-Baes et al. 2010, 2015).

Las cactáceas se han diversificado en diferentes ecorregiones de América, con centros de diversidad en México, los Andes Centrales (sureste de Ecuador, Perú, Bolivia, noreste de Chile y noroeste de Argentina), este de Brasil y la región comprendida por el oeste y sur de Brasil, Paraguay, Uruguay y sur y este de Argentina. (Barthlott y Hunt 1993, Ortega-Baes et al. 2010, 2015). Es una familia con una alta proporción de endemismo político, siendo los países con la más alta riqueza de especies, los países con el más alto endemismo (Ortega-Baes y Godínez-Álvarez 2006, Ortega-Baes et al. 2010).

Los estudios taxonómicos y sistemáticos sobre la familia Cactaceae se basaron en la observación comparativa de caracteres morfológicos y biogeográficos, y más recientemente en el uso de marcadores moleculares. Si bien las estructuras morfológicas pueden mostrar considerables variaciones y especialización dentro de la familia, los problemas asociados a la evolución paralela y la complejidad morfológica se reducen drásticamente a la luz de la biología molecular (Wallace 1995; Calvente et al. 2011). Históricamente, las relaciones de esta familia dentro de las Angiospermas fueron muy discutidas. Cactaceae, reconocido como un grupo monofilético, fue ubicada en el suborden Portulacineae (orden Caryophyllales) junto a otras familias de plantas suculentas como Basellaceae, Didiereaceae, Halophytaceae, Hectorellaceae y Portulacaceae. Los estudios filogenéticos han demostrado que esta última familia es parafilética y que junto a Cactaceae forman parte del clado llamado ACPT (Anacampserotaceae, Cactaceae, Portulacaceae, and Talinaceae), conformando uno de los linajes principales de Portulacineae (Nyffeler 2007, APG 2009, 2010, Nyffeler y Eggli 2010, Wang et al. 2018).

El primer y gran aporte a la historia taxonómica de las cactáceas fue conducido por Schumann (1897-1899), quien hizo contribuciones importantes al dividir la familia en tres subfamilias clásicas (Gibson et al. 1986). Actualmente la familia está dividida en cuatro subfamilias: Pereskioideae, Opuntioideae, Cactoideae y Maihuenioideae (Nyffeler 2002, Hunt et al. 2006). A escala global la subfamilia Cactoideae es la más diversa, no solo en número de especies sino también en cuanto a la diversidad de formas de crecimiento, comprendiendo más del 80% de la riqueza total de la familia (Barthlott y Hunt 1993, Nyffeler 2002, Ortega-Baes et al. 2010, Hernández-Hernández et al. 2011, Hunt 2016). Para Applequist y Wallace (2002), las relaciones entre los géneros de este

gran y complejo grupo fueron poco entendidos en el pasado, a causa de la limitada utilidad que los estudios morfológicos tenían a raíz de la convergencia de estados de caracteres frecuentes y la falta de sinapomorfías claras para las tribus. Hoy sabemos que es fuertemente apoyada como monofilética por estudios de filogenia molecular (Nyffeler 2002) y que está dividida en nueve tribus, agrupando alrededor de 130 géneros y más de 1400 especies (Hunt 2016).

En Argentina, la subfamilia Cactoideae está representada por seis de las nueve tribus reconocidas: Hylocereeae, Cereeae, Trichocereae, Notocactae, Rhipsalidae y Browningieae (Hunt 2006). Algunas de estas tribus representan linajes típicamente tropicales que registran en Argentina sus límites más australes de distribución. Este es el caso de la tribu Cereeae que se ha diversificado principalmente en las regiones tropicales de Brasil, con algunos géneros, extendido hacia el sur, asociado a ecoregiones secas como el Chaco.

El género *Cereus* Mill. se distribuye en Argentina, Bolivia, Brasil, Colombia, Guayana Francesa, Guayana, Perú, Paraguay, Surinam, Trinidad y Tobago, Uruguay, Venezuela y en la región del Caribe. Se trata de especies arbustivas o arbóreas, ramificadas en su mayoría, con ramas erectas, ascendentes o postradas. Los tallos tienen de 3 a 14 costillas desarrolladas y profundas, a menudo glaucas. Las areolas tienen pelos y numerosas espinas, y dónde no se diferencia una zona fértil (excepto en *C. mortensenii* (Croizat) D.R. Hunt & N.P. Taylor). La flor es relativamente grande, funiliforme, con el tubo floral y el pericarpelo elongados, desnudos o con algunas escamas dispersas. Las mismas son usualmente blancas y con antesis nocturna, asociándose a la polinización esfingófila (Eggli y Giorgetta 2015). El fruto es globoso, ovoide a oblongo, carnoso, desnudo, usualmente rojo y a veces amarillo, dehiscente a lo largo de una línea lateral, con restos del perianto o estilo persistente y con pulpa blanca, raramente rosa o roja. La semilla es relativamente grande, curvada, ovoide, negra y con ornamentaciones (Kiesling 1975, Anderson 2001, Hunt 2006). En la actualidad, el género comprende en América entre 25 y 34 entidades (Anderson 2001, Hunt 2006, Lodé 2015; Hunt 2016).

Las especies más comercializadas del género a nivel global son conocidas popularmente bajo el binomio *Cereus peruvianus* (L.) Mill., aunque el nombre se encuentra en desuso, ya que se considera como *nomen confusum* debido a problemas

nomenclaturales. Algunas especies de este género se cultivan relativamente desde hace poco tiempo (Nerd et al. 2002, Esquivel 2004, de Azevedo Fernandes et al. 2016). En Brasil, se cultivan desde la década de los 80, los brotes de estas plantas se usaron para la extracción de heteropolisacáridos complejos y goma utilizados en procesos de purificación de aguas residuales industriales y también en las industrias cosmética y alimentaria (de Azevedo Fernandes et al. 2016). En otros países como Israel las cultivan como recurso alimenticio (Nerd et al. 2002, Huachi et al. 2015).

En Argentina, se ha reportado el uso de algunas especies dentro de las comunidades de pueblos originarios, especialmente como alimento, como es el caso de los Chorotes, que habitan en la porción del Gran Chaco ubicada en el noroeste del país y sudoeste de Paraguay. Esta comunidad, con alrededor de 2100 personas, antiguamente consumían la parte interna del fruto de *C. spegazzinii* F.A.C. Weber, conocido por esta comunidad como niwák, junto con grasa de pescado, sal y ají. Actualmente, consumen los frutos frescos de *C. hankenaus* F.A.C. Weber ex K. Schum. (kiahátyuk), Arenas y Scarpa 2007). La pulpa de los frutos de esta cactácea conocida como ucle, también es apreciada por las familias del Chaco Seco que viven en el Parque Nacional Copo, tanto para el consumo humano como para forraje de emergencia para el ganado (C. Mamaní observación personal). Otro uso muy común de género es como ornamental, siendo preferidas las variantes fenotípicas de algunos taxones, que por su arquitectura y crecimiento son usados para plazas públicas, campos abiertos y jardines, como las variedades *tortuosus* y *montruosus* de *C. hildmannianus* K. Schum. (de Azevedo Fernandes et al. 2016, Eloi et al. 2017).

A pesar de ser un género bien conocido desde épocas pre-Lineanas, ha sido considerado uno de los más conflictivos dentro de la familia ya que originariamente se incluyeron en él a todas las cactáceas columnares, y a medida que se fueron conociendo o dando importancia a los caracteres florales se fueron segregando gradualmente. Sin embargo, la falta de información para muchos miembros de la tribu Cereeae imposibilitó definir a *Cereus* de manera adecuada, situación que permanece al presente (Kiesling 1975, Anderson 2001, Franco et al. 2017).

Historia taxonómica del género *Cereus*

El género *Cereus* es de las categorías genéricas más antiguas de la familia Cactaceae, en el cual se incluyeron gran parte de las especies conocidas hasta el momento (Britton y Rose 1920). El nombre *Cereus* proviene del latín y se traduce como “vela” haciendo referencia a su aspecto céreo. La primera referencia a una planta perteneciente al género data de 1623, en un libro publicado por Tabernaemontanus, donde se nombró e ilustró una especie proveniente de Perú llamada *Cereus peruvianus*. Sin embargo, fue descrito por primera vez por el británico Philip Miller en 1754 en la cuarta edición de su trabajo *The Garden Dictionary*, luego de que Carlos Linneo, a mediados del siglo XVIII, englobara a todas las entidades documentadas (22 especies) en un solo género llamado *Cactus* L. dentro de su obra enciclopédica *Species Plantarum* (Linnaeus 1753). Miller no solo describió a *Cereus* sino que añadió otros géneros, cambiando de esta manera, la clasificación de Cactaceae de aquella época. De este modo, los géneros conocidos hasta aquel momento fueron: *Cactus* (6 ssp.), *Cereus* (14 ssp.), *Opuntia* Mill. (14 ssp.) y *Pereskia* Mill. (1 ssp.) (Miller 1754).

Según Miller (1754), las especies de *Cereus* se caracterizaban como “especies sin hojas, de tallos gruesos y succulentos; angulosos y surcados, con espinas agudas, las flores con muchos tépalos expandidos como una caléndula; con una gran cantidad de filamentos en el centro de la flor, especiosos; con fruto carnoso, suave y similar a la de la higuera de la india, creciendo de un solo lado de la planta”. De esta manera, el grupo comprendió, en un principio, a todas las cactáceas columnares conocidas hasta el momento (*Cereus* s.l.); sin embargo, más tarde fue gradualmente segregado al conocerse en mayor detalle las estructuras florales, los frutos y las semillas (Berger 1905, Gibson y Horak 1978, Kiesling 1982). En la actualidad, el género (*Cereus* s.s.) está compuesto principalmente por especies columnares, de gran tamaño, con un bajo número de costillas profundas, con semillas grandes, muy rugosas y ornamentadas (Anderson 2001, Hunt 2006, Kiesling 2011, Franco et al. 2017).

En la obra del botánico Karl Schumann (*Gesamtbeschreibung der Kakteen* 1897-1899), *Cereus* fue incluido dentro del grupo Echinocactaeae junto a otros 9 géneros, entre ellos, *Echinopsis* Zucc. y *Epiphyllum* Haw. En este tratado, se reconoció para el género un total de 104 especies distribuidas en 30 series, en función del tamaño, forma y color de los tallos, lo que fue considerado por diversos autores como una clasificación

artificial y compleja (Berguer 1905, Britton y Rose 1920, Anderson 2001). Para Berguer (1905), la mayoría de las especies habían sido nombradas por sus autores a partir de ejemplares sin estructuras reproductivas y obtenidas en cultivo, por lo cual el conocimiento sobre varias de las especies aceptadas era demasiado pobre, por lo que se consideró necesario un nuevo reordenamiento de los grupos. Su trabajo, calificado como fundamental en la segregación del antiguo género, se basó en la división de *Cereus* en 18 subgéneros a partir del estudio de los caracteres florales, muchos de esos subgéneros serían posteriormente elevados a géneros años más tarde (Berguer 1905, Britton y Rose 1909, 1920). Uno de los subgéneros propuestos por este autor fue *Piptanthocereus* (A. Berger) Riccob., el que agrupó a las especies arborescentes, de flores grandes, acampanadas, con un perianto caedizo luego de la antesis y con el fruto desnudo. Las 21 especies comprendidas en este subgénero correspondieron a lo que hoy conocemos como *Cereus* s.s. (Kiesling 1982).

Si bien para Britton y Rose (1909), el estudio de Alwin Berguer fue por lejos la revisión más satisfactoria sobre el género *Cereus* hasta ese momento. Ellos discutieron la posición genérica de varios de los subgéneros presentados, particularmente de los grupos norteamericanos. En este trabajo publicado en Contributions from the United States National Herbarium (Britton y Rose 1909), los autores redefinieron el género *Cereus*, dejando en el mismo sólo a las especies del subgénero *Piptanthocereus*, elevando a la categoría de género a los subgéneros *Cephalocereus* Pfeiff., *Acanthocereus* (Engelm. ex A. Berger) Britton & Rose, *Selenicereus* (A. Berger) Britton & Rose, *Hylocereus* (A. Berger) Britton & Rose y *Echinocereus* Engelm. Esta publicación fue el trabajo base que precedió a la gran obra monográfica *The Cactaceae* (Britton y Rose 1920), en la cual mantienen la nueva propuesta del género, designando como lectotipo a *Cereus hexagonus* (L.) Mill. y cambiando de rango a nivel genérico a 17 subgéneros de Berguer.

Clasificaciones infragenéricas

Uno de los pioneros en dar una clasificación infragenérica fue Schumann (1897) que dividió al género en 30 series, definidos a partir de caracteres vegetativos como el tamaño, forma y color de los tallos. Lo propio hizo Berguer (1905), pero poniendo especial atención a los caracteres florales. De este modo las especies fueron agrupadas en 18 subgéneros considerados más naturales que aquellos que estableció Schumann. Si

bien ambas clasificaciones están en desuso, fueron los primeros intentos en ordenar este género tan complejo.

En 1988, un botánico alemán especializado en las cactáceas de Sudamérica, llamado Braun propuso la división del género en los subgéneros *Cereus* y *Brasilicereus* (Backeb.) P. J. Braun (Braun 1988). El subgénero *Brasilicereus* difería de *Cereus* por tener flores con escamas cortas a reducidas. Sin embargo, un año después, Taylor (1989), en su publicación sobre la delimitación genérica de la Tribu Cereeae, discutió esta clasificación por considerar que *Brasilicereus* y *Cereus* eran grupos muy distintos en cuanto a sus caracteres reproductivos y a la biología floral de sus especies.

Anteriormente, Britton y Rose (1920) habían creado a *Monvillea* Britton & Rose como género independiente para agrupar un conjunto de especies antes incluidas en *Cereus* pero con hábito y ciertos caracteres vegetativos considerados diferentes, que se distribuyen principalmente en Brasil, Argentina y Paraguay (Kiesling 2011, Oakley et al. 2015). Sin embargo, numerosos autores han indicado que su estatus como género es débil, debido a sus problemas nomenclaturales y a que sus caracteres morfoestructurales no son lo suficientemente diferentes para separarlos de *Cereus* (Braun 1988, Hunt 1988, Taylor y Zappi 1989, Anderson 2001, Hunt 2006). Bajo esta idea, Hunt (1988) transfirió *Monvillea* subgénero *Ebneria* Backeb. al género *Cereus*, dentro del subgénero *Ebneria*, incluyendo en él a todas las combinaciones de *Monvillea*. En igual sentido, Hunt y Taylor (1992) transfirieron a *Cereus* las especies de *Pilosocereus* subgénero *Oblongicarpi* Croizat y las del género *Mirabella* F. Ritter (Hunt y Taylor 1992, Franco et al. 2017).

Con base en el hábito, el número de costillas, el tamaño y forma de la flor y el hipantio, los tricomas de las areolas florales, el color del fruto, la persistencia del perianto a la madurez del fruto y el color de la pulpa, el género quedó dividido en los subgéneros *Cereus*, *Ebneria* (Bkbg) D.R. Hunt, *Mirabella* (Ritt.) N.P. Taylor, *Oblongicarpi* (Croizat) D.R. Hunt & N.P. Taylor (Hunt 2006) y *Arecesocereus* Wisnev (Areces-Mallea 2018, Wisnev 2018). Este último subgénero es el más reciente y fue creado para incluir a una nueva especie descubierta en Haití en 2017, llamada *C. haitiensis* A.R. Franck & Peguero (Areces-Mallea 2018).

Los cambios en la circunscripción de *Cereus* datan desde la primera revisión publicada por Schumann en 1899, que fue la obra más completa sobre la familia hasta la aparición de *The Cactaceae* de Britton y Rose en 1920, donde el género fue subdividido en grupos más pequeños (Franco et al. 2017). Desde entonces, diferentes autores, basados en nuevos análisis con base en caracteres morfológicos y moleculares han realizado diferentes propuestas que difieren en el número de especies consideradas como válidas. Actualmente, se reconocen para este género entre 25 y 34 especies, distribuidas en América del Sur y las Antillas (Anderson 2001, Hunt 2006, Lodé 2015, Romeiro-Brito et al. 2016, Franco et al. 2017, Ulloa Ulloa et al. 2017). Si bien la revisión más aceptada hasta la fecha pertenece a Hunt (2006), la última clasificación publicada sobre la familia fue en 2015 (Lodé 2015). Estas revisiones, junto a otras como la de Anderson (2001) y a varios *checklists* de la familia publicadas en la última década (Zuloaga et al. 2008, Hunt 2016, Ulloa Ulloa et al. 2017) pusieron en evidencia las diferencias de criterios a la hora de delimitar taxonómicamente este género. En este sentido, para Anderson (2001), el género comprende 34 especies, mientras que Hunt (2006, 2016) y Lodé (2015) citan 26. Por último, Ulloa Ulloa et al. (2017), en su revisión de las plantas vasculares de América, reconocen 32 especies.

Considerando las especies reconocidas por Hunt (2006, 2016), se detallan a continuación como están distribuidas las 26 especies en cada uno de los cinco subgéneros propuestos para el género *Cereus*. Los nombres con sus correspondientes siglas están indicados en la Tabla 1.

1-*Cereus* subg. *Cereus*: *C. bicolor*, *C. fernambucensis*, *C. hankeanus*, *C. hexagonus*, *C. hildmannianus*, *C. insularis*, *C. jamacaru*, *C. laprospermus*, *C. lanosus*, *C. pierre-braunianus*, *C. stenogonus*, *C. trigonodendron*, *C. vargasianus* y *C. yungasensis*. Este es el subgénero más diverso, distribuyéndose en casi toda Sudamérica.

2- *Cereus* subg. *Oblongicarpus*: *C. fricii*, *C. horrispinus*, *C. mortensenii* y *C. repandus*. Estas se distribuyen en el extremo norte de América del Sur, principalmente en las regiones costeras del Caribe de Venezuela y Colombia.

3-*Cereus* subg. *Ebneria*: *C. aethiops*, *C. estevesii*, *C. kroenleinii*, *C. phatnospermus*, *C. saddianus* y *C. spegazzinii*. La distribución se extiende en el sudoeste de Sudamérica, incluyendo Brasil, Bolivia, Paraguay y Argentina:

4- *Cereus* subg. *Mirabella*: *C. albicaulis* y *C. mirabella*. Este es un grupo vicariante de *Ebneria*, con distribución en el este de Brasil.

5-*Cereus* subg. *Arecesocereus*: *C. haitiensis*. Es conocida sólo para el noroeste de Haití.

El género Cereus en Argentina

Para Argentina, se han citado entre siete y cinco especies. Kiesling (Zuloaga et al. 2008) reconoce seis especies para este país (*Cereus aethiops* Haw., *C. argentinensis* Britton & Rose, *C. forbesii* Otto ex C.F. Först., *C. hankeanus* F.A.C. Weber ex K. Schum., *C. stenogonus* K. Schum. y *C. uruguayanus* R. Kiesling). Por su parte, Anderson (2001), citó para este país a *C. aethiops*, *C. argentinensis*, *C. hildmannianus*, *C. roseiflorus* Speg., *C. spegazzinii*, *C. stenogonus* y *C. validus* Haw., mientras que Hunt (2006), sólo reconoce a *C. aethiops*, *C. hankeanus*, *C. hildmannianus*, *C. spegazzinii* y *C. stenogonus*. Las diferencias en el número de especies y de nombres científicos entre los autores tienen varios orígenes. El primero de ellos está vinculado con el criterio de validez de algunas especies. Este es el caso de *C. argentinensis* que no fue considerada válida por Hunt (2006), criterio opuesto al de Kiesling (Zuloaga et al. 2008) y Anderson (2001). Otra causa de la diferencia en el número de especies se debe a que algunos taxones aunque aceptados, no son citados para Argentina, como es el caso de *C. hankeanus*, restringido a Bolivia para Anderson (2001). Por último, algunos autores incluyen dentro de *Cereus* a especies de otros géneros como *Monvillea* Britton & Rose considerado válido por Kiesling (Zuloaga et al. 2008), pero no por Hunt (2006) y Anderson (2001) quienes conservan algunas de sus especies en el género *Cereus* y a otras dentro de *Praecereus*.

Un conflicto taxonómico de las especies argentinas, está dado en lo que algunos autores denominan el complejo *Cereus validus* - *C. forbesii* - *C. hankeanus*. Para Leuenberger, citado en Hunt y Taylor (1992), *C. validus* Haw. y *C. forbesii* Förster son especies no tipificables, porque sus descripciones se basaron en materiales estéril y

cultivados en los Jardines Botánicos del Kew y Berlín, respectivamente, sin existir registros de la existencia de material tipo preservado o de ilustraciones contemporáneas. La primera de las especies en conflicto, *C. forbesii* fue nombrada por primera vez por Haworth (1831), mientras que en 1846, se hace referencia a ella por primera vez en una publicación de Salm-Reifferscheid-Dyck (1844) pero sin ningún protólogo. Más tarde, Britton y Rose (1920) aportaron una descripción más completa de *C. validus*, incluyendo a *C. forbesii* Otto ex C.F. Förster y *C. hankeanus* F.A.C. Weber ex Schumann entre sus sinónimos, y designando además, una ilustración de Gurke de 1909 como neotipo de *C. hankeanus*. El estatus de *C. validus* como nombre científico válido se mantuvo hasta la revisión de Anderson (2001), quien estableció sinonimia con *C. forbesii* y consideró a *C. hankeanus* como un taxón independiente pero distribuido fuera de los límites argentinos (Bolivia). Cuando Haworth (1831) describió a la especie *C. validus* lo hizo comparándola con *C. tetraganus* (L.) Mill. (ahora *Acanthocereus tetragonus* (L.) Mill.) por las espinas del hipantio de esta última, lo que sugiere que el ejemplar descrito no correspondía a *Cereus* s.s. Por lo tanto, *C. validus* no debería ser considerado un sinónimo de *C. forbesii*. Según Hunt (2006), *C. forbesii* debería ser un nombre rechazado por ser confuso y no tipificable. A pesar de ello, fue aceptado por Kiesling (Zuloaga et al., 2008) como un taxón muy extendido en Argentina, cuyo sinónimo es *C. validus* en el sentido de Britton y Rose (1920, *C. validus* auct. non. Haw.). De esta manera *C. forbesii* fue incorporado en el Catálogo de las Plantas Vasculares de la Argentina, con distribución en Catamarca, Chaco, Corrientes, Formosa, La Rioja, Salta y Santa Fe. Su presencia en Argentina está apoyada por ejemplares colectados en Salta, en las localidades de Hickman, Alemania y Guachipas (Kiesling, 2012, Mañurak et al. 57, CTES; Novara et al. 12363, MCNS y Novara & Kiesling 13263, MCNS). En cuanto a *C. hankeanus*, su nombre fue asignado por Weber y tomado luego por Schumann para una planta sin ramificaciones originaria de los Andes, la que floreció en Berlín en 1896, pero el material tipo no fue preservado. De acuerdo con Cárdenas (1951), *C. hankeanus* y *C. validus* tienen frutos verdes amarillentos o rojos con pulpa púrpura o magenta y se extienden por los Andes orientales del norte de Argentina y Bolivia, hasta los 2600 m s.n. Kiesling (1999, 2011b) cita a *C. hankeanus* en el país en base a los ejemplares que recolectó en los departamentos de San Pedro (Jujuy) y de La Viña (Salta), actualmente depositados en SI (Kiesling et al., 8719, nueva cita para Argentina) y MCSN (Novara & Kiesling 13222), respectivamente.

Otra discusión planteada sobre la identidad de estas especies fue publicada en Cacti in hábitat por Anceschi y Magli (2013), en la cual asignaron el nombre de *C. forbesii* a una población de *Cereus* de Catamarca en el Dique El Jumeal anteriormente reconocida por ellos como *C. hankeanus*. De acuerdo a estudios llevados a cabo en 2011, en Argentina (Córdoba y Salta) y en Bolivia (Tarija) destacaron, de conformidad con Kiesling (1999), que la mejor descripción para los taxones en cuestión es *C. forbesii*, y no *C. hankeanus*. Para ellos, la descripción de *C. hankeanus* es incorrecta, ya que tiene menos costillas o menos espinas que la población original. Por eso optaron por reintroducir *C. forbesii* y reinsertar *C. hankeanus* entre sus sinónimos.

En cuanto a *C. hildmannianus* se le reconocen actualmente dos subespecies, *hildmannianus* y *uruguayanus* (R. Kiesling) N.P. Taylor. La especie tiene varios nombres anteriores pero sobre tipificaciones inadecuadas, de las cuales la más conocida es *C. peruvianus* (L.) Mill., una especie encontrada en la costa sureste de Sudamérica, atribuida también a Jamaica. Kiesling (1982) a partir del protólogo de la especie concluyó que *C. peruvianus* descrita por primera vez por Miller hacía referencia a una especie con frutos espinosos, lo que no se corresponde con las características de *Cereus* s.s sino de *Stenocereus* (A. Berger) Riccob. Sin embargo, el nombre *C. peruvianus* fue mal aplicado a muchos taxones diferentes y actualmente es considerado como *nomen confusum* (Hunt, 2006). Los autores Britton y Rose (1920) la describieron con frutos subglobosos, amarillo anaranjados de casi 4 cm de diámetro e hicieron referencia a una especie de Perú. En este sentido *C. peruvianus* auctt non (L.) Mill, fue aplicado erróneamente años después como sinónimo de *C. hildmannianus*. Una de las variedades populares de *C. peruvianus* fue *C. peruvianus* var. *monstruosus* DC publicada en 1828 en el tratado de Prodrum, el cual se trata de una variedad fenotípica comúnmente cultivada con fines ornamentales (Britton y Rose 1920, Kiesling 1982, Eloi et al. 2017) y es similar a la forma típica excepto que a menudo las costillas son sulcadas de manera desigual, pero De Candolle expresó en su descripción original que no estaba seguro si pertenecía a dicha especie o a otra muy cercana, ya que además habían diferencias en las estructuras florales con *C. peruvianus*, lo que no pudo resolver debido a que esta especie se consideraba desconocida o poco conocida en estado natural hasta ese momento. De todas maneras, se llamó *C. peruvianus* (L.) Mill a la forma normal de *C. peruvianus* var. *monstruosus*. Kiesling concluyó que esta variedad debía ser una especie de *Cereus* s. s. y nombró a *C. peruvianus* (L.) Mill como una especie nueva bajo el binomio *C. uruguayanus* designando como holotipo a un ejemplar

del departamento de Colonia en Uruguay, que difiere de su par *C. hildmannianus* por tener flores menores entre 15 a 18 cm de largo, mientras que la segunda tiene flores de 25 cm de largo y presenta areolas siempre con espinas (Anderson 2001; Hunt 2006). Sin embargo, para los taxónomos las diferencias entre ambas especies no son las suficientes para mantenerlos como dos taxones separados, por lo que fue transferida a nivel de subespecie como *C. hildmannianus* ssp. *uruguayanus* (R. Kiesling) N.P. Taylor. Pese a esto, Kiesling en su revisión de Cactaceae para el Catálogo de las Plantas Vasculares de Argentina (Zuluoga et al., 2008) mantiene la validez de la especie propuesta en desacuerdo con Anderson (2001), Hunt (2016) y otros autores. La subespecie *hildmannianus* habitaría en Argentina, Brasil, Paraguay y Uruguay, mientras que la subespecie *uruguayanus* estaría restringida solo a Uruguay para Anderson (2001). Para Hunt (2006), la subespecie *hildmannianus* se encuentra en Brasil y Paraguay y la subespecie *uruguayanus*, en Argentina y Uruguay.

Cereus stenogonus, reconocida como entidad válida por las últimas revisiones de la familia (Anderson 2001, Hunt 2006, Lodé 2015), fue considerada anteriormente por Spegazzini como un taxón diferente de *C. argentinensis* (Britton y Rose 1920) y en la actualidad como sinónimos por casi todos los autores contemporáneos. Ambas entidades solapan sus distribuciones en Argentina, y difieren muy poco en sus caracteres vegetativos y reproductivos (Britton y Rose 1920, Anderson 2001, Burkart y Bacigalupo 2005, Hunt 2006). Publicada en 1920 por Britton y Rose, *C. argentinensis* fue tipificada con un espécimen del Chaco argentino, que no fue preservado y actualmente es considerada una especie válida por Kiesling (Zuluoga et al. 2008).

Monvillea fue un género creado por Britton y Rose (1920) en su monografía The Cactaceae, para un grupo de especies sudamericanas que había sido incluido previamente en *Cereus*. Los autores distinguieron a *Monvillea* por sus tallos más pequeños, postrados o semierectos formando una especie de matorral, flores con escamas pequeñas, marchitamiento del perianto en el ovario y por sus pequeñas semillas lisas. Posee por lo general entre 5 a 10 costillas, raro 3, así como la sección transversal que puede ser triangular, cuadrangular o pentagonal y los estambres nacen cerca de la parte distal del extremo del tubo floral. La especie designada como tipo fue *C. cavendishii* Monville, originaria de Cartagena (Colombia) donde fue encontrada de nuevo. Sin embargo, la descripción de Britton y Rose corresponde a la de una especie del Chaco argentino, de

Paraguay y Bolivia (Zuloaga y Morrone 2008), que también habita en el sur de Brasil (Taylor y Zappi 2004), *Praecereus saxicola* (Morong) N.P.Taylor (Kiesling 2010). Por lo anterior, muchos autores coincidieron en la debilidad de su estatus como género debido a los problemas nomenclaturales, como se mencionó anteriormente, además de que sus caracteres morfoestructurales no son lo suficientemente diferentes para separarlos de *Cereus*, se decidió unificarlos nuevamente (Braun 1988, Hunt 1988, Taylor y Zappi, 1989, Anderson 2001, Hunt 2006). Las especies *Monvillea spegazzini* (F.A.C. Weber) Britton & Rose y *C. spegazzinii* son consideradas por Anderson (2001) y Hunt (2006) como sinónimos dentro del género *Cereus*; pero para Kiesling (Zuloaga y Morrone 2008) que considera válido al género *Monvillea*, el nombre válido es *M. spegazzinii*.

Evaluación y delimitación taxonómica de las especies argentinas

Con el incremento de la destrucción de los ecosistemas y un alto grado de taxones aún sin describir, deben priorizarse los esfuerzos para catalogar y explicar la biodiversidad (Wiesns y Servedio 2000, Brickford et al. 2006, Cope et al. 2016). El conocimiento sobre los patrones de diversidad de Cactaceae en las escalas global y regional ha mejorado recientemente debido al creciente interés en la conservación de estas plantas. Un dato relevante a tener en cuenta es que los países con mayor diversidad de especies de esta familia son también los países con mayor riqueza de especies endémicas. Argentina es un centro importante de diversidad de Cactaceae en América y por lo tanto uno de los países prioritarios para la conservación de este grupo. (Ortega-Baes y Godínez-Alvarez 2006, Ortega-Baes et al. 2010, Ortega-Baes et al. 2015). Es por esto que para aplicar acciones de conservación, tanto *in situ* como *ex situ*, que permitan el mantenimiento de esta diversidad biológica a largo plazo, es fundamental conocer la identidad de las especies, mediante la documentación y la delimitación de las mismas, ya que las estrategias de conservación se sustentan a partir de una adecuada delimitación del tamaño poblacional, la tendencia poblacional y el rango de distribución de los taxones (Sattler et al. 2007, Li y Pritchard 2009; Primack 2008).

Las especies son unidades fundamentales en estudios sistemáticos, ecológicos, biogeográficos, evolutivos y de biología de la conservación (Sites y Marshall 2003; Wiens y Servedio 2000). La delimitación y la identificación de especies son actividades complementarias y recíprocas que han estimulado la labor de los sistemáticos durante los últimos años (Tapia 2016). Los ejercicios de delimitación y de identificación son

complejos en menor o mayor medida, dependiendo del grupo taxonómico, de las fuentes de información empleadas y de los métodos de análisis implementados (Sites y Marshall 2003, Rissler y Apodaca 2007, Wiens 2007, Edwards y Knowles 2014). Actualmente la taxonomía integra técnicas morfológicas, ecológicas, etológicas y moleculares respondiendo a múltiples preguntas (Wiens 2007, Cope et al. 2016).

La mayoría de las descripciones de especies se han basado hasta hace pocos años en lo que los sistemáticos denominaron feneticismo o taxonomía numérica, que en general han funcionado muy bien para describir la diversidad biológica (Crisci y López-Armengol 1983, Brickford et al., 2006, Juste et al. 2009). De hecho, la clasificación de las Cactaceae se basa principalmente en rasgos morfológicos y datos biogeográficos, sin embargo, si bien sus estructuras morfológicas pueden mostrar considerables variaciones y especialización, está documentado que factores como la hibridación, las distribuciones disyuntas, la poliploidía, la apogamia y el alto nivel de convergencia en este conjunto de plantas estructuralmente tan diverso, no permite una clasificación confiable basada únicamente en la morfología (Wallace 1986, Baker y Johnson 2000, Ritz et al. 2007, Calvente et al. 2011, Hernández-Hernández et al. 2011). A pesar de esto, muchos taxónomos continúan utilizando el concepto clásico, linneano o morfológico de especie. Se trata de un enfoque pragmático y útil en la mayoría de los casos, ya que la morfología es casi siempre la única fuente de información disponible en forma inmediata para clasificar a un organismo (Demaio 2012).

En Cactaceae, existen estudios en donde los análisis cuantitativos y correlativos entre los caracteres, aunque escasos, demostraron ser una herramienta de gran utilidad para el reconocimiento de grupos discretos (Baker y Johnson 2000, Arias y Terrazas 2004, Vazquez-Sanchez 2005, Arias y Terrazas 2006, Baker 2006, Muñoz-Arias 2008, Arroyo-Consultchi et al. 2010, Sánchez et al. 2013, Baker y Butterworth 2013, Menezes et al. 2015, Tapia et al. 2016). Los frutos y las semillas presentan una gran variedad de formas, tamaños y colores (Barthlot y Hunt 2000, Bewley et al. 2013). En este sentido, si bien no se ha utilizado aún la morfología de los frutos para evaluar las relaciones filogenéticas, estos podrían ser una herramienta muy útil para diferenciar grupos debido a su amplia variabilidad, entre poblaciones de una misma especie y especies dentro de un mismo género (Arias y Terrazas 2004). Se ha sugerido, además que las características de las semillas, particularmente en la familia Cactaceae, pueden tener

utilidad para evaluar las relaciones filogenéticas, al menos para algunos grupos (Metzing y Thiede 2001, Arias y Terrazas 2004). Los caracteres cuantitativos y cualitativos de las semillas y las características de la cubierta seminal han sido utilizados para diferenciar géneros, grupos dentro de géneros y especies individuales, particularmente en las Tribus Trichocereae, Cactae y Notocactae (Barthlot y Hunt 2000, Aparicio-González 2009) y también en géneros de la Tribu *Pachycereae* como *Stenocereus*, *Pachycereus* (A. Berger) Britton & Rose y *Neobuxbaumia* Backeb. (Arias y Terrazas 2004, Arroyo-Cosultchi et al. 2006, Arroyo-Cosultchi et al. 2007).

Más recientemente, se incorporaron a los estudios sistemáticos de Cactaceae las técnicas de la biología molecular, las cuales se convirtieron en una herramienta importante capaz de reflejar la acumulación de fenotipos, diferencias genéticas, de comportamiento y/o fenológicas entre linajes evolutivos, dando más estabilidad y claridad a las relaciones parentales y por lo tanto la filogenética se ha vuelto un componente crítico de la ecología moderna, particularmente para la macroecología, la ecología de comunidades y la biología de la conservación (Wallace 1986, Juste et al. 2009, Bárcenas et al. 2011, Calvente et al. 2011, Tucker et al. 2016). Los estudios filogenéticos moleculares iniciales en la familia permitieron la evaluación de la monofilia de la subfamilia Cactoideae y las relaciones filogenéticas de alto nivel dentro de esta subfamilia usando los marcadores de ADN de plástidos *rpoC1*, *trnT-trnL* y *rpl16* (Calvente et al. 2011).

Los estudios de sistemática molecular han demostrado que la subfamilia Cactoideae es monofilética. La tribu Cereeae forma parte de un grupo bien soportado denominado clado BCT, conformado por las tribus Browningiaeeae, Cereeae y Trichocereae (Applequist y Wallace 2002, Nyffeler 2002, Nyffeler y Eggli 2010, Ritz et al. 2007, Bárcenas et al. 2011, Hernández-Hernández et al. 2011, 2014). El clado BCT comprende 30 géneros y 400 especies columnares y globosas sudamericanas y cuenta con una gran diversidad de formas de crecimiento, que van desde cactáceas globosas pequeñas como *Rebutia* K. Schum. hasta grandes cactáceas columnares arborescentes como *Browningia* Britton & Rose (Nyffeler 2010). Además, se demostró que este clado consiste de un grupo basal formado por *Stetsonia* Britton y Rose y *Uebelmannia* Buining y una politomía que comprende a *Gymnocalycium* Mittler, Cereeae, Browningia y Trichocereae (Nyffeler 2002). Posteriormente, Nyffeler y Eggli

(2010) sugirieron una modificación al sistema de clasificación tradicional de la subfamilia Cactoideae reconociendo seis tribus, entre ellas la Tribu Cereeae que incluyó el clado BCT divididas en tres subtribus: Rebutiinae, Cereinae y Trichocereinae. En cuanto a la biogeografía del clado, se ha propuesto que la separación basal de *Uebelmannia* y otras especies que se distribuyen en la región montañosa del noreste de Brasil por un lado, y la distribución de las ramas superiores en las altas latitudes sobre las laderas orientales de los Andes centrales por el otro, estarían señalando que el clado BCT se originó en el noreste de Brasil y que podrían estar reemigrando a los Andes, lo que es apoyado por el hecho de que los parientes cercanos al clado también son andinos y que la subfamilia Cactoideae se habría originado hace 20 a 30 millones de años en estas formaciones rocosas (Ritz et al. 2007).

Un estudio reciente realizado por Franco et al. (2017) provee la primera hipótesis filogenética molecular para el género *Cereus*. Su análisis filogenético sobre los subgéneros basado en trnS-trnG, indicó que es un género parafilético que incluye a especies de *Praecereus* y *Cipocereus* F. Ritter. Asimismo, el estudio mostró que los subgéneros propuestos no son monofiléticos, a excepción de *Mirabella*. Además, se registró una relación estrecha entre *Praecereus* (género monofilético) y las especies del subgénero *Ebneria*. Sin embargo, el árbol filogenético mostró en particular que algunas especies de *Ebneria* están más emparentadas con el subgénero *Cereus*, como es el caso de *C. aethiops*, mientras que aquellas que habitan en el oeste de Brasil y norte del Chaco, como *C. spegazzinii*, se relacionan más con *Praecereus*. Esto es taxonómicamente importante porque estas especies correspondieron en un primer momento al género *Monvillea*, considerado obsoleto por muchos autores. Por otro lado, se demostró una estrecha relación entre el subgénero *Mirabella* y el género *Cipocereus*, ya que poseen caracteres florales similares y una distribución solapada en el este de Brasil.

Para Anderson (2001) existen pocos parámetros morfológicos conocidos para diferenciar y clasificar apropiadamente a las especies de *Cereus*. Por otra parte, no hay estudios taxonómicos numéricos sobre las especies del género y los estudios moleculares que existen enfocados en este género tan amplio, son escasos. Ante esta situación, tanto la diferenciación molecular como la taxonomía realizada con base en caracteres morfológicos deberían ser entendidas como complementarios y de este modo

los linajes moleculares podrían ser definidos por un conjunto de caracteres diagnósticos morfológicos que sean útiles para el reconocimiento rápido y preciso en campo (Juste et al. 2009, Menezes et al. 2015).

Distribución potencial de las especies

El área de distribución de una especie es una expresión compleja de su historia ecológica y evolutiva (Gaston 2003). Entre los factores que la determinan podemos citar la tolerancia y necesidades por ciertas condiciones del ambiente abiótico, la disponibilidad de otras especies con las cuales interactúan y la capacidad para dispersar y colonizar nuevos ambientes dentro de un periodo de tiempo determinado (Pulliam 2000, Peterson et al. 2005). Los predictores abióticos (topografía y clima) pueden reflejar restricciones del nicho fundamental, determinando el rango geográfico de las especies a grandes escalas (Pearson y Dawson 2003), mientras que los patrones de distribución a escala local parecen estar influenciados por interacciones bióticas (por ejemplo competencia, facilitación, entre otros), como así también por el uso del suelo y condiciones abióticas locales (microclima, tipos de suelo, contenido de nitrógeno, entre otros).

Para la gran mayoría de las especies, la información sobre distribución geográfica es limitada y en muchos casos sólo circunscripta a registros de herbarios o colecciones de museos. Estos registros están sesgados hacia ciertas regiones y en general hacia sitios que tienen mayor accesibilidad o hacia ciertos grupo taxonómicos (Soberón et al. 2007). Ellos son útiles frente a la ausencia total de información, pero no siempre resultan la mejor aproximación al conocimiento de la distribución de las especies (Hernández et al. 2006). Otro problema asociado con la calidad de los datos es que los muestreos no siempre han registrado todas las especies presentes en el sitio estudiado. Más allá de las causas que explican la distribución geográfica de una especie, la distribución *per se*, expresada en un mapa de distribución geográfica es una información de gran importancia en estudios biogeográficos, ecológicos y de planificación para la conservación de la biodiversidad. En consecuencia muchos avances se han realizado para la obtención de mapas de distribución geográfica de las especies que intentan subsanar el sesgo del uso de registros de colecciones o del uso de mapas confeccionados por especialistas.

En este sentido los Modelos de Distribución de Especies (MDS) basados en el principio del nicho ecológico representan avances significativos, a lo que debe sumarse el uso de equipos de cómputo y herramientas tecnológicas como los sistemas de información geográfica. Estos modelos estiman la probabilidad de presencia de una especie en un sitio determinado en función de un conjunto de variables predictivas como la vegetación, la topografía, el clima e inclusive las actividades humanas (Phillips et al. 2006, Soberon and Peterson 2005). A pesar de sus limitaciones, representan avances significativos que han tenido uso en las disciplinas indicadas previamente, como así también para identificar poblaciones que no son conocidas en la actualidad o que ya se han extinguido (por ejemplo por cambio en el uso del suelo), información que puede ser utilizada con fines taxonómicos, ecológicos y para establecer estrategias de conservación, tanto *in situ* como *ex situ* (Guisan y Thuiller 2005, Phillips et al. 2006, Hernandez et al. 2006, Soberón y Nakamura 2009, Aguirre-Gutiérrez et al. 2013).

El modelo MaxEnt (Phillips et al. 2006) ha mostrado ser uno de los más robustos de los que están disponibles en la actualidad, sobre todo cuando se utilizan pocos puntos de registros reales o cuando las especies son raras geográficamente, prediciendo de mejor manera el hábitat disponible para las especies (Elith et al. 2006, Hernández et al. 2006, Aguirre-Gutiérrez et al. 2013).

Germinación de semillas de Cactaceae y el estrés hídrico

El agua es esencial para la germinación de las semillas, y su disponibilidad es un factor clave que afecta tanto el porcentaje final, como el tiempo de germinación (Bradford 2002, Batlla y Benech-Arnold 2004). Así, para muchas especies que no presentan dormición, la disponibilidad de agua es el único factor que regula la germinación de las semillas cuando son expuestas a temperaturas adecuadas (Baskin y Baskin 2014). El proceso de germinación comienza con el ingreso de agua a la semilla y su absorción por parte del embrión (proceso de imbibición) y termina con la emergencia de la radícula (Bewley y Balck 1994). Para que el agua ingrese por difusión hacia el interior de la semilla es necesario que el potencial agua de la misma sea menor (es decir más negativo) que el potencial agua del sustrato. Se ha mencionado que el potencial agua crítico o umbral para que se desencadene la germinación es especie-específico, documentándose una gran variabilidad entre especies y ambientes estudiados (Fenner y Thompson 2005, Baskin y Baskin 2014).

En cactáceas se han realizado estudios sobre la respuesta germinativa a la luz y la temperatura (Rojas-Aréchiga y Vazquez-Yanez 2000, Aparicio-González 2009, Ortega-Baes et al. 2010, Flores et al. 2011, Ortega-Baes et al. 2011, Rojas-Aréchiga et al. 2013, Lindow-López 2016, Seal et al. 2017, Lindow-López et al. 2018), pero son relativamente pocos los estudios que han evaluado los efectos del estrés hídrico sobre la germinación de semillas de esta familia, observándose variaciones en las respuestas a este factor. Por ejemplo, se ha registrado que algunas especies de los géneros *Echinopsis*, *Neobuxbaumia* e *Hylocereus* son más sensibles al efecto del estrés hídrico ya que el porcentaje de germinación disminuye con potenciales hídricos de -0.4 MPa (Ramírez-Padilla y Valverde 2005, Simão et al. 2010, Lindow-López 2016), mientras que para especies de los géneros *Stenocereus*, *Pachycereus*, *Cereus* y *Echinopsis* la germinación disminuye a valores entre -0.8 y -1.3 MPa (Nolasco et al. 1996, De la Barrera y Nobel 2003, Meiado et al. 2010, Mazzola et al. 2013). En este sentido, se ha sugerido que estas variaciones estarían relacionadas con el nivel de precipitaciones o características del suelo del ambiente del que provienen (Flores y Brione 2001, Meiado et al. 2010) o bien son específicas de las especies (Baskin y Baskin 2014).

En este marco conceptual, se desarrollaron para el presente trabajo las siguientes hipótesis y objetivos:

Hipótesis

1) Los caracteres morfológicos, vegetativos y reproductivos, son útiles para diferenciar las especies argentinas del género *Cereus*, 2) Los modelos de distribución geográfica son útiles para la identificación de poblaciones no conocidas de las especies del género *Cereus* que se distribuyen en Argentina y 3) Las especies y/o poblaciones que se encuentran en ambientes húmedos tienen rangos de germinación más restringidos cuando son expuestos a potenciales hídricos más restrictivos (potenciales más negativos) que las especies y/o poblaciones de ambientes áridos y semiáridos.

Objetivo general

Generar información que permita ampliar el conocimiento en la biología de las especies del género *Cereus* en Argentina.

Objetivos específicos

1) Diferenciar morfológicamente las especies del género *Cereus* citadas para Argentina con base en análisis comparativos de caracteres vegetativos y reproductivos, verificando la validez de las mismas, 2) Modelar la distribución potencial de las especies del género *Cereus* de Argentina, 3) Identificar nuevas poblaciones de las especies del género *Cereus* a partir de los modelos de distribución potencial de las especies, 4) Evaluar si los caracteres morfométricos de las semillas pueden ser usados para diferenciar las especies, 5) Analizar el efecto del estrés hídrico sobre la germinación de las especies de *Cereus* que habitan en los ambientes húmedos del noreste de Argentina para analizarlos comparativamente con los resultados obtenidos para las especies del género presentes en los ambientes áridos y semiáridos del país .

MATERIALES Y MÉTODOS

Se revisó la literatura sobre la sistemática del género *Cereus* para recopilar información sobre las especies descriptas para Argentina, identificar las diagnósis originales (protólogos), analizar las sinonimias y estudiar los ejemplares tipo. Para el tratamiento taxonómico se consultaron las bases de datos digitales de Trópicos (Missouri Botanical Garden 2018), Jstor Global Plants (Ithaka 2018) y The Plant List (Royal Botanic Gardens, Kew and Missouri Botanical Garden 2013), como así también, se examinó material vegetal de los siguientes herbarios del país: SI, LIL, MCNS, CTES, LP, CORD y MERL. De los especímenes de herbario se tomaron fotografías, se realizaron mediciones de los caracteres morfológicos y se registró información acerca de la identificación taxonómica, y origen geográfico de los materiales. Además, durante los viajes de campaña se realizaron nuevas colecciones para documentar el material estudiado.

Con base en los resultados obtenidos en el presente trabajo se desarrolló el tratamiento taxonómico del género *Cereus* para Argentina, en el cual se presentan las descripciones de las especies y una clave dicotómica para identificarlas. La utilidad de este tipo de clave consiste en brindar una herramienta que permita resolver los interrogantes acerca de la identidad taxonómica de estas cactáceas de forma expeditiva, por ejemplo, en los estudios de campo (por ejemplo, ecológicos y taxonómicos). Estas claves dicotómicas consisten en un modelo o esquema que permite la determinación de distintas especies, a través de la comparación de dos caracteres excluyentes. Tanto la clave dicotómica como las descripciones taxonómicas aquí realizadas buscaron resolver los conflictos nomenclaturales y cubrir el vacío de información que existe sobre el género *Cereus*.

Evaluación y delimitación taxonómica de las especies argentinas

A partir de la base de registros elaborada de relevamiento de campo, información de herbarios y datos bibliográficos se seleccionaron un total de 31 poblaciones cubriendo el área de distribución del género en Argentina, en un amplio rango altitudinal desde la llanura hasta las serranías (30-2500 m.s.m.). Se efectuaron viajes a las provincias de Catamarca, Córdoba, Corrientes, Entre Ríos, Jujuy, La Rioja, Salta,

Santiago del Estero y Tucumán en diferentes épocas del año durante dos años consecutivos para las colectas y el registro de datos vegetativos y reproductivos (Tabla 2).

Habiendo delimitado anteriormente los taxones argentinos siguiendo el criterio taxonómico de Hunt (2006), a los fines comparativos de este trabajo y con el objeto de visualizar e identificar de mejor manera las asociaciones de los individuos en grupos definidos se consideraron en los análisis las siguientes especies: *C. aethiops*, *C. forbesii*, *C. hankeanus*, *C. hildmannianus* (solamente *C. hildmannianus* subespecie *hildmannianus*, ya que los pocos individuos de la subespecie *uruguayanus* muestreados solo fueron encontrados en cultivo), *C. stenogonus* (*C. argentinensis* fue incluido como un mismo grupo ya que los puntos de registro de ambos taxones se solapaban en sus áreas de distribución, además la similitud de sus rasgos hicieron difícil la tarea de delimitarlos adecuadamente en campo y en laboratorio) y *C. spegazzinni*.

En cada sitio se tomaron registros de la arquitectura de cada planta, mediciones a campo de la altura, longitud y diámetro de las ramificaciones y por último se realizó la colecta de areolas, flores y frutos para ser examinados en laboratorio. Todo el material extraído para mediciones posteriores se conservó en alcohol etílico 70° y además fue fijado en una solución de FAA. Se seleccionó un mínimo de cinco individuos como unidades taxonómicas operacionales (Operational Taxonomics Units, OTUs) por sitio, dependiendo de la accesibilidad y la abundancia de la población. Como criterio de selección, fueron escogidos al azar individuos maduros distanciados 30 metros.

Dado que las características de las espinas son importantes para distinguir entre taxones (Buxbaum 1950), se extrajeron areolas de tres áreas diferentes de cada individuo (tronco o ramificaciones basales, ramificaciones medias y ramificaciones terminales). Con esta información se elaboró un registro de la posición angular de las espinas radiales según el método de Arroyo-Consultchi et al. (2010) para determinar si existe variación individual y si es posible establecer el arreglo de espinas como carácter diagnóstico ante la falta de estructuras reproductivas. Otra estructura bien conocida para abordar relaciones sistemáticas dentro de la familia Cactaceae es la semilla. Una vez que los frutos fueran caracterizados y medidos en laboratorio, las semillas fueron separadas por individuo y población. Se seleccionaron 30 semillas por cada sitio para cuantificar sus dimensiones, se siguió la metodología de Arias y Terrazas (2004) para lo

cual se midió el largo y ancho de las semillas, la región hilo micropilar (RHM) y el ángulo formado por la RHM y el eje de mayor longitud de la semilla (Figura 2). Las areolas, flores, frutos y semillas fueron fotografiados con una escala de referencia y sus imágenes procesadas con el analizador de imágenes Image J (versión 1.50i de dominio público).

Se seleccionaron 60 variables cuantitativas y cualitativas de rasgos vegetativos y reproductivos para los análisis estadísticos (Tabla 3, Tabla 4). Las variables cualitativas utilizadas fueron únicamente las que implicaron gradualidad en el carácter, por lo que se les asignó valores ordinales discretos crecientes de acuerdo a su grado. Se elaboró una matriz (Matriz 1) con ocho caracteres de identificación usados en tratamientos taxonómico previos (Burkart y Bacigalupo 2005, Kiesling 2011b) y seis matrices adicionales que incluyeron, además, caracteres no estudiados anteriormente: matriz de datos vegetativos, para evaluar su contribución en ausencia de caracteres reproductivos (Matriz 2), ya que los vegetativos son observados en cualquier momento del año, matriz de datos vegetativos y reproductivos (Matriz 3), matriz de datos vegetativos, de frutos y semillas (Matriz 4), matriz de frutos y semillas (Matriz 5), matriz considerando únicamente caracteres de semillas (Matriz 6) y por último, matriz con dos poblaciones en gradientes latitudinales diferentes para cada especie para observar la variación en las poblaciones bajo el efecto de las condiciones ambientales a partir de los caracteres que mejor separan los grupos (Matriz 7).

La cantidad de poblaciones fue variable entre las matrices, debido a las dificultades de encontrar a los individuos en estado reproductivo en todos los sitios de muestreo. En consecuencia, se colectaron ramas y areolas para el total de las poblaciones, pero solo fue posible colectar flores de 13 sitios y frutos de 25, mientras que *C. spegazzinii* no fue observada en floración y tampoco en fructificación durante los años de muestreo. Para el análisis estadístico se calcularon los parámetros de la estadística descriptiva para todos los caracteres, se aplicó un MANOVA para realizar inferencias simultáneas sobre los efectos de los factores entre las especies y el contraste entre ellas basados en el estadístico de Wilks. A cada matriz, se le realizó un análisis discriminante (AD) para identificar el subconjunto de caracteres que separa a las especies en base a datos morfométricos y un biplot para visualizar la relación conjunta entre las observaciones y las variables. Además, un análisis de coordenadas principales

(ACoordP) para observar el efecto conjunto de los caracteres cuantitativos y cualitativos y se analizó el árbol de recorrido mínimo (ARM) para visualizar mejor las asociaciones entre los individuos en función de los caracteres considerados. El ARM se construye teniendo en cuenta las distancias y similitudes entre los valores observados en el espacio original de modo que, si dos ejemplares se parecen más entre sí, el árbol los une primero. Para algunas de las matrices se realizó un análisis de conglomerados (AC), evaluando la relación entre los sitios utilizando la matriz estandarizada, el método de agrupamiento promedio no ponderado (UPGMA) y la distancia euclídea como medida de disimilitud. Se realizó, además, una caracterización de los frutos y semillas a fin de ampliar el vacío de información sobre estas estructuras para el género. Se utilizaron los valores promedios de 3 repeticiones para cada carácter por individuo. Todos los análisis se realizaron con el paquete estadístico Infostat (Di Rienzo 2017).

Distribución potencial de las especies de *Cereus* en Argentina

Para obtener la distribución potencial de cada una de las especies en Argentina se utilizó el programa MaxEnt (Maximun Entropy; Phillips et al. 2006). El programa MaxEnt fue desarrollado para estimar la distribución probabilística de un objeto, tal como la distribución espacial de una especie (Phillips et al. 2006). Se basa en la teoría de nicho generando sectores ecológicamente similares a aquellos donde se sabe que la especie está presente. MaxEnt usa la máxima entropía como marco para generalizar observaciones específicas de la presencia de una especie. El modelo tiene como ventajas que sólo utiliza datos de presencia y un conjunto de variables ambientales que pueden ser continuas o categóricas y que puede incorporar interacciones entre las variables. Se ha comprobado que con escasas localidades de presencia el modelo tiene un buen desempeño (Pearson et al. 2007, Plissock y Fuentes-Castillo 2011).

Para usar el modelo se requieren de dos tipos de datos de entrada: los puntos de registro para cada especie y las coberturas geográficas de parámetros ambientales que pueden, potencialmente, limitar la capacidad de supervivencia de la especie en cuestión (Phillips et al. 2006). Los 207 puntos de registro que fueron utilizados para modelar la distribución potencial de las especies se obtuvieron de una base con mayor número de puntos (701) provenientes de la información geográfica de los ejemplares de herbarios del país (CORD, CTES, LIL, LP, MCNS, MERL, SI), datos bibliográficos, bases de datos digitales disponibles como GBIF (Global Biodiversity International Facility) y

registros propios (128 puntos registrados en el campo), eliminándose de esta base todos aquellos puntos duplicados, de dudosa localización o que estaban cercanos para evitar la autocorrelación espacial (Figura 3).

Las coberturas geográficas de las variables ambientales que pueden potencialmente limitar la supervivencia de las especies fueron las provistas por WorldClim (Hijmans et al. 2005). Se trabajó con 20 variables: 19 climáticas y la altitud (Tabla 5). Cada capa bioclimática tiene una resolución espacial de un kilómetro cuadrado (Hijmans et al. 2005) y fueron generadas con base en la interpolación de datos de 50 años provenientes de estaciones meteorológicas de distintos lugares del mundo. La capa de altitud fue obtenida a partir de un modelo de elevación digital creado con datos provenientes de imágenes de radar capturadas a través de Shuttle Radar Topography Mission (SRTM). Para MaxEnt la totalidad de píxeles del área de estudio constituye el espacio en donde se define una distribución de probabilidades (la probabilidad de que la especie esté presente va de 0 a 1). Se tomó como criterio que si el valor de AUC es menor que 0.7, se considera que el modelo no es efectivo para predecir la distribución de esa especie (Phillips et al. 2006). Para evaluar la efectividad del programa en predecir la distribución de cada especie se utilizaron las curvas ROC y el AUC (área bajo la curva), provistos por MaxEnt. La curva ROC (*Receiver Operating Characteristic*) representa los pares ordenados de especificidad y sensibilidad de cada pixel, que expresan la exactitud diagnóstica. Cuando se utiliza una prueba dicotómica (presencia/ausencia de la especie), la sensibilidad es la probabilidad de predecir correctamente la presencia de una especie en un píxel en que estaba presente, razón por la que también es denominada fracción de verdaderos positivos. La especificidad es la probabilidad de predecir la ausencia de una especie en un píxel en que la especie no había sido registrada y es igual al resultado de restar a uno la fracción de falsos positivos. La curva de entrenamiento representa el ajuste del modelo a los datos de muestreo. La curva de prueba indica el grado de ajuste del modelo a los datos de prueba, y supone la prueba real del poder predictivo del modelo. Una mayor exactitud diagnóstica de la predicción se traduce en un desplazamiento "hacia arriba y a la izquierda" de la curva ROC. Mientras más cerca se encuentre la línea de prueba del tope superior izquierdo mejor será el modelo para predecir la distribución geográfica potencial de cada especie. Esto sugiere que el AUC se puede emplear como un índice conveniente de la exactitud global de la prueba: la exactitud máxima.

Una vez obtenida la distribución potencial de cada especie se transformó el mapa de probabilidades en un mapa de presencia-ausencia usando el software ArcGis (Version 10.1) y utilizando como umbral de corte el percentil 10, según el cual se deja fuera de la distribución ajustada el 10% de los puntos de entrenamiento. La distribución geográfica para cada una de las especies de *Cereus* se caracterizó con base en: 1) el tamaño del rango geográfico, 2) los límites longitudinales, latitudinales y altitudinales (inferiores y superiores), 3) las provincias y las ecorregiones en las que se distribuye según Brown y Pacheco (2006) y 4) las variables ambientales mínimas y máximas.

Efecto del estrés hídrico

El efecto del estrés hídrico sobre la germinación de semillas se evaluó para dos especies del noreste de Argentina: *C. hildmannianus* y *C. stenogonus* que se distribuyen principalmente en zonas húmedas del país con precipitaciones media anuales mayores a los 1000 mm (INTA 2015, INTA 2017). Para ello, se utilizaron diferentes soluciones de Polietilenglicol (PEG 6000) siguiendo la fórmula de Michel y Kaufmann (1973). Se simularon potenciales agua de -0.4, -0.8, -1.2, -1.6, -2.0 MPa. Los tratamientos se compararon con un control preparado con agua destilada (0 MPa). Cada tratamiento constó de cuatro réplicas con 25 semillas cada una, las cuales fueron sembradas en cajas de Petri de 5 mm con papel de filtro, regadas con 2 ml de las distintas soluciones e incubadas en cámaras de germinación con control de temperatura (25 °C) y fotoperíodo (8/16 hs luz/oscuridad). El experimento se mantuvo por 30 días, registrándose diariamente el número de semillas germinadas. A fin de que el potencial hídrico permaneciera constante durante ese período, tanto el papel de filtro como la solución fueron reemplazados con las distintas soluciones a las 24 h de iniciado el experimento y luego semanalmente hasta finalizar el estudio (Ni y Bradford, 1992). Se tomó como criterio de germinación la emergencia de la radícula ($\geq 1\text{mm}$). Una vez finalizado los distintos ensayos de germinación, se evaluó la viabilidad de las semillas no germinadas cortándolas longitudinalmente con un bisturí y observándolas al microscopio óptico. Se consideraron semillas viables a aquellas que presentaron embriones blancos y turgentes. Para cada especie y población estudiada, se calculó la proporción de semillas germinadas y la tasa de germinación. Para la tasa de germinación, se graficó la proporción de semillas germinadas en función del tiempo y se estimó el tiempo

necesario para alcanzar el 50% de germinación (t_{50}). La tasa de germinación se calculó como el recíproco del t_{50} ($1/t_{50}$).

En el análisis de la germinación bajo estrés hídrico se consideró el efecto de la población, del estrés y su interacción. Los tratamientos en los que la germinación fue igual a cero para todas las réplicas no fueron incluidos en el ANOVA. Se utilizó la prueba DGC (Di Rienzo et al. 2002) para localizar las diferencias significativas entre las medias cuando los factores resultaron tener efecto significativo. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa InfoStat (Di Rienzo et al. 2017).

RESULTADOS

Evaluación y delimitación taxonómica de las especies argentinas

ya que los vegetativos son observados en cualquier momento del año, matriz de datos vegetativos y reproductivos (Matriz 3), matriz de datos vegetativos, de frutos y semillas (Matriz 4), matriz de frutos y semillas (Matriz 5), matriz considerando únicamente caracteres de semillas (Matriz 6) y por último, matriz con dos poblaciones en gradientes latitudinales diferentes para cada especie para observar la variación en las poblaciones bajo el efecto de las condiciones ambientales a partir de los caracteres que mejor separan los grupos (Matriz 7).

Caracteres usados en tratamientos taxonómicos previos

Se obtuvieron los valores de la estadística descriptiva para las especies del género (Tabla 7, Tabla 8). El análisis discriminante realizado sobre la matriz 1, para las 27 poblaciones de *Cereus* mostró que sólo la primera función tiene un autovalor mayor a 1, explicando las dos primeras funciones canónicas el 92.77% de la variación total. La primera y segunda función canónica explican respectivamente el 77.07% y el 15.70% de dicha variación (Tabla 9). La representación gráfica de estas funciones permitió verificar la definición de dos grupos significativamente diferentes (λ de Wilks $F=21.78$, $p<0.0001$, $n=192$) en base a los tres caracteres de mayor carga (altura de la planta, longitud de la primera ramificación y altura de la costilla). El eje canónico 1 muestra por un lado la separación bien definida de *C. spegazzini* del resto de las especies, esta se caracteriza por presentar alturas promedios menores a 1 m, alturas de costilla pequeñas menores a 0.90 cm y longitudes de rama hasta 70 cm, por otro lado se delimitó un segundo grupo conformado por *C. aethiops* (con rasgos comunes a *C. spegazzinii*), *C. forbesii*, *C. hankeanus*, *C. hildmannianus* y *C. stenogonus*, cuyos individuos se distribuyeron de manera continua aunque la mayoría de los asignados a *C. aethiops* y *C. stenogonus* se ubicaron en ambos extremos (Figura 4). Las tres restantes no mostraron diferencias estadísticamente significativas entre ellas a través del análisis de contraste (contraste entre *C. forbesii* y *C. hankeanus*, λ de Wilks $F=5.02$, $p=0.0001$; contraste entre *C. hankeanus* y *C. hildmannianus*, λ de Wilks $F=2.19$, $p=0.048$). Estos tres últimos taxones tienen una altura mayor alcanzando los 4 m de altura, altura de costilla hasta 2 cm y longitudes de ramas entre 35 y 40 cm. La especie *C. stenogonus* se ubicó en el extremo superior derecho

de la nube de observaciones individuales debido a que tienen una altura de costillas promedio de 3.5 cm, hasta 4 m de altura y un valor medio de 40 cm en la longitud de sus ramas. El AD permitió clasificar el 63.02% de los individuos en sus respectivas especies (Tabla 11). En la Figura 5 se encuentran los diagramas de variación de los caracteres de mayor carga. El árbol de mínimo recorrido dió información acerca de la similitud de las observaciones entre cuatro de las seis especies excepto para *C. aethiops* y *C. spegazzinii* (Figura 6). El análisis de coordenadas principales incluyó variables tales como la forma de crecimiento y el color de las ramificaciones. A través del ARM proyectado sobre el gráfico de las dos primeras coordenadas principales que en conjunto explican el 87% de la variación total, se determinó que *C. hankeanus*, *C. forbesii*, *C. stenogonus* y *C. hildmannianus* se encuentran muy cercanos entre sí con respecto a las dos especies restantes (Figura 7). La Tabla 12 muestra la matriz de distancia correspondiente.

Caracteres vegetativos

Al considerar la matriz 2, los tres primeros ejes tuvieron autovalores mayores a 1, el eje 1 explicó el 62.45% de la variación total y junto al eje 2 informaron el 81.9% de la variación entre grupos (Tabla 9). En el gráfico del análisis discriminante de la Figura 8 se visualizó la separación de grupos en base a 8 variables que fueron las de mayor carga (lambda de Wilks $F=18.57$, $p<0.0001$, 192). Las variables que más contribuyeron al eje canónico 1 fueron la distancia entre las costillas, altura o profundidad de las costillas y el número de las espinas radiales. En el eje canónico 2 las variables de mayor peso fueron el largo de las penúltimas ramificaciones, el número de costillas de las anteúltimas ramas, la distancia interareolar y el largo y ancho medio de la areola. El primer eje permitió distinguir claramente la separación de *C. aethiops* en los valores negativos del eje (especie de 7 costillas, distanciadas a 1.5 cm aproximadamente, 0.9 cm de profundidad y con 9 espinas radiales en promedio) de un grupo con distribución continua y uniforme que tiene a los individuos determinados como *C. stenogonus*, agrupados en el extremo derecho opuesto (especie con 4 costillas, cuya distancia sobrepasa los 4.5 cm, con una profundidad de casi 4 cm y con 3 espinas radiales). En el centro se observó un ordenamiento no definido entre los individuos determinados como *C. forbesii* y *C. hankeanus*. Por otro lado, el gráfico de dispersión permitió visualizar cómo el eje 2 separó a *C. spegazzinii* (individuos con 5 costillas, ramas largas de hasta 70 cm de largo, con areolas distanciadas cada 4 cm, areola pequeña de 0.4 cm de largo y 0.6 cm de ancho) y *C. hildmannianus* (con 8 costillas, ramas de 30 cm, alrededor de 2 cm de distancia interareolar, areola grande de

2.7 cm de largo y 2.8 cm de ancho). De acuerdo a la clasificación cruzada el 84.74% de los individuos se encontraban bien determinados (Tabla 13). Además, se evaluó la variación de las variables de mayor carga (Figura 9). El Árbol de mínimo recorrido mostró una longitud de segmento corta entre *C. hankeanus* y *C. forbesii*, indicando que los individuos de ambas especies son más similares entre sí. Además, ambas fueron más disímiles y equidistantes a *C. aethiops*, *C. hildmannianus* y *C. stenogonus*, mientras que la más alejada en el plano fue *C. spegazzinii* principalmente debido al largo de las anteúltimas ramificaciones y a la distancia entre los entrenudos (Figura 10). En el análisis de coordenadas principales las dos primeras componentes explicaron el 78% de la variación, el ARM no reflejó variación de los resultados anteriores al incorporar las variables cualitativas al análisis (Tabla 14, Figura 11). Por último, el análisis de conglomerados, en este caso, permitió evaluar las relaciones multivariadas entre las poblaciones muestreadas y demostró una agrupación estructurada de los sitios en función a la especie (nivel de corte =4.78), soportada por un alto coeficiente de correlación cofenética (0.935, Figura 12).

Caracteres vegetativos y reproductivos

El análisis canónico de la matriz 3, dio como resultado dos funciones canónicas que en conjunto explicaron el 100% de la variabilidad de los grupos, cuyo mayor aporte corresponde al eje 1 con el 92.82%. La Tabla 9 muestra las 17 variables que presentaron la mayor contribución relativa y que aportaron significativamente a la discriminación de los grupos (lambda de Wilks $F=6.36$, $p<0.0001$, $n=76$), 4 vegetativas y 13 reproductivas (10 caracteres florales y 3 seminales). La representación gráfica de estas dos primeras funciones (Figura 13) permitió delimitar dos grupos, la función canónica 1 separó en el lado derecho de la gráfica a los individuos de las poblaciones de *C. aethiops* y del lado izquierdo a los individuos de *C. hankeanus* y *C. forbesii*. El análisis de contraste de la varianza multivariada indicó que no existen diferencias significativas entre sus centroides y que por lo tanto hay igualdad de grupos entre ellas en función de las variables estudiadas (lambda de Wilks $F=1.66$, $p=0.0871$, $n=76$), aunque ambas se ubican en dos extremos con un bajo grado de solapamiento. Entre las variables que más contribuyen a la diferenciación, *C. aethiops* se identifica por tener hasta 7 costillas pequeñas, entre 5 y 12 espinas radiales, flores largas de 20 cm, tépalos internos de 6 a 7 cm de largo, longitud del estilo de 12 cm y entre 50 y 2000 semillas. Las especies restantes presentaron entre 5 y 6 costillas, areolas con 3 a 4 espinas radiales, flores más pequeñas de 16 cm de largo, tépalos

internos de 5 cm de largo, estilo de 8 cm y entre 700 y 5000 semillas. La Figura 14 muestra la variación de los caracteres con más carga. El 96.05% de los individuos fueron determinados correctamente en sus respectivos taxones en base a las variables analizadas (Tabla 15). Al estudiar las observaciones de los individuos a nivel poblacional para las tres especies estudiadas, se encontraron variaciones en el espacio bidimensional de las dos primeras funciones canónicas. En el AD correspondiente, se obtuvieron 12 autovalores, los dos primeros explicaron conjuntamente el 82.76% de la variación entre grupos. La primera y segunda función canónica explican respectivamente, el 66.35% y el 16.41% de dicha variación (Tabla 9). Si bien el MANOVA mostró que existen diferencias significativas entre los sitios incluso del mismo taxón (λ de Wilks $F=4.35$, $p<0.0001$, $n=76$), existe un ordenamiento de las poblaciones en función de las especies (Figura 15). Del total de variables estudiadas, 22 son las que contribuyen significativamente a la separación de los grupos (Tabla 9). En el eje canónico 1 las poblaciones de *C. aethiops* aunque bien definidas, están separadas a lo largo del eje (Amaicha y Obelisco en el lado izquierdo y Yacochuya en el lado opuesto), lo mismo se observó para las poblaciones de *C. forbesii* y *C. hankeanus*, en donde Ampascachi, La Aurora, Vipos, La Estrella, Lumbreras, Rosario de la Frontera, El Cebilar y Pampa Vieja están distribuidos en los valores negativos del eje separados de los individuos del Dique Cabra Corral y Alemania. Esta variación a nivel de sitio de colecta está dada principalmente por diferencias en los caracteres reproductivos en flores y semillas. Sobre el eje canónico 2 la separación de los sitios mantiene relación con el taxón al que pertenece, mientras que en los valores negativos del eje se agruparon las poblaciones de *C. forbesii* y *C. hankeanus*, en los valores positivos se anidaron las poblaciones de *C. aethiops*. Los individuos se clasificaron correctamente en sus sitios en un 24% (Tabla 16). Al incluir las variables cualitativas, el análisis de coordenadas principales (Tabla 17, Figura 17) mostró similitudes entre Yacochuya, Amaicha y Obelisco y por otro lado similitudes entre las poblaciones de *C. forbesii* y *C. hankeanus*, de las cuales, La Aurora fue la más distante. El árbol de mínimo recorrido mostró resultados similares (Figura 16).

Caracteres vegetativos, de frutos y semillas

El AD realizado para la matriz 4 mostró que las dos primeras funciones explican el 71.33% y 16.09% de la variación, respectivamente (Tabla 9). Con base a los caracteres que resultan de mayor carga en las primeras funciones, el gráfico de dispersión permitió

distinguir nuevamente cuatro grupos (lambda de Wilks $F=12.04$, $p<0.0001$, $n=164$), en el extremo positivo del eje 1 se distribuyeron las especies con altos valores en el número de costillas, el número de espinas radiales, el ancho medio de la areola y el ancho medio de la semilla (*C. aethiops*), por otro lado en el extremos negativo se separaron los individuos relacionados por la distancia entre las costillas, el largo del fruto y el ángulo de la región HRM de la semilla (*C. forbesii* y *C. hankeanus*) (Figura 18). El análisis de contraste del MANOVA indicó que no hay diferencias significativas entre los individuos de *C. forbesii* y *C. hankeanus* (lambda de Wilks $F=2.46$, $p=0.0005$, $n=164$). El eje 2 permitió diferenciar las poblaciones de *C. stenogonus* y *C. hildmannianus* por presentar ambas valores mayores en la distancia entre las costillas y las dimensiones de la areola (largo y ancho). En la clasificación cruzada, el 85.03% de los individuos fueron correctamente asignados a sus especies (Tabla 18). Se evaluó, además, la variación de los caracteres de mayor carga del análisis discriminante (Figura 19). El gráfico de la Figura 21 de coordenadas principales obtenido a partir de los dos primeros componentes (que en conjunto explican el 76% de la variabilidad) mostró que en el plano existe mayor similitud entre *C. forbesii* y *C. hankeanus* en términos de distancias. La matriz de distancia se encuentra en la Tabla 19. Finalmente, el dendograma obtenido a partir del análisis de conglomerados para la matriz, agrupó únicamente a los sitios de *C. aethiops* en un solo bloque, el resto no presentaron una clara separación entre los taxones, principalmente entre *C. forbesii* y *C. hankeanus* (Figura 22). El Árbol de mínimo recorrido dió resultados similares (Figura 20).

Caracteres de frutos y semillas

El Análisis discriminante realizado sobre la matriz 5 para 21 poblaciones de *Cereus*, mostró que las dos primeras funciones canónicas explican el 97.01% de la variación total, donde la primera función explica casi la totalidad de la misma con el 90.99%. La representación gráfica de estas funciones (Tabla 9, Figura 23) permitió observar que la distribución de las observaciones en el plano ocurre sin una separación en grupos definidos. Los caracteres de mayor carga estuvieron relacionados a la semilla, ellos fueron el ancho medio de la semilla, el largo del hilo del micrópilo y el ángulo formado por este y el largo de la semilla. A lo largo del eje 1, la única especie que se diferencia con algún grado de solapamiento con otras especies es *C. aethiops*, debido principalmente a que tiene las semillas más anchas hasta 1.60 mm, hilo de 0.8 mm de largo y un ángulo menor de 46°.

El resto de las especies no presenta ordenación. En la clasificación cruzada, el 50.7% de los individuos fueron correctamente asignados a sus especies (Tabla 18).

El mismo análisis realizado sobre la matriz 6 muestra resultados similares (Tabla 10, Tabla 22, Figura 25), gráficamente se observa que la distribución de los datos se muestra más continua, donde *C. aethiops* muestra mayor solapamiento con las otras especies, *C. stenogonus* se entremezcla principalmente con los individuos de *C. hildmannianus* y por otro lado los individuos de *C. forbesii* con los de *C. hankeanus*. Los dos primeros ejes explican el 98,64% de la variación total de los datos. El eje 1 y 2 explican el 77.06% y 21.58% de dicha variación respectivamente. El análisis de coordenadas principales realizado únicamente para la matriz 5 mostró que existe una separación más adecuada de las especies debido a la variabilidad de caracteres cualitativos como el color de fruto y la pulpa (Tabla 21, Figura 24). Los caracteres de mayor carga continúan siendo los mismos que para el análisis anterior. La especie *C. aethiops* sigue siendo la que mejor se separa del grupo pero no logra una ordenación más definida al evaluar únicamente los caracteres seminales.

Caracteres vegetativos y variación latitudinal

Finalmente, debido a que los caracteres vegetativos fueron los más estables para diferenciar los grupos, fueron seleccionados para el análisis discriminante realizado sobre la matriz 7, empleando los sitios o poblaciones con mayor variación del rango latitudinal para cada especie. El Análisis discriminante, mostró que las dos primeras funciones con autovalores mayores a 1, explican el 82% de la variación total. La primera y segunda función canónica explican respectivamente, el 43.03% y el 38.96% de dicha variación (Tabla 10). La representación gráfica de la figura 26 permitió verificar la definición de grupos significativamente diferentes (λ de Wilks $F=14.78$, $p<0.0001$, $n= 83$) en base a los seis caracteres de mayor carga (distancia interareolar, distancia entre las costillas, dimensiones de la areola, número de espinas radiales y el largo de la espina radial). El biplot muestra gráficamente el efecto de cada variable y su contribución en la separación de los taxones (Figura 26). El eje canónico 1 muestra por un lado, la separación clara de *C. spegazzini*, *C. hildmannianus* y *C. aethiops*. El eje 2 separa, sobre los valores positivos del mismo, a los individuos de las especies restantes, que si bien se encuentran distribuidos de manera continua ubica a *C. stenogonus* en el extremo superior del grupo, mientras que *C. forbesii* y *C. hankeanus*

nuevamente se entremezclan sin una clara ordenación. Los individuos de *C. spegazzinii* tienen distancias de entrenudos mayores que el resto con un valor promedio de 3.9 cm, *C. aethiops* se destaca por tener en promedio hasta 8 espinas radiales, *C. hildmannianus* tiene una espina radial de hasta 1.7 cm de largo mientras *C. stenogonus* sobresale por tener costillas profundas distanciadas con máximo de 5.3 cm. El AD permitió clasificar el 91.57% de los individuos en sus respectivas especies (Tabla 23).

Arreglo de las espinas en las areolas

Los arreglos de las espinas, carácter que forma parte de las variables categóricas de los análisis multivariados para las especies de *Cereus* se muestran en la Figura 27, en donde se indica los patrones encontrados para el caso de *C. spegazzinii*, que se caracteriza por tener areolas con espinas ubicadas en tres posiciones: 2, 6 y 10 en términos de ángulos horarios (arreglo 2-6-10). La especie *C. aethiops* por otra parte no presentó ningún patrón, sus espinas radiales se distribuyeron en todas las orientaciones (arreglo >10). Las areolas de *C. hildmannianus* presentaron espinas en su mayoría sobre ángulos negativos y un porcentaje de espinas en menor proporción sobre los ángulos positivos, lo cual se vió reflejado en el gráfico (arreglo 3-9). Por últimos, se encontró un arreglo común en *C. forbesii*, *C. hankeanus* y *C. stenogonus* caracterizado por la frecuencia alta de las espinas en las orientaciones 2, 4, 6, 8 y 10 (arreglo 2-10).

Caracterización de frutos y semillas

Los frutos de las especies y poblaciones estudiadas presentan seis tipos de colores diferentes en el epicarpo (amarillo, amarillo rojizo, rojizo rosado, rojo, rojo púrpura y rosa rojizo), y cinco tipos de colores de pulpa o endocarpo (blanco, rojo, rojo intenso, rojo púrpura y rosa rojizo). El 42% de las poblaciones y especies presentan frutos de color rojizo rosado y el 61% un color de pulpa rosa rojizo. En el 95% de las poblaciones y las especies el largo del fruto varía entre 0.52 y 28.65 mm y el ancho entre 0.79 y 16.69 mm, siendo la población Dique Cabra Corral de *C. hankeanus* la de frutos más largos y la población Vipos de *C. forbesii* la de frutos más anchos (Tabla 24). El número de semillas por fruto es muy variable entre poblaciones y especies; el 39% tiene entre 34 y 1104 semillas por fruto, de acuerdo al tamaño del mismo. En todas las especies, excepto en el ancho de fruto para *C. forbesii* y en el largo de fruto para *C. stenogonus*, se observaron diferencias significativas en las variables cualitativas del

fruto entre las poblaciones estudiadas ($p < 0.05$). Las especies se pueden diferenciar significativamente en función de todas las variables estudiadas ($p < 0.05$).

Todas las especies y sus poblaciones presentan semillas de color negro y presentan variaciones en la forma, tamaño y peso principalmente en función de la especie (Tabla 25). En el 74% de las especies y poblaciones, el peso de 25 semillas varía entre 0.01 y 0.04 g; siendo las poblaciones de Molinos y Yacochuya (pertenecientes a *C. aethiops*) las que presenta las semillas más pesadas y la población Vipos de *C. forbesii* la que tiene las semillas más livianas (Tabla 25). En el 64% de las poblaciones y las especies el largo varía entre 2.08 y 2.43 mm y en el 70% de las poblaciones y especies el ancho varía entre 0.95 y 1.31 mm, presentan ángulos entre 28° y 89°, siendo todas las poblaciones de *C. aethiops* las que presentan semillas más anchas y la población de Tonono (*C. hankeanus*) la de semillas más angostas. La población Hickman de *C. forbesii* y Santa Catalina de *C. hankeanus* son las que tienen semillas con ángulos más grandes. En el 96% de las especies el largo de la región hilo-micropilar (RHM) se encuentra entre 0.38 y 0.92 mm, siendo todas las poblaciones de *C. aethiops* las que presentan la mayor longitud de RHM y la población Riachuelo de *C. stenogonus* la que tiene las menores medidas (Tabla 25). Se observaron diferencias significativas en la morfología de las semillas entre poblaciones de una misma especie ($p < 0.05$), excepto en ángulo formado por la RHM en *C. aethiops*, el largo de la semilla en *C. hankeanus*, el peso de 25 semillas en *C. hildmannianus*, y el ancho, largo de la semilla y la RHM de *C. stenogonus*.

Distribución potencial de las especies de *Cereus* en Argentina

El modelo tuvo un buen desempeño en predecir la distribución potencial de las especies estudiadas, con valores de AUC mayores a 0.7 para las cinco especies: *Cereus aethiops* (AUC=0.864), *C. hankeanus* (AUC= 0.916), *C. stenogonus* (AUC=0.754), *C. hildmannianus* (AUC=0.811) y *C. spegazzini* (AUC=0.743).

De acuerdo a la prueba de Jackknife, las variables ambientales que proveen una mayor ganancia en el modelo de *C. aethiops*, cuando es usada de manera aislada, fueron la altitud y la precipitación del cuartil más frío, mientras que la variable que disminuye la ganancia cuando es omitida es la isothermalidad. En la Figura 28 se muestra el mapa de distribución potencial en probabilidades para esta especie, a partir de 81 réplicas. De

acuerdo a los valores obtenidos del umbral de corte utilizado para el mapa de presencia-ausencia, el tamaño del rango geográfico es de 544398.44 km². La especie se distribuye en 17 provincias, de las cuales cuatro en orden decreciente representan las de mayor superficie: Mendoza (76365.78 km²), La Pampa (63847.04 km²), La Rioja (61544.57 km²) y Santiago del Estero (57527.11 km²). *C. aethiops* está asociada principalmente a las ecoregiones de Chaco seco (186385.88km²) y Monte de llanura y mesetas (153266.89km²), pero también se encuentra distribuida en Monte de Sierras y Bolsones, Espinal, Selva de Yungas, Pampa, Altos Andes, Estepa Patagónica, Chaco húmedo, Puna y Selva Paranaense (Tabla 26, Tabla 27, Figura 28). La especie se distribuye en Argentina desde los -22.031965 de latitud N hasta los -53.793937 de latitud S y desde los -40.99030 de longitud E hasta los -70.460604 de longitud W, desde los 30 m s.m. hasta los 3551 m s.m.

Para *C. hankeanus*, de acuerdo a la prueba de Jackknife, las variables ambientales que más explicaron su distribución potencial fueron la altitud y las temperaturas medias del cuartil más cálido y del cuartil más frío. El mapa de distribución potencial en probabilidades de la especie se muestra en la Figura 289 en base a 108 réplicas. A partir de este modelo, el mapa de presencia-ausencia determinó que el tamaño del rango geográfico de *C. hankeanus* fue de 171039.65 km². La especie se distribuiría en 13 provincias. La mayor superficie se registró en Salta (65494.71km²), Santiago del Estero (23899.16 km²) y La Rioja (20395.14 km²). De acuerdo al modelo, la especie podría encontrarse en las ecoregiones de Chaco seco, Selva de Yungas, Monte de sierras y bolsones, Monte de llanura y mesetas, Espinal, Campo y Malezas, Chaco húmedo y Selva Paranaense (Tabla 28, Tabla 29, Figura 29). La mayor proporción del rango geográfico se encontró asociada a la ecoregión de Chaco seco (134239.14 km²) y Selva de Yungas (33368.91 km²). Dentro de los límites argentinos se extiende geográficamente desde los -21.998651 de latitud N hasta los -32.423652 de latitud S y desde los -55.182469 de longitud E hasta los -67.157470 de longitud W, hasta los 1110 m s.m.

Los resultados de la prueba de Jackknife para *C. hildmannianus* mostraron que las variables ambientales que proveen una mayor ganancia en el modelo fueron la altitud y la precipitación media anual, mientras que la variable que disminuye la ganancia es la estacionalidad de la temperatura. En la Figura 30 se muestra el mapa de distribución potencial en probabilidades para la especie a partir de 14 réplicas. De acuerdo a los valores obtenidos del umbral de corte seleccionado para el mapa de presencia-ausencia, el tamaño

del rango geográfico fue de 99758 km², un poco más restringido que el de las especies anteriores. La especie se distribuiría en 10 provincias, principalmente en el noreste del país en los territorios de Corrientes (75625.75 km²), Buenos Aires (32953.85 km²), Santa Fé (17234 km²), Formosa (16855.58 km²), Chaco (16764.67 km²) y Entre Ríos (13242.73 km²) y estaría asociada a las ecoregiones de Chaco húmedo, Esteros del Iberá, Pampa y Campos y Maleza, seguido por el Delta e islas del Paraná, Espinal, Chaco seco, Estepa patagónica, Monte de Llanuras y Selva y a la Selva Paranaense (Tabla 30, Tabla 31 y Figura 30). La especie se distribuiría en Argentina desde los -25.402505 de latitud N hasta los -38.8733224 de latitud S y desde los -55.773723 de longitud E hasta los -62.627438 de longitud W, desde los 0 m s.m. hasta los 110 m s.m.

Como resultado de la prueba de Jackknife obtenido del modelado de la distribución potencial de *C. spegazzinii*, la variable ambiental que provee una mayor ganancia en el modelo fue la temperatura media anual. Se puede observar el mapa de distribución potencial de la especie en la Figura 31. El mapa de distribución ajustado al percentil 10, muestra que el tamaño del rango geográfico es de 169748.28 km², similar a *C. hildmannianus*, pero a diferencia de esta especie, *C. spegazzinii* ocupa una extensa área del noroeste argentino. De las ocho provincias en las que se distribuiría la especie, la mayor superficie correspondería a Santiago del Estero (126977.15 km²) seguido por Salta (38582.6 km²) y estaría asociada principalmente a la ecoregión de Chaco seco, además del Chaco húmedo, Selva de Yungas, Altos Andes, Espinal y Puna (Tabla 32, Tabla 33 y Figura 31). La especie se distribuiría en Argentina desde los -21.952 de latitud N hasta los -31.375 de latitud S y desde los -58.339 de longitud E hasta los -65.227 de longitud W, desde los 70 m s.m. hasta los 1700 m s.m.

El mapa de distribución potencial de probabilidades de la especie *C. stenogonus* basado en 15 réplicas se muestra en la Figura 32. Las variables ambientales que proveen una mayor ganancia en el modelo fueron la precipitación media anual y la temperatura media anual. De acuerdo al umbral de corte aplicado al modelo para obtener el mapa de presencia-ausencia, el tamaño del rango geográfico de *C. stenogonus* fue de 232366 km². En Argentina, la especie se distribuiría en 7 provincias, ocupando la mayor superficie en Corrientes (75625.75 km²), Buenos Aires (32953.85 km²) y Santa Fé (17234 km²). De acuerdo al modelo, la especie se registró en orden decreciente en las ecoregiones de Chaco húmedo, Esteros del Iberá, Pampa, Campos y Malezas y Delta e islas del Paraná (Tabla 34,

Tabla 35 y Figura 32). Dentro de los límites argentinos, se extendería geográficamente desde los -25.336687 de latitud N hasta los -33354204 de latitud S y desde los -55.958961 de longitud E hasta los -61.924259 de longitud W, desde los 0 m s.m. hasta los 100 m s.m.

Efecto del estrés hídrico

Para todas las poblaciones de *C. stenogonus* se registró una proporción de semillas germinadas ≥ 0.93 en el tratamiento control (0 MPa), mientras que para las poblaciones de *C. hildmannianus* la germinación varió entre 0.66 y 0.74 en dicho tratamiento. La proporción de semillas germinadas estuvo fuertemente afectada por el grado de estrés al que estuvieron sometidas ($p < 0.0001$; Figura 33). Las poblaciones de *C. hildmannianus* presentaron más tolerancia al estrés hídrico que las de *C. stenogonus*. Si bien, ninguna de las especies ni poblaciones estudiadas germinó a -2 MPa, fue en las poblaciones de *C. stenogonus* donde no se registró germinación a -1.6 MPa. Las mayores proporciones de germinación se registraron en el tratamiento control (0 MPa) y -0.4 MPa, registrándose una disminución significativa en la proporción de germinación a -0.8 y a -1.2 MPa en todos los casos. Se registraron diferencias significativas en la respuesta al estrés entre las poblaciones de *C. hildmannianus* ($p=0.0435$), lo que no ocurrió entre las poblaciones de *C. stenogonus* ($p>0.9999$).

La tasa de germinación (1/t50) también varió significativamente entre tratamientos ($p < 0.0001$; Figura 33). En todos los casos, en el tratamiento control (0 MPa) se obtuvo la mayor tasa de germinación, registrándose una disminución significativa en -0.8 MPa. Para los tratamientos -1.2, -1.6 y -2 MPa no fue posible calcular las tasas de germinación por tener valores de germinación menores a 0.5. Al igual que con la proporción de semillas germinadas, se registraron diferencias significativas en la respuesta al estrés entre las poblaciones de *C. hildmannianus* ($p<0.0001$), lo que no ocurrió entre las poblaciones de *C. stenogonus* ($p=0.2653$).

Tratamiento taxonómico de las especies de *Cereus* en Argentina

1-*Cereus aethiops* Haw. Philos. Mag. Ann. Chem (7): 109–110. 1830. Tipo: Especímenes de los jardines botánicos del Kew y Chelsea. Figura 34.

Cereus chalybaeus Otto. Handbuch der Cacteenkunde 382. 1846. Tipo: no encontrado

Cereus landbeckii Philip. Gartenflora 24:162. 1875. Tipo: Taf 832 (holotipo, aquí designado)

Cereus aethiops var. *landbeckii* (Phil.) Backeb. Cactaceae Handb. Kakteen. Pereskioideae Opuntioideae 4:2333. 1960

Planta arbustiforme, de 1.5 m de altura; poco ramificada, con ramas erectas o apoyantes, azul-verdosas, ramificaciones primarias de 30-70 cm long. x 3-10 cm lat., generalmente hasta 12 (-20), cónicas hasta el ápice. Costillas 6-8 poco profundas, de 1 cm profundidad x 1 cm lat., distancia de intercostilla de 1-2.5 cm. Areola de la parte media de las ramificaciones laterales de 2 cm long. x 0.8 cm lat., distancia interareolar 2.5 (-4.5) cm. Espinas radiadas de 1.4-5 cm long. x 0.2-0.8 cm lat., espinas (5-) 9-12, negras o grisáceas, una central de 1.5-8.5 cm long. x 0.1 cm lat., erecta. Flores de 16-22 cm long., blancas. Tépalos externos 15-35 de hasta 7 cm long. x 1.5 cm lat., internos 19-40 de hasta 7 cm long. x 1.5 cm lat. Pericarpelo y receptáculos, con 1-4 escamas apenas notables, verdes. Estambres externos 300-700, filamentos externos hasta 15 cm e internos hasta 12 cm. Tubo estaminal de 1 (-3) cm long. Estigma con 11-17 (-19) ramas estigmáticas, ramas de hasta 1.7 cm long. Cavidad ovárica de 2 cm long. x 0.5 cm lat., óvulos hasta 4000. Fruto ovoide 4-9 cm long. x 2-4 cm lat., verde-casaño a rojos cuando maduro, truncado en el ápice, pulpa blanca. Semillas negras de 2.5 mm long. x 1.5 mm lat., con hilo grande y deprimido de 0.7-0.9 cm long. y ángulo entre el hilo y el largo de la semilla de 40-55 grados. Semillas entre 100-1500 (-2500).

Distribución: En Argentina, se distribuye en Buenos Aires, Catamarca, Córdoba, La Pampa, La Rioja, Mendoza, Río Negro, Salta, San Juan, San Luis, Tucumán. La distribución de acuerdo al modelo abarca además las provincias de Chaco, Formosa, Jujuy, Misiones, Neuquén y Santiago del Estero y la excluyen de Santa Fé, extendiéndose entre los 30 m s.m. hasta los 3551 m s.m. Se la encuentra en las ecoregiones de Chaco seco, Monte de llanuras y mesetas y Monte de sierras y bolsones, aunque también ocupa una pequeña porción del Chaco húmedo, la Puna y la Selva Paranaense. También fue citada en

Uruguay, aunque este último sin material de referencia. Se menciona la población tipo como natural de Brasil pero el material original no se encuentra preservado.

Fenología: De acuerdo a lo registrado, florece desde fines de diciembre a mediados de enero y sus frutos alcanzan la madurez desde febrero a marzo.

Material estudiado: ARGENTINA. **Catamarca**. Departamento Andalgalá. Andalgalá. Alt. 980 m s. m. 7-III-1950. *Vervosst* 694 (LIL). **Catamarca**. Departamento Chamental. Entre Chamental y Sierra de los Llanos a unos 3 km de la primera. 4-I-1990. *Biurrun* 3018 (SI). **Jujuy**. Departamento El Carmen. Puesto viejo. Alt. 805 m s. m. 7-VI-2006. *Guzmán, Escalier y Villagra* 2426 (MCNS). **Mendoza**. Departamento Tunuyán. 20 km al suroeste de Campo de los Andes. Alt. 1600 m s. m. 15-I-1983. *Kiesling* 216 (LIL). **Mendoza**. Departamento Las Heras. Chacra de Coria. 15-XII-2004. *Kiesling y Méndez* 10116 (SI). **Salta**. Departamento Cafayate. Frente a la Bodega Piatelli (-26.053011 S, -65.996566 O). 5-I-2017. *Mamaní, Pastrana, Zerpa y Aguirrebengoa* 006 (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento Cafayate. Ruta 68 a la altura del Obelisco (-26.005055 S, -65.787314 O). 25-II-2017. *Mamaní y González* 009 (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento Cafayate. Estancia Chimpa (-26.050936 S, -65.880103 O). *Mamaní y González* 010 (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento Cafayate. Sur de Cafayate. 24-XI-1995. *Kiesling, Ferrari y Moro* 8716 (SI). **Salta**. Departamento Cafayate. Ruta 68 a la altura del Obelisco (-26.005055 S, -65.787314 O). 29-VII-2017. *Mamaní y González* 025 (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento Cafayate. Frente a la Bodega Piatelli (-26.053011 S, -65.996566 O). 15-III-2017. *Mamaní y González* 016 (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento Cafayate. Estancia Chimpa (-26.050936 S, -65.880103 O). *Mamaní, González, López Lindow y Barrionuevo* 044 (CTES, MCNS). ARGENTINA. **Salta**. Departamento La Viña. Ruta 68, km 97-93, entre La Viña y A° Tobar. 1141 ms.m. 10-II-2010. *Novara y Kiesling* 13272 (MCNS). **Salta**. Departamento La Viña. A 1 km pasando el Puente Morales, a la mano derecha de la ruta camino a Cafayate (-25.735714 S, -65.688919 O). 29-VII-2016. *Mamaní, Gorostiaque, López y Boso Galli* 002 (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento Molinos. Ruta Provincial 53, a la salida del pueblo de Molinos. 28-II-2016. *Mamaní, Ortega, López y Sola* 001 (CTES, MCNS). **Tucumán**. Departamento Tafí del Valle. Amaicha del valle (-26.588830 S, -65.914360 O). 9-VIII-2018. *Mamaní, González, López Lindow y Barrionuevo* 045 (CTES, MCNS). **Santiago del Estero**. Departamento Copo. Parque Nacional Copo. 50 km al noroeste de Pampa de los Guanacos. 160 m s. m. *Tolaba, Trucco*

y *Nicolossi* 1396 (MCNS). **Santiago del Estero**. Departamento Pellegrini. Taco Pozo. Alt. 400 m s. m. II-1932. *Peirano* 8897 (LIL). **Santiago del Estero**. Departamento Capital. 10 km al norte de Santiago del Estero. 23-III-1972. *Erb* s/n (LIL). **San Juan**. Departamento Jachal. Ruta Nacional 150 de Rodeo a Jachal, Cuesta del Viento 1390 m s. m. 12-II-2011. *Zuluoga* 12809 (SI). **San Juan**. Departamento Valle Fértil. Entre Valle fértil y San Ramon (La Rioja). 19-IX-1995. *Biurrum* 4069 (SI).

Observación: Puede observarse que mayormente los tallos son jóvenes, eso se debe a que la parte aérea de la planta, muere después de dos a tres años, brotando en la temporada siguiente de las raíces o de tallos basales, enterrados, por lo que se comporta como una geófita con ciclo de dos a tres años (Burkart y Bacigalupo, 2005). Durante la época seca (otoño-invierno) los individuos pierden su color verde y su vigorosidad para recuperarla en la temporada de lluvias. Se ha observado que muchos de los individuos nodrizan bajo diferentes especies presentes en sus ambientes y hasta se confunden en el paisaje. Si bien no se ha cuantificado el número de reclutamiento, la cantidad de renovales observados fue muy baja.

El género *Piptanthocerus* (A. Berger) Riccob. es considerado como nombre superfluo, debido a que luego de Berguer (1905), Riccobono (1909) lo elevó a nivel de género sin tipificarlo, lo cual no fue satisfactorio pues Britton y Rose (1909) en su trabajo previo a Riccobono ya habían tipificado a *Cereus* en su trabajo.

En SGO se encuentra el ejemplar mencionado como tipo SGO 000003431 cuyos datos son Colector Landbeck s/n, 1871, Mendoza, Argentina. Identificada como tipo sin aclaración verificado por Hutchinson y Muñoz M, pero la etiqueta dice ex Horto Landbeck, por lo cual no sería un holotipo aceptado para la especie *Cereus landbeckii* por tratarse de un material no original. El ejemplar se compone solamente de una flor cerrada con su peciolo similar a la especie pero no es un documento representativo que avale fehacientemente la especie. Sobre *C. coerulescens* se considera nombre sinónimo no válido de *C. aethiops*, debido a que la descripción fue hecha con base a una planta cultivada del jardín de Salm-Dick y por lo tanto no proviene de materiales originales. En el protólogo de *C. azureus* no hay coincidencias con *C. aethiops* con respecto al color blanco de las espinas radiales y marrón oscuro de las espinas centrales y la presencia de seis costillas. Con respecto a *C. chalybaeus*, su descripción coincide muy bien con las características de

C. aehtiops pero no pudo ser consultado el protólogo de la especie, además tampoco figura un ejemplar tipo, se menciona distribuida en Argentina sin especificar localización.

Debido a que el espécimen tipo de *C. aethiops* corresponde a un ejemplar cultivado en el Jardín Botánico del Kew y a que dicho material no se encuentra preservado a la fecha, se sugeriría un cambio nomenclatural. De acuerdo a toda la información encontrada hasta la fecha sobre la historia taxonómica de la especie el nombre válido sería *Cereus landbeckii* Philip. tipificado por la ilustración de Taf 832 publicada en Gardenflora en 1875.

Nombres inválidados: *Cereus courulescens* Salm-Dyck Hort. Dick. 335. 1834. Iconografía Bot. Mag. 68. t 3922. 1841; *Cereus azureus* Parmentier ex Pfeiffer. Enumeratio Diagnostica Cactearum 86. 1837; *Piptanthocereus azureus* (Parmentier ex Pfeiffer) Ricobono. Boll. Ort. Bot. Palermo 8: 225-226. 1909; *Piptanthocereus chalybaeus* (Otto) Riccobono. Boll. Ort. Bot. Palermo 8: 227-228. 1909; *Piptanthocereus aethiops* (Haworth) F. Ritter. Kakteen Südamer. 2: 435. 1980

2- *Cereus hankeanus* F.A.C. Weber ex K. Schum. Gesamtbeschreibung der Kakteen 88. 1897. Tipo: Gurke 1909, Bliihende Kakteen 2: t. 114 (neotipo designado por Britton y Rose, 1920). Figura 35.

Cereus huilunchu Cárdenas. Succulenta (Netherlands) 1951: 49. 1951. Tipo: LIL 531543, holotipo! Cárdenas 4554, isotipos: US/BC 00115555, A 02027130!

Cereus comarapanus Cárdenas. Succulenta (Netherlands) 1956: 5. 1956. Tipo: LIL 531585, holotipo. Cárdenas 5049, isotipos: Cárdenas US Cárdenas 5049

Cereus cochabambensis Cárdenas. Cactus and Succulent Journal 42: 30. 1970. Tipo: LIL Cárdenas 6303 (no encontrado).

Planta arborescente con tronco definido, de 2-8 m de altura, poco a muy ramificada, verdosas, generalmente con 40 (-130) ramificaciones primarias, ramas de 10-70 cm long. x 5-15 cm lat. Con 5-6 (-8) costillas agudas, de 2-3 cm de profundidad x 1-2 cm lat., distancia de intercostilla de 3.5 cm. Areola de la parte media de las ramificaciones laterales de hasta 2 cm long. x hasta 2 cm lat., distancia interareolar 2.5 (-4) cm. Espinas ca. 4 (-6), amarillentas, grisáceas o castañas, de 1-2 (-8) cm long. x 0.3-0.9 cm lat., las espinas radiales se disponen formando un patrón en 5 ángulos, una central, erecta de 1.5-8.5 cm x

0.1 cm lat., a veces ausente. Flores blancas, aunque generalmente rojizas a rosadas de 12-23 cm long. Tépalos externos 12-20 (-25) de hasta 8 cm long. x 3 cm lat., internos 8 de hasta 11 cm long. x 5 cm lat. Pericarpelo y receptáculo verdes, con escamas. Estambres externos (350-) 500-800, filamentos externos hasta 15 cm de largo e internos de hasta 12 cm de largo. Tubo estaminal de 3 (-7) cm long. Estigma numeroso con 12-19 (-23) ramas estigmáticas, ramas de hasta 1.5 cm long. Cavity ovárica de 2 cm long. x 0.7 cm lat., óvulos hasta 7000. Fruto elíptico a aovado, (3-) 5-9 (-12) cm long. x 2.5-4 cm lat., rojos a rojos púrpura cuando maduro, truncado en el ápice, pulpa del mismo color. Semillas negras de 2.5 mm long. x 1.2 mm lat., con hilo de 0.5-0.9 cm long. y ángulo entre el hilo y el largo de la semilla de 55-65 grados. Entre 1000-7000 semillas.

Nombre vulgar: Es llamada popularmente como “*ucle*”, “*cardón arbóreo*”, “*cardón de la llanura*” (Kiesling, 2011b).

Distribución: Se distribuye en Argentina y Bolivia. En el país se encuentra en las provincias de Catamarca, Chaco, Córdoba, Formosa, Jujuy, La Rioja, Salta y Santa Fe. Los registros de presencia obtenidos a partir del modelo de distribución indicaron que también ocupan parte de los territorios de Corrientes, Misiones, San Luis, San Juan, Tucumán y Santiago del Estero (la presencia en estos últimos dos sitios fue corroborado a campo). Esta especie esta asociada a las ecoregiones de Chaco seco y la Selva de Yungas, desde los 50 ms.m. hasta los 1110 m s.m.

Fenología: De acuerdo a lo registrado, la floración comienza desde fines de noviembre y principios de diciembre hasta mediados de enero y sus frutos alcanzan la madurez desde febrero a marzo.

Material estudiado: ARGENTINA. **Catamarca.** Departamento San Fernando del Valle de Catamarca. Dique El Jumeal (-28.456518 S, -65.808464 O). 8-VIII-2018. *Mamaní, González, Lindow Lopez y Barrionuevo 0043* (CTES, MCNS). **Jujuy.** Departamento El Carmen. Sobre Ruta Nacional 34, a metros del empalme con Ruta Provincial 61, en el ingreso a Pampa Vieja (-24.503739 S, -65.054528 O). 15-I-2018. *Mamaní y Valda 0029* (CTES, MCNS). **Jujuy.** Departamento El Carmen. Sobre Ruta Nacional 34, a metros del empalme con Ruta Provincial 61, en el ingreso a Pampa Vieja (-24.503739 S, -65.054528 O). 2-III-2018. *Mamaní, Pastrana y González 0038* (CTES, MCNS). **Salta.** Departamento Capital. Barrio El Portezuelo. Alt. 1250 m s. m. 23-X-2005.

Novara 12283 (MCNS). **Salta**. Departamento Coronel Moldes. Dique Cabra Corral, en el Cañon del Río Juramento a 20 km de la represa sobre la Ruta Provincial 47 (-25.219632 S, -65.198900 O). 20-I-2017. *Mamaní, Pastrana y González 0007* (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento Guachipas. Ruta Nacional 68, km 80 (-25.628730 S, -65.643740 O). 20-I-2017. *Mamaní y González 0008* (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento de Guachipas. Ruta Provincial 6, 5 km antes de ingresar a la Cuesta El Cebilar (-25.607750 S, -65.504702 O). 10-XII-2017. *Mamaní, González y Zerpa 0027* (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento de Guachipas. El Cebilar 4 km antes de la Cuesta. 10-II-2010. *Novara y Kiesling 13263Bis* (MCNS). **Salta**. Departamento de Guachipas. Ruta Provincial 6, 5 km antes de ingresar a la Cuesta El Cebilar (-25.607750 S, -65.504702 O). 4-IV-2018. *Mamaní, González, Lindow López y Barrionuevo 0040* (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento General José de San Martín. Sobre Ruta Nacional 86, a 30 km al este de Tartagal (-22.414593 S, -63.528949 O). 12-XII-2016. *Mamaní, Pastrana, González y Gutierrez Ríos 0004* (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento General José de San Martín. Sobre Ruta Nacional 86, a 30 km al este de Tartagal (-22.414593 S, -63.528949 O). 2-II-2018. *Mamaní, González y Valda 0033* (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento General José de San Martín. Finca de Don Turco Molina, detrás del cementerio de Hickman (-23.211924 S, -63.574900 O). 15-I-2018. *Mamaní y Valda 0028* (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento General José de San Martín. Finca de Don Turco Molina, detrás del cementerio de Hickman (-23.211924 S, -63.574900 O). 15-I-2018. *Mamaní, González y Valda 0029* (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento La Viña. Ampascachi (-25.347047 S, -65.523710 O). 21-II-2018. *Mamaní, González y Zerpa 0034* (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento Metán. A 10 km pasando Cabeza de Buey sobre la Ruta Nacional 9 (-24.910860 S, -64.983804 O). 22-XII-2017. *Mamaní y Maita 0026* (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento Rivadavia. Ruta Provincial N° 5, a 1.5 Km de La Estrella (-23.805802 S, -64.059843 O). 2-II-2018. *Mamaní, Pastrana, González y Guitierrez Ríos 0031* (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento Rivadavia. Ruta Provincial N° 5, a 1,5 Km de La Estrella (-23.805802 S, -64.059843 O). 15-I-2018. *Mamaní y Valda 0029* (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento Rosario de la Frontera. Los Baños, a 5 km de Rosario de la Frontera (-25.835020 S, -64.916370 O). 24-XII-2016. *Mamaní y González 0006* (CTES, MCNS). **Salta**. Departamento Rosario de la Frontera. Los Baños, a 5 km de Rosario de la Frontera (-25.835020 S, -64.916370 O). 4-III-2017. *Mamaní y González 0015* (CTES, SI, MCNS). **Salta**. Departamento La Viña. Ampascachi (-25.347047 S, -65.523710 O). 10-XIII-2018. *Mamaní, González, Lindow*

López y Barrionuevo 0046 (CTES, SI, MCNS). **Salta**. Departamento Metán. A 10 km pasando Cabeza de Buey sobre la Ruta Nacional 9 (-24.910860 S, -64.983804 O). 2-III-2018. Mamaní, Pastrana y González 0039 (CTES, MCNS). **Santiago del Estero**. Departamento Guasayán. A 3 km de Santa Catalina sobre Ruta Provincial (-28.155550 S, -64.788893 O). 3-III-2017. *Mamaní y González 0014* (CTES, MCNS). **Santiago del Estero**. Departamento Guasayán. Sierras de Guasayán (-28.136982 S, -64.827178 O). 21-II-2018. *Mamaní, González y Gutierrez Ríos 0035* (CTES, MCNS). **Santiago del Estero**. Departamento La Banda. A 6 km de La Aurora sobre la Ruta Provincial 21 (-27.457393 S, -64.261415 O). 1-III-2017. *Mamaní y González 0012* (CTES, MCNS). **Tucumán**. Departamento Graneros. Taco Ralo (-27.826169 S, -65.189052 O). 28-II-2017. *Mamaní y González 0011* (CTES, SI, MCNS). **Tucumán**. Departamento Trancas. Vipos (-26.481813 S, -65.351358 O). 22-II-2018. *Mamaní, González y Gutierrez Ríos 0036* (CTES, MCNS). Tucumán. Departamento Graneros. Taco Ralo (-27.826169 S, -65.189052 O). 22-VIII-2016. *Mamaní, González y Gutierrez 0003* (CTES, MCNS). **Tucumán**. Departamento Trancas. Vipos (-26.481813 S, -65.351358 O). 22-II-2018. *Mamaní, González y Gutierrez Ríos 0036* (CTES, MCNS).

Observaciones: A lo largo de todo el rango de distribución, se observó que esta especie crece generalmente acompañada entre individuos de *Stetsonia coryne*, una cactácea columnar de mayores dimensiones, más ramificado y con mayor número de costillas, confirmando lo observado por Kiesling (2011b).

Nombres inválidos: *Cereus validus* Haw. Philosophical Magazine and Journal 10: 420. 1831. Tipo: Material cultivado no preservado; *Cereus forbesii* Otto ex C.F. Först. Handb. Cacteenk. 398. 1846. Tipo: Material cultivado en los jardines de Berlín.; *Piptanthocereus hankeanus* Ricobbono. Boll. Ort. Bot. Palermo 8:229. 1909

3- *Cereus hildmannianus* K. Sch Flora Brasiliensis 4(2): 202. 1890 Tipo: BR, Rio de Janeiro (o Minas Gerais). Taylor y Zappi 2004. CEB 281 (Lectotipo, CEB). Figura 36.

Cereus alacriportanus Pfeiffer. Enum Cact. 87. 1837 Tipo: Especímenes de Brasil cultivado de los jardines botánicos de Mónaco, no preservado.

Cereus xanthocarpus K. Schumann Gesamtbeschreibung der Kakteen 32. 1903 Tipo. Ansits 59 (Sintipo, B), Anisits 60, aparentemente no preservado

Cereus milesimus E. C. Rost Desert Plant Life 4: 43. 1932. Tipo: sin referencias

Cereus uruguayanus R. Kiesling. Tipo: Kiesling R. Darw. 24:448. 1982. Tipo: Uruguay, Dpto. Colonia, Riachuelo, 1965, Cabrera 16545 (Holotipo, LP!)

Cereus neonesiotocus (F. Ritter) P. J. Braun 1988

Cereus hildmannianus ssp. *xanthocarpus* (K. Schuman) P. J. Braun & Esteves. Succulenta 74(2): 84. 1995.

Cereus hildmannianus ssp. *uruguayanus* (R. Kiesling) N. P. Taylor 1998

Planta arborescente o arbustivo, con o sin tronco bien desarrollado, ramas con tejido altamente mucilaginoso de 1.5-5 m de altura; ramas juveniles glaucas, verdosas a la madurez, generalmente hasta 31 ramificaciones primarias, ramas de 15-34 cm long. x 7-10 cm lat. Con 7-9 costillas poco profundas (juveniles 3-5 costillas), de 2 cm de profundidad x 1-2 cm lat., distancia de intercostilla de 1-2 cm. Areola de la parte media de las ramificaciones laterales de 0.6 cm long x 0.6 cm lat., distancia interareolar 1-2 cm. Espinas radiadas ca. (4-) 6-7 (-9), rojizas a castañas, de 1-3 cm long. x hasta 0.5 cm lat., las espinas se disponen en formando un patrón en 5 ángulos, central 1 de 1-3 cm de 0.2 cm lat. Flores blancas de 10-22 cm long. Fruto ovoide 5-12 cm x 7-12 cm lat., amarillo, anaranjados o rojizos cuando maduro, pulpa blanca, se divide desde el ápice a lo largo de casi 3 líneas. Semillas negras de 2-3 mm long. x 1-1.5 mm lat., con hilo de 0.5-0.7 cm y ángulo entre el hilo y el largo de la semilla de 42-48 grados. Semillas hasta 1500.

Distribución: Se distribuye en Brasil, Paraguay, Uruguay y Argentina. En el país se extiende en Buenos Aires y Entre Ríos. Los registros de presencia obtenidos a partir del modelo de distribución indicaron que además se encuentra en Chaco, Corrientes, Córdoba, Formosa, Misiones, Río Negro, Santa Fe y porciones muy pequeñas de Santiago del Estero. Especie distribuida principalmente en el NEA, ocupa las ecoregiones de Chaco húmedo, Esteros del Iberá, Pampa y Delta e islas del Paraná. Entre 0 m s.m. hasta los 110 m s.m.

Fenología: Los registros de herbarios indican que la floración comienza en octubre hasta diciembre y según lo observado en campo la fructificación dura hasta mayo.

Material estudiado: ARGENTINA. **Entre Ríos.** Departamento Colón. Sobre Ruta Provincial 38, entre San Salvador y Ubajay (-31.731015 S, -58.413268 O). 13-V-2017. *Mamaní y González 0022* (CTES, SI, MCNS). **Entre Ríos.** Departamento Concordia. A 3.5 km del empalme de la Ruta Provincial 22 con la Ruta Nacional 14. **Entre Ríos.**

Departamento Federación. Camino a Chajarí (-30.771450 S, -58.022940 O). 13-V-2017. *Mamaní y González 0017* (CTES, SI, MCNS). BRASIL. **Campinas**. Est. De S. P., municipio de Japi-fazenda Ermida. *Silva 12090* (SI).

Nombres inválidos: *Cactus peruvianus* L. Species Plantarum 1: 467. 1753. *Cereus peruvianus* (L.) P. Miller. The Gardeners Dictionary: 8va edición 1768. *Piptanthocereus uruguayensis* F. Ritter 1979, no válidamente publicable, *Piptanthocereus xanthocarpus* (K. Schuman) R. Ritter 1979, *Piptanthocereus neonesiotocus* F. Ritter 1979

4- *Cereus spegazzinii* Monatsschrift für Kakteenkunde 9: 102. 1899. Tipo: Argentina, Chaco cerca de Colonia Resistencia, 1897, Spegazzini s.n. Figura 37.

Cereus haageanus (Backeb.) N.P. Taylor Bradleya; Yearbook of the British Cactus and Succulent Society 9: 85. 1991. Tipo: Especímenes cultivados, no designado.

Cereus anisitsii K. Schumann. Monatsschrift für Kakteenkunde 9: 167, 185. 1899. Tipo: Anisits 19 (B)

Cereus lindenzweigianus Gürk. Monatsschrift für Kakteenkunde 16: 146. 1906. Tipo: no encontrado

Monvillea spegazzinii (F.A.C. Weber) Britton & Rose. The Cactaceae; descriptions and illustrations of plants of the cactus family 2: 23, f. 22. 1920.

Monvillea anisitsii (K. Schumann) A. Berger. Kakteen 154, 343. 1929.

Monvillea lindenzweigiana (Gürke) Backeberg 1935

Monvillea ebenacantha F. Ritter. Kakteen in Südamerika 2: 512. 1980. Tipo: Ritter 1480 (Holotipo, U)

Plantas arbustiformes de menos de 2 m, azul verdosas luego jaspeado blanco, ramas ascendentes y arqueadas o casi postradas, esbeltas, poco ramificadas, de 7-13 ramificaciones, ramas de hasta 80 cm long. x hasta 2 cm lat. Con 3-6 costillas bruscamente tuberculadas a dentadas, muy poco profundas de hasta 0.2 cm de profundidad x 0.5-0.6 cm lat., distancia de intercostilla de 1 cm. Areola de hasta 0.5 cm long. x hasta 0.4 cm lat, distancia interareolar de 4 cm Espinas ca. 3, negras, cortas de 0.5-1 cm long. x 0.25-0.44 cm lat., las espinas radiales se disponen formando un patrón en 3 ángulos característicos, sin espina central. Flores blancas de 10-13 cm long. Fruto elíptico, pulpa color rojo.

Distribución: Se distribuye en Argentina, Bolivia, Brasil y Paraguay. En el país se encuentra en Chaco, Formosa y Santa Fé. Los registros de presencia obtenidos a partir del modelo de distribución indicaron que se distribuye además en Salta y Santiago del Estero, (la presencia en este último sitio fue corroborado a campo). Es una especie asociada a la ecoregión de Chaco seco, desde los 70 m s.m. hasta los 1700 m s.m.

Fenología: Los registros de herbario indican que la floración ocurre a partir de diciembre y los frutos pueden permanecer en la planta hasta setiembre.

Material estudiado: ARGENTINA. **Formosa**. Departamento Patiño. Ruta 81, 6 km al noroeste de Pozo del Tigre. 11-XII-1979. *Schinini 19597* (CTES). **Salta**. Departamento sin nombre. Entre El Puesto San Tadeo y V. del Norte. 29-VIII-1957. *Cuerzo y Morello s/n* (LIL). **Santiago del Estero**. Departamento Moreno. Weisburd. 22-IX-1917. *Castellanos s/n* (LIL). **Santiago del Estero**. Departamento Robles. La Espada. 1947. *Argañaraz 7* (LIL). **Santiago del Estero**. Departamento Copo. A la entrada del Parque Nacional Copo (-25.804884 S, -62.557814 O). 28-VII-2018. *Mamaní y González 0042* (CTES, SI, MCNS). PARAGUAY. **Chaco**. Mayor Pedro Lagarenza. 10-IV-1978. *Schinini 1978* (CTES, SI). PARAGUAY. **Chaco**. Mayor Pedro Lagarenza. 10-IV-1878. *Schinini y Bordas 14951* (CTES, SI).

Nombre inválidos: *Pipthantocereus lindenzweigianus* (Gürke) F. Ritter. 1979, *Piptanthocereus spgazzinii* (F. A. C. Weber) Riccobono. 1909

5- **Cereus stenogonus** K Sch 1899/MfK 19:165 Tipo: Paraguay, 60 km NE de San Salvador, cerca de la Estancia Santa Maria de la Sierra, 31 de junio 1898, Anisits 31 (Lectotipo, B aquí designado). Figura 38.

Cereus dayami Speg. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires 4: 480. 1905. Tipo: no designado.

Cereus argentinensis The Cactaceae; descriptions and illustrations of plants of the cactus family 2: 11, f. 12. 1920. Tipo: no preservado

Cereus roseiflorus Speg. ASCA 99:113-114. 1925 Tipo: no designado

Planta arborescente, con tronco definido, de 2-6 (-8) m de altura; ramas verdosas, ramificado con hasta 30 ramificaciones primarias, ramas de 30-60 cm long x 5-10 cm lat. Con 4-5 (7) costillas profundas, de 3-5 cm de profundidad x 1-3 cm lat., distancia de

intercostilla de 5-7 cm. Areola de la parte media de las ramificaciones laterales de 0.6 cm long. x 0.6 cm lat., distancia interareolar 2.5-3 cm. Espinas ca. 3-4 castañas, de 1.5 cm long. x hasta 0.35 cm lat., central 1 de hasta 3 cm long. x hasta 1 cm lat. Flores rosadas a rojizo de 20-22 cm long., pericarpelo 3.5 a 4 x 2 cm. Fruto de 10 cm long. x 3.5-4.5 cm lat., rojo oscuro, pupa rosa o blanca. Semillas negras de 2 mm long. x 1 cm lat., con hilo de 0.6-0.7 cm y ángulo entre el hilo y el largo de la semilla de 41-49 grados, de 300-1600 (-2000) semillas.

Distribución: Se distribuye en Argentina y Paraguay. En el país se encuentra en Chaco, Corrientes, Formosa, Misiones Salta. Los registros de presencia obtenidos a partir del modelo de distribución indicaron que además se distribuiría en Buenos Aires, Chaco, Entre Ríos, Santa Fe, mientras que deja excluida a Salta. Esta especie se extiende por diferentes ecoregiones como Espinal, Chaco húmedo, Esteros del Iberá, Pampa, Delta e islas del Paraná, Campos y malezas y Selva paranaense. La especie habita desde el nivel del mar hasta los 500 m s.m (De acuerdo al modelo llega a una altura máxima de 100 m s.m).

Fenología: De acuerdo a los registros de herbarios, florece desde finales de diciembre hasta fines de febrero y fructifica hasta mayo.

Material estudiado: ARGENTINA. **Corrientes**. Departamento Capital. Ruta Nacional 12 (-27.653060 S, -58.742786 O). 13-V-2017. *Mamaní y González 0020* (CTES, SI, MCNS). **Corrientes**. Departamento Empedrado. Ruta Nacional 12 (-27.869605 S, -58.762897 O). 13-V-2017. *Mamaní y González 0021* (CTES, SI, MCNS). **Corrientes**. Departamento Corrientes. Entre calle Roca y Avenida Maipú. 25-X-2013. *Meza Torres 161* (CTES). **Corrientes**. Departamento Goya. A 54 km antes de llegar a Goya por la Ruta Nacional 12 (-28.993601 S, -58.795770 O). 13-V-2017. *Mamaní y González 0023* (CTES, SI, MCNS). **Corrientes**. Departamento Concepción. Estancia Yatay Cora, 50 km NE de Chavarría. Aproximadamente 2 km al NE del casco. 23-X-1996. *Arbo, Cáceres, Ferrucci y Maruñak 6767* (CTES, SI). **Corrientes**. Departamento Capital. Calle Roca y Avenida Maipú. 25-X-2003. *Meza Torres 161* (CTES). **Corrientes**. Departamento Concepción. Estancia Yatay Cora, 50 km NE de Chavarría. Aproximadamente 2 km al NE del casco. 23-X-1996. *Arbo, Cáceres, Ferrucci y Maruñak 6764* (CTES, SI). **Corrientes**. Departamento Ituzaingó. 17 km al noreste de San Carlos, Estancia Rincón Chico. 14-II-1992. *Tressens, Ferrucci y Radovancich 3884* (CTES). **Corrientes**. Departamento Lavalle. 2 km al Norte

de Cerrito sobre ruta 152. 23-XI-1979. *Schinini, Vanni y Norrman 19064* (CTES). Corrientes. Departamento Mercedes. Laguna Iberá, paso picada, Reserva Natural Provincial del Iberá. 24/28-II-1989. *Tresens, Cáceres, Vanni y Zamidio 3575* (CTES). **Corrientes**. Departamento Paso de los Libres. Ruta 23, 2 km al este del Río Miriñay. 4-XI-1973. *Schinini 7825* (CTES). Corrientes. Departamento Salada. Ruta 12, 11 km al norte de Empedrado. 21-XI-1999. *Bacigalupo y Kiesling 1788* (CTES). **Formosa**. Departamento Lashi. Reserva Ecológica El Bagual. 10-XII-1999. *Giacomo 438* (CTES). **Entre Ríos**. Departamento Federación. Camino a Chajarí (-30.771450 S, -58.022940 O). 14-V-2017. *Mamaní y González 0024* (CTES, SI, MCNS). Formosa. Departamento Laishi. Reserva Ecológica El Bagual. San Francisco de Laishi. 10-XII-1999. *Giacomo 438* (CTES). **Misiones**. Departamento Leandro Alem. General Güemes, Ruta 14. 21-I-1972. *Krapovickas y Mroginske 20796* (CTES). PARAGUAY. **Cordillera**. 14 km al oeste de Arroyo y Estero (25° 8' S, 57° 12' O). 23-XII-1989. *Zardini y Velazquez 17105* (AS, MO, SI). **Caagazu**. Arroyo Yakare, a lo largo de la ruta 2. 8-II-1989. *Zardini y Velazquez 10745* (FCQ, MO, SI). Paraguari. Parque Nacional Ybycu. 21-X-1988. *Zardini 7484* (MO, PY, SI).

Nombres inválidos: *Pipthantocereus stenognus* (K. Schumann) F. Ritter 1979, *Pipthantocereus dayami* (Spegazzinii) F. Ritter. 1980

DISCUSIÓN

Desde su establecimiento como género en 1754 por Philip Miller, *Cereus* atravesó una larga historia de cambios en cuanto a su concepto y a sus límites como género. Se trata de uno de los géneros menos entendidos taxonómicamente de la familia Cactaceae (Hunt y Taylor 1992, Kiesling 2011b, Anderson 2001), la cual englobó en un principio, un gran número de especies columnares, cuyos nombres se basaron, generalmente, sobre material estéril, con descripciones incompletas y por lo tanto fueron mal tipificadas. Numerosas revisiones desde entonces contribuyeron a segregar y delimitar al género en el sentido que actualmente lo conocemos (Schumann 1899, Berguer 1905, Ricobbono 1909, Britton y Rose 1920). Propio del Neotrópico, *Cereus* es uno de los grupos con mayor rango geográfico (Franco et al. 2017), en donde Brasil (14 especies), Bolivia (7), Paraguay (7), Argentina (5) y Venezuela (5) comparten el 82% de la riqueza del género (Hunt 2016). Sin embargo, la circunscripción de este taxón genérico no es aún un tema definido, los problemas nomenclaturales de sus especies en virtud de su propia historia trae aparejado discusiones sobre cuál es el número total de entidades que constituyen el género. Tratados taxonómicos actuales de la familia Cactaceae escritos por Anderson (2001), Hunt (2006) y Lodé (2015) reconocen como válidas entre 25 a 34 especies.

Evaluación taxonómica de las especies argentinas

Caracteres usados en tratamientos taxonómicos previos

Los resultados del análisis discriminante para los caracteres vegetativos utilizados en tratamientos taxonómicos previos a este trabajo permitieron reconocer adecuadamente una sola especie (*Cereus spegazzinii*) a partir de tres caracteres morfométricos de mayor carga: la altura, la longitud de la primera ramificación y la altura de la costilla. El resto de las cuatro especies presentan grados diferentes de solapamiento, sin embargo es posible distinguir de este grupo a *C. aethiops* y *C. spegazzinii*, aunque sus límites de separación continúan siendo confusos. Un bajo porcentaje de los individuos (63.02%) fueron adecuadamente clasificados en sus propios taxones, los cuales representan el extremo de la variación morfológica de las especies. Los análisis adicionales sobre esta matriz indican que al incluir los caracteres cualitativos las especies más disímiles fueron *C. aethiops* y *C. spegazzinii*.

Las ocho variables incluidas en este análisis fueron las que Burkart y Bacigalupo (2005) y Kiesling (2011b) emplearon como diagnósticas para distinguir algunas de las especies del género en Argentina. Sin embargo, los caracteres utilizados en trabajos previos aportó solo información para separar una especie del género, por lo cual se consideraría que estos rasgos morfológicos no son suficientes para la separación de las especies. Teniendo en cuenta además que el porcentaje de individuos bien clasificados en sus taxones es bajo, lo que indicaría que el AD mostró una gran variación morfológica entre los individuos.

Caracteres vegetativos

De acuerdo a los resultados del análisis discriminante para los caracteres vegetativos empleados en este trabajo, se reconocieron a *C. aethiops*, *C. spegazzinii* y a *C. hildmannianus* con base en la distancia entre las costillas, la altura o profundidad de las costillas, el número de las espinas radiales, el largo de las penúltimas ramificaciones, el número de costillas de las penúltimas ramas, la distancia interareolar y el largo y ancho medio de la areola. Las especies *C. hankeanus* y *C. forbesii* se mantuvieron en un grupo anidado, la separación de *C. stenogonus* no está muy definida pero sus individuos muestran una mejor separación que en el caso anterior. El análisis de coordenadas principales y el árbol de mínimo recorrido mostraron que existe una relación morfológica más estrecha entre *C. hankeanus* y *C. forbesii*, traducida en una distancia más corta entre ambas, mientras que el resto de los taxones se encuentran más bien alejados. Además, el dendrograma realizado con las poblaciones muestreadas confirmó la separación de cuatro especies, mostrando de nuevo que *C. hankeanus* y *C. forbesii* son muy similares entre sí.

Caracteres vegetativos y reproductivos

Los resultados de los análisis estadísticos al evaluar los caracteres vegetativos y reproductivos de tres de las especies de *Cereus*, muestran nuevamente que *C. aethiops* es muy diferente de *C. hankeanus* y *C. forbesii* y que ambas presentan similitud en sus rasgos morfométricos. Este resultado se basa en la influencia de cuatro caracteres vegetativos y 13 reproductivos. La población de Yacochuya, por su parte es claramente la más disímil entre las poblaciones de *C. aethiops*, mientras que las poblaciones del Dique Cabra Corral y Alemania lo son entre las poblaciones de *C. hankeanus* y *C.*

forbesii. La inclusión de los caracteres cualitativos dió como resultado que la población de *C. hankeanus* de La Aurora se diferenciara del resto de las poblaciones, básicamente por el color de las flores (rojo púrpura).

Se encontraron cuatro caracteres vegetativos, diez caracteres florales y 2 caracteres seminales con los valores más altos en las cinco funciones canónicas, permitiendo discriminar a las especies estudiadas, por lo que pueden considerarse en su conjunto como diagnósticos. Ellos fueron: distancia entre las costillas de las penúltimas ramificaciones, número de espinas radiales, número de costillas y ancho de la areola, largo de la flor, largo del tubo floral, largo y ancho de los tépalos internos del ciclo interno, largo de los tépalos internos del ciclo externo y ancho de los tépalos externos del ciclo interno, largo del receptáculo, largo de los filamentos internos, ancho de la semilla y ángulo entre la RHM y el largo de la semilla. Los seis caracteres siguientes también muestran una importancia relativa en la separación de las especies, ellos son: la altura de la planta, el largo de las penúltimas ramificaciones, distancia interareolar, altura de la costilla, el largo de la areola y el peso de 25 semillas.

Caracteres vegetativos, de frutos y semillas

Los análisis multivariados realizados para los caracteres vegetativos y de fruto permitieron reconocer que *C. aethiops*, *C. stenogonus* y *C. hildmannianus* son claramente distintivas del resto de las especies, a través del número de costillas de las penúltimas ramas, la distancia interareolar, la distancia entre costillas, el número de espinas radiales, el ancho de la areola, el ángulo entre la RHM y el largo de la semilla, y el ancho medio de la semilla. La evaluación de los caracteres cualitativos y cuantitativos dentro del análisis indicaron que la similitud entre *C. hankeanus* y *C. forbesii* es muy estrecha, que *C. stenogonus* si bien esta alejada de *C. hildmannianus*, guardan mayor similitud entre ellas y que la especie más disímil es *C. aethiops*. El dendograma confirmó la delimitación de esta última especie, pero mostró cierta similitud entre las poblaciones del resto de las especies.

Caracteres de frutos y semillas

La morfología de los frutos y las semillas varía entre las diferentes divisiones, clases y familias de plantas. Incluso dentro del mismo género se observan diferencias entre las especies asociadas en muchos casos con el hábitat (Bewley et al. 2013). En la

familia Cactáceae se han estudiado particularmente las variaciones en las características de las semillas a fin de poder emplearlas en estudios filogenéticos. En la tribu Trichocereae, Aparicio-González (2009) señaló que los caracteres seminales permitieron definir grupos dentro de la tribu Trichocereae y dentro del género *Echinopsis*, al igual que Friedrich y Glaetzle (1983), quienes indicaron que el tamaño y la forma de la semilla, y la forma y la posición del hilo, tienen utilidad para diferenciar grupos dentro del género. A su vez, para el género *Pachycereus*, Arias y Terrazas (2004) mostraron una amplia variación en el tamaño de las semillas entre las especies estudiadas, especialmente para los valores medios de longitud que son similares a las especies pertenecientes a las subfamilias Opuntioideae y Pereskioideae (Barthlott y Hunt 2000). Los resultados de este trabajo, difieren de lo obtenido en las tribus, familias y subfamilias antes mencionadas. En todas las especies y poblaciones estudiadas del género *Cereus* se observan variaciones en las características morfológicas tanto de frutos como semillas, exceptuando el color de las semillas que en todos los casos fue negro, tal como se observa con el color de los frutos y la pulpa entre especies del NOA (*Cereus aethiops*, *C. forbesii* y *C. hankeanus*) y del NEA (*C. hildmannianus* y *C. stenogonus*) con frutos y pulpas de tonalidades rojizo-rosadas y frutos blancos con pulpas en tonalidades amarillas respectivamente. Además la gran mayoría de los caracteres cuantitativos observados tanto en frutos como en semillas presentaron diferencias significativas entre poblaciones de una misma especie, lo que indicaría que podrían estar asociadas a variaciones a lo largo del rango de distribución. Sin embargo, en la evaluación multivariada de las variables cuantitativas y cualitativas, los resultados indicaron que los caracteres morfológicos de fruto y semilla por sí solos no son buenos para la separación y diferenciación de los taxones.

Caracteres vegetativos y variación latitudinal

El análisis discriminante para los caracteres vegetativos de las poblaciones colectadas en los extremos del gradiente latitudinal mostró resultados similares, las variables de mayor carga fueron la distancia de entrenudos, la distancia entre las costillas, las dimensiones de la areola, el número de espinas radiales y el largo de la espina radial. Los análisis permitieron reconocer a *C. spegazzini*, *C. hildmannianus* y *C. aethiops*, mientras que *C. stenogonus* se separó con cierto grado de solapamiento y *C. hankeanus* y *C. forbesii* estuvieron muy relacionados morfológicamente.

De todas las matrices evaluadas los caracteres vegetativos mostraron mayor estabilidad al separar las especies, información que es sustancialmente útil ya que éstos son los observados en cualquier momento del año e incluso están casi siempre en los ejemplares de herbario. Es importante resaltar además que la floración de las especies de este género es muy breve, pues se produce en un periodo corto (una a dos semanas) del año y permanecen abiertas desde las primeras horas del atardecer hasta la madrugada siguiente. Si bien la observación y colecta de frutos es mucho más factible, ya que desde la formación hasta la maduración de los mismos hay un periodo aproximado de dos meses, los caracteres de fruto y semilla no mostraron buenos resultados en la separación de los taxones. De acuerdo a estos resultados, los 19 caracteres vegetativos morfométricos empleados fueron útiles para separar al menos cuatro de las seis entidades analizadas, encontrándose nueve de mayor relevancia presentes en casi todos los análisis.

En todos los casos *C. forbesii* y *C. hankeanus* resultaron más similares morfológicamente entre sí que con las cuatro especies restantes. Esta similitud apoya la propuesta de Hunt (2006) y nuestra idea original de que ambas especies son sinónimos. Las poblaciones del Dique Cabra Corral es la más disímil entre las poblaciones de *C. hankeanus*, lo que podría interpretarse como una forma geográfica, lo mismo ocurre con la población de Alemania que fue citada como *C. forbesii*, ambas muy cercanas según el árbol de recorrido mínimo. No se reconocen como variedades o subespecies de la misma, ya que se encontró que los individuos de estas poblaciones son muy variables en sus caracteres vegetativos y no se separan en la representación gráfica del análisis discriminante por especie. Debido a la similitud encontrada entre estas especies, los resultados encontrados difieren de lo expuesto por Kiesling (2011b), que diferencia a ambas por las características de las ramificaciones primarias, el diámetro de las ramas y la ecoregión en la que habita. Mientras que para este autor, *C. hankeanus* tiene plantas de tronco y ramas más delgadas que su par (diámetro de 5 cm), con pocas ramificaciones, usualmente de 2 a 10 y se distribuye en el Chaco y las Yungas, la especie *C. forbesii* se distingue por tener plantas robustas con copa densa, ramas de 5 a 10 cm de diámetro, que se distribuyen en el Chaco occidental. Kiesling (2011b) aclara en su trabajo que es posible que las plantas que observó correspondan a ejemplares de *C. forbesii*, con un aspecto diferente debido a que crecen en sitios sombreados. Sin embargo, aquí se demuestra que ambas especies no pueden ser separadas en taxones

diferentes usando los caracteres que históricamente se habían usado para reconocerlas. El uso de un mayor número de caracteres confirma este resultado.

La especie *C. aethiops* se distingue de *C. forbesii* y *C. hankeanus* por la altura de la planta, el color del tallo, la altura de costillas y a la disposición de las espinas. . Algunos de estos caracteres también fueron usados por Kiesling (2011b). Conjuntamente con *C. spegazzinii*, representa la especie mejor delimitada por el presente estudio. Ambas especies pertenecen al subgénero *Ebneria* y comparten características como la altura de la planta, la altura de la costilla, la distancia entre costillas y la altura de éstas. Este resultado apoya lo indicado por Hunt (2006), en cuanto a la definición de cada subgénero. Según este autor, las especies incluidas en este subgénero se caracterizan por ser plantas arbustivas que forman matorrales, con ramas ascendentes, delgadas, costillas bajas, pocas a muchas. De acuerdo al estudio filogenético de Franco et al. (2017) algunas especies del subgénero *Ebneria* están más emparentadas con el subgénero *Cereus*, como *C. aethiops*, mientras que aquellas que habitan en el oeste de Brasil y norte del Chaco, como *C. spegazzinii* se relacionan más con *Praecereus*, demostrando que el subgénero *Ebneria* es parafiletico. Los resultados del presente estudio muestran que la especie *C. spegazzinii* es la única bien delimitada en todos los análisis y distante a todas las demás, pero para una mejor comprensión de las relaciones parentales de esta especie, debería incluirse a los análisis, individuos de *Praecereus saxicola* (= *Monvillea cavendishii*).

De acuerdo a los resultados de este trabajo, la especie *C. hildmannianus* se diferencia de las otras especies por la altura de la planta, el largo de las penúltimas ramificaciones, el número de espinas radiales, la distancia de entrenudos, el ancho de la areola y ancho de la semilla. Ambos resultados muestran que no hay fenotipos intermedios y que, con base a caracteres morfométricos, no hay evidencia suficiente de la existencia de subespecies o variedades, como ocurre en otras especies de cactáceas en los que el uso de los análisis multivariados apoyó el reconocimiento de categorías infraespecíficas como es el caso de *Escobaria guadalupensis* (Baker y Johnson 2000) y *Opuntia cantabrigiensis* (Muñoz-Urías et al. 2008). Los análisis de los protólogos de *C. hildmannianus* (Schumann 1890) y *C. uruguayanus* (Kiesling 1982) se basan aparentemente en tipos similares, donde las principales diferencias se encuentran en la altura de la planta, el número de costillas, la ausencia de espinas al menos en el estadio

juvenil y la longitud de las flores. Sin embargo, para autores como Anderson (2001), Hunt (2006) y Lodé (2015) estas diferencias no son las suficientes para mantenerlos como dos taxones separados. Según Anderson (2001) los individuos colectados deberían corresponder a *C. hildmannianus* ssp. *hildmannianus* mientras que para Hunt (2006) podrían pertenecer de acuerdo a su distribución a cualquiera de las dos subespecies. Debido a que para este autor la diferencia entre ambas categorías infraespecíficas se encuentra en la longitud de la flor, sería necesario incluir a los análisis, mediciones de las flores de la especie para contar con toda la lista de caracteres comparativos necesarios.

La especie *C. stenogonus* se separó de las restantes cinco especies del género a través del número de costillas, distancia interareolar, distancia entre las costillas, alto de las costillas, largo y ancho de la areola, ancho de la espina radial, y ancho de la semilla. Según las descripciones de Kiesling (Zuloaga et al. 2008) y Hunt (2001), ésta especie junto a *C. argentinensis* difieren en la altura, el diámetro de las ramificaciones, la profundidad de las costillas, el número de espinas, el tamaño de la areola y el largo de las espinas. Siendo estos taxones simpátricos al menos en la provincia de Corrientes, provincia a la que pertenecen las poblaciones colectadas en este trabajo y de acuerdo a las características de los individuos estudiados, las poblaciones corresponden a *C. stenogonus* y no a *C. argentinensis*.

Con base en los resultados de esta investigación se apoya el reconocimiento de las siguientes entidades taxonómicas: *Cereus aethiops*, *C. stenogonus*, *C. spegazzinii* como entidades independientes como ya lo habían señalado otros autores como Anderson (2001) y Hunt (2006). De acuerdo a los análisis realizados no hay pruebas suficientes para considerar dos subespecies diferentes de *C. hildmannianus*, en consecuencia los resultados de este trabajo no apoyan la propuesta de Anderson (2001) y Hunt (2006). Por último, la similitud entre las poblaciones de *C. forbesii* y las de *C. hankeanus* indican que no hay evidencia suficiente que muestre que sean dos especies diferentes. Esto pone en duda el trabajo realizado por Kiesling (Zuloaga et al. 2008), el cual habla sobre la validez de *Cereus forbesii* basando en la presencia de esta especie en varias localidades de Salta, como Alemania, El Cebilar, Hickman y el Jumeal. En concordancia con Hunt (2006) y de acuerdo a los datos morfométricos y según el principio de prioridad establecido en el Código Internacional de Nomenclatura para

algas, hongos y plantas (Turland et al. 2018), deben sinonimizarse ambas entidades bajo el nombre *C. hankeanus* por ser considerado *C. forbesii* nombre rechazado.

Distribución potencial de las especies de *Cereus* en Argentina

Para todas las especies estudiadas, los modelos tuvieron un buen desempeño, confirmando la importancia de Maxent como una herramienta útil para la construcción de mapas de distribución de especies basados en el principio del nicho ecológico, sobre todo cuando el número de localidades conocidas es pequeño (Elith et al. 2006, Hernandez et al. 2006, Aguirre-Gutiérrez et al. 2013). En el presente estudio, se tuvieron en cuenta diferentes aspectos que permiten mejorar el desempeño del modelo, evitando sobre todo la sobrevaloración del AUC y el sobreajuste del modelo (Veloz 2009, Peterson 2011; Hijmans 2012, Boria et al. 2014). De acuerdo a los resultados, la especie con mayor rango de distribución en Argentina fue *Cereus aethiops* la que se distribuye ampliamente en la región centro-norte del país. Por otra parte, la especie con distribución más restringida de acuerdo al estudio fue *C. hildmannianus*, especie que se extiende en la región del noreste argentino. Es importante indicar que el nivel de ajuste de estos modelos a la distribución que realmente ocupan estas especies en nuestro país debe hacerse a partir de una muestra independiente de datos, principalmente por validación de campo (*ground validation*; Rebelo y Jones 2010, Rinnhofer et al. 2012), en diferentes localidades a lo largo del rango probabilístico construido para cada una de las especies. Estas evaluaciones se han realizado al presente, sólo para unas pocas especies focales, sobre todo de animales, entre otras razones debido a que estas evaluaciones necesitan recursos económicos y tiempo para poder realizarse. En las especies cuyas distribuciones han sido evaluadas al presente, se han registrado sitios dónde las mismas no están presentes, aunque el modelo lo predice. Esto puede deberse a que las especies, aun cuando tienen hábitat disponible, no lo han podido colonizar debido a barreras ambientales o al hecho de que no se encuentran en esas localidades otras especies con las que interactúa positivamente. Además, la ausencia de las especies en sitios en los que debería encontrarse, puede deberse a que las mismas han sido extirpadas debido al impacto de las actividades humanas, sobre todo cuando las especies presentan una gran sensibilidad al disturbio antrópico. Futuros estudios deberían tener como objetivo realizar la validación del modelo en campo, al menos para las especies con rango restringido que puedan presentar mayor vulnerabilidad a las amenazas como el cambio en el uso del suelo a fin de definir estrategias de conservación *in situ* y *ex situ*.

De acuerdo a la prueba de Jackknife, provista por Maxent, las variables ambientales que más explicaron la distribución de *C. aethiops* fueron la altitud y la precipitación del cuartil más frío. Esta especie alcanza la mayor altitud de distribución encontrándose hasta los 3551 msnm. Esto indica que ambientes con una marcada estacionalidad con relación a las precipitaciones (periodo invernal) y con determinadas altitudes serían aquellos donde la especie podía distribuirse. La especie ha sido indicada como típica de la provincia fitogeográfica del Monte, entre los 100 a los 800 m s.n.m., es escasa al sur el valle de Lerma, en la transición del Chaco Serrano seco con el Monte (Kiesling, 2011b). De acuerdo al modelo, su mayor rango de distribución está asociado al Chaco seco y al Monte de llanura y mesetas, seguido del Monte de Sierras y Bolsones y el Espinal en un amplio rango altitudinal.

La especie *C. hankeanus* que se distribuye principalmente en el noroeste argentino y *C. stenogonus* asociada al noreste son las segundas en tamaño de rango geográfico. La primera fue citada en el límite de la provincia de las Yungas con la Chaqueña en Jujuy, Salta y Catamarca (Kiesling 2011b), en concordancia con los resultados del presente estudio, que determinaron que las ecoregiones de Chaco seco y Selva de Yungas ocupan el 98.05% del rango geográfico de esta especie. Para *C. stenogonus* no existe información detallada sobre su distribución en Argentina, citando su ocurrencia en Salta y en el noreste de Argentina (Burkart y Bacigalupo 2005). De acuerdo al presente estudio esta especie se distribuye en las provincias de Buenos Aires, Entre Ríos y Santa Fe, pero excluye a la provincia de Salta. Según las descripciones de Spegazzini, la especie *C. argentinensis*, taxón sinonimizado con *C. stenogonus* por Kiesling (Zuluoga y Morrone 2008) crece en medio de la selva densa del Chaco en el Río Pilcomayo, Formosa y este de Misiones y otros autores consideran que es muy común en Corrientes y Entre Ríos (Burkart y Bacigalupo 2005, Zuluoga y Morrone 2008), por lo que podría tratarse de ejemplares de *C. stenogonus* ya que los caracteres morfológicos que los diferencian tienen relación con el largo de las flores y las espinas (Burkart y Bacigalupo 2005). Las variables que más contribuyeron a la distribución de *C. hankeanus* según la prueba de Jackknife fueron la altitud y las temperaturas medias del cuartil más cálido y del cuartil más frío, mientras que la presencia de *C. stenogonus* está influenciada por la humedad y las precipitaciones.

La especie *C. spegazzinii* se extiende principalmente en el norte argentino, encontrando su mayor distribución en Santiago del Estero (74.80% del rango total). La

información obtenida a través del modelo la describe como una especie arbustiva del Chaco seco. Esto significa que el modelo amplió su rango de distribución ya que se la cita como típica de las provincias de Chaco, Formosa y Santa Fe (Zuluoga y Morrone 2008). Como resultado de la prueba de Jackknife obtenido, la variable ambiental que provee una mayor ganancia en el modelo fue la temperatura media anual.

Cereus hildmannianus propia del noreste, es la especie con rango más restringido del género en el país, con el 44.66% de su rango en la provincia de Corrientes. Si bien Anderson (2001) y Hunt (2006) reconocen dos subespecies, ambos le asignaron distribuciones diferentes. Por un lado, Anderson (2001) cita a *C. hildmannianus* ssp. *hildmannianus* como un taxón que se distribuye en todo el rango geográfico de la especie, y a *C. hildmannianus* ssp. *uruguayanus* como una subespecie que estaría presente solo en Uruguay. Por el otro lado, para Hunt (2006), la subespecie *hildmannianus* habita en Brasil y Paraguay mientras que la subespecie *uruguayanus* lo hace en Argentina (Buenos Aires, Entre Ríos), Brasil y Uruguay. Sin embargo, Kiesling (Zuluoga y Morrone 2008), quien las distingue como especies diferentes, cita a *C. uruguayanus* como un taxón abundante en Uruguay y Argentina (en la isla de Martín García), mientras que considera que *C. hildmannianus* no se distribuye en el país. En el presente estudio el modelado fue realizado a nivel de especie debido a los pocos registros disponibles para cada subespecie. Los resultados indican que *C. hildmannianus* se distribuye en el país y lo hace en el noreste y una pequeña porción en el centro del país. Las poblaciones están asociadas mayormente a las ecoregiones de Chaco húmedo, Esteros del Iberá y a la Pampa. Su tratamiento taxonómico será discutido más adelante. Las variables ambientales que delimitaron la distribución de *C. hildmannianus* en el modelo fueron la altitud y la precipitación media anual.

Con relación a las variables climáticas se ha indicado que la riqueza de especies de cactáceas de forma de vida columnar y los límites en sus distribuciones están determinadas principalmente por variables asociadas a la temperatura (principalmente las bajas temperaturas), más que a la precipitación (Gibson y Nobel 1986, Mourelle y Ezcurra 1996, 1997). Sin embargo, un análisis de grano grueso, realizado para la flora cactológica de México, indica que ni la temperatura, ni la precipitación correlacionan significativamente con la riqueza de especies de este grupo de plantas. Por otra parte, Burgess y Shmida (1988) han indicado que las cactáceas son más diversas en ambientes semiáridos con una

marcada estacionalidad invierno-verano. Fuertes restricciones asociadas a la disponibilidad de agua en el suelo (asociada con la variable precipitación), han sido indicadas como un factor clave que explica la distribución de especies de forma de vida columnar (Steenbergh y Lowe 1977, Godínez-Alvarez et al. 2003).

Los resultados obtenidos en el presente trabajo con relación a la distribución geográfica de las especies, representan información que debe ser corroborado a través de evaluaciones de campo, sobre todo en las provincias y ecorregiones en las que los modelos predicen la presencia de las especies y al presente no se habían registrado. Esto permitirá no sólo definir de mejor manera la distribución geográfica de las especies, sino también registrar nuevas poblaciones no conocidas al presente. Todo esto será de gran utilidad para establecer un esquema de conservación para este grupo de especies. En la actualidad, las especies de este género, típicamente de distribución chaqueña, están enfrentando el impacto del cambio en el uso del suelo por expansión de la frontera agropecuaria, aunque aún el mismo no se ha evaluado formalmente. Futuros estudios deberían analizar, usando los MDS, el impacto de este factor de amenaza y también el debido al cambio climático antropogénico.

Efectos del estrés hídrico

En ambientes áridos y semiáridos, las semillas ven limitadas su germinación, principalmente por la baja disponibilidad de agua, siendo este el factor el que ejerce un fuerte control sobre todos los procesos fisiológicos de la planta en estos ambientes, principalmente en procesos tan críticos como la germinación (Noy-Meir 1973, Kigel 1995, Godínez-Alvarez et al. 2003, Mazzola et al. 2013). Por ello, en muchos de estos ambientes la germinación puede demorarse o no ocurrir si el agua en la semillas no es suficiente para generar la presión de turgencia requerida para la expansión celular, por lo que este proceso es altamente dependiente de la disponibilidad de agua en el sustrato (Bradford y Still 2004, Simão et al. 2010). Según Kigel (1995), varias especies del desierto son capaces de germinar cuando hay baja disponibilidad de agua en el suelo (es decir a bajos potenciales hídricos), aunque en general para todas las especies la germinación disminuye cuando hay menos disponibilidad hídrica. No obstante ello, existe una gran variabilidad en la respuesta al estrés hídrico entre formas de vida y especies (Potter et al. 1986, Cluff y Roundy 1988, Choinski y Tuohy 1991, Ibáñez y Passera 1997, Flores y Briones 2001, Baskin y Baskin 2014). Para la familia Cactaceae

se registró para especies de los géneros *Cereus*, *Hylocereus*, *Myrtillocactus*, *Neobuxbaumia*, *Pachycereus*, *Pilosocereus*, *Echinopsis* y *Stenocereus* una reducción en la germinación ($\geq 50\%$) a potenciales hídricos entre -0.2 y -0.6 MPa, mientras que para otras especies de los géneros *Polaskia* y *Escontria* la germinación disminuyó a valores de -0.8 y -1.0 MPa. (Nolasco et al. 1996, Flores y Briones 2001, De la Barrera y Nobel 2003, Ramírez-Padilla y Valverde 2005, Meiado et al. 2010, Simão et al. 2010, Martins et al. 2012, Mazzola et al. 2013). La alta sensibilidad al estrés hídrico en el primer grupo de especies sería atribuible a que las semillas de las especies estudiadas procedieron de sitios donde las precipitaciones promedios eran ≥ 800 mm.

En la presente tesis, y similar a lo registrado para otras especies, la proporción de semillas germinadas disminuyó para todas las especies y poblaciones con la disminución de la disponibilidad de agua del sustrato. De acuerdo a los resultados *C. stenogonus* presentó mayor sensibilidad que *C. hildmannianus*, aunque ambas presentaron mayor tolerancia que la registrada para otras especies de cactáceas, ya que registraron germinación a -1.2 MPa (las semillas de *C. hildmannianus* germinaron además a -1.6 MPa). El resultado obtenido para las especies estudiadas es coincidente con lo obtenido por Lindow-López (2016), para las especies *C. aethiops* y *C. hankeanus*, quién encontró que la especie que habita los ambientes más áridos (*C. aethiops*), tolera menos el estrés hídrico que la que la especie que vive en ambientes semiáridos (*C. hankeanus*), lo que contradice la hipótesis original. En cuanto a la tasa de germinación, se ha sugerido que una alta tasa es crucial para el reclutamiento de individuos en ambientes con restricciones de agua (Evans y Etherington 1990, Martins et al. 2012). En este caso, la tasa de germinación (1/t50) fue más sensible al estrés hídrico que la proporción de semillas germinadas ya que en ambas especies la tasa se redujo significativamente en el tratamiento de -0.4 MPa. Esto significaría que aun cuando algunas especies pueden germinar en condiciones de mayor estrés hídrico la velocidad o tasa con lo que lo hacen se encuentra fuertemente afectada por el estrés hídrico, tal como observó Lindow-López (2016) para *C. aethiops* y *C. hankeanus*.

De acuerdo a Lindow-López (2016) estos resultados permitirían explicar, al menos en parte, el patrón observado en el campo para estas cactáceas en donde el establecimiento de plántulas ocurre bajo la copa de otras especies de plantas (plantas nodrizas). El establecimiento de plántulas bajo plantas o rocas nodrizas es común en

muchas cactáceas y ha sido atribuido a que las condiciones de temperatura y humedad serían más favorables (i.e., menor amplitud térmica y evaporación de la humedad), permitiéndoles a las semillas disponer de mayor humedad durante más tiempo para que puedan germinar y establecerse (Godínez-Alvarez et al. 2003). En el caso de *C. stenogonus* y *C. hildmannianus*, los renovales encontrados crecían debajo de los copa de los cactus adultos, sin embargo se sugiere hacer estudios poblacionales para conocer en detalle el reclutamiento de estas especies en sus ambientes naturales.

La respuesta al estrés hídrico (proporción de semillas germinadas y tasa de germinación) se podría clasificar como intermedia tal como se encontró en otras especies de *Cereus* en Argentina (Lindow-López 2016), mostrando además, variaciones significativas entre ambas especies y entre las poblaciones de *C. hildmannianus*, lo que no se observó entre las tres poblaciones de *C. stenogonus* que tuvieron un comportamiento similar.

En este trabajo, no se encontraron diferencias en la respuesta al estrés hídrico entre las especies y /o poblaciones procedentes de ambientes húmedos (con mayor precipitación promedio anual) y las de ambientes áridos y semiáridos. Estos resultados apoyan la idea de que la respuesta al estrés hídrico de las cactáceas es especie-específica, donde las especies estarían adaptadas a las condiciones locales. Sin embargo, se ha indicado que especies que tienen la capacidad de germinar en un amplio rango de condiciones climáticas podrían responder a los cambios climáticos futuros mientras que especies con menores rangos serían susceptibles a dichos cambios. En este caso, especies como *C. hankeanus* (Lindow-López L. 2016) y *C. hildmannianus* podrían responder mejor a los cambios climáticos pronosticados para sus respectivos ambientes (ej. aumento de aridez).

Futuros estudios, deberían evaluar, a través de experimentos en campo, la respuesta germinativa a este y otros factores en poblaciones naturales. Debido a que los requerimientos de germinación de las semillas tienen importantes implicancias para la conservación y la ecología de las especies, la información brindada en este trabajo permitirá ampliar el conocimiento en la biología del género y su uso en programas de propagación, conservación y restauración de especies.

REFERENCIAS

- Aguirre-Gutiérrez J., Carneiro L.G., Polce C., van Loon E.E., Raes N., Reemer M., Biesmeijer J.C. 2013. Fit-for-purpose: species distribution model performance depends on evaluation criteria—Dutch hoverflies as a case study. *PloS One* 8: 1-11.
- Anceschi G., Magli A. 2013. South America 2011/2013. Cactus in Habitat Booklet. Modo 128pp.
- Anderson E. 2001. The cactus family. Timber Press.
- Aparicio-González M.A. 2009. Biología de la semilla en la tribu Trichocereae (Cactaceae): morfología y germinación. Tesis para obtener el grado académico de Licenciada en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional de Salta. Argentina.
- Applequist W.L., Wallace R.S. 2001 Phylogeny of the portulacaceous cohort based on ndhF sequence data. *Systematic Botany* 26: 406-419.
- Areces-Mallea A. 2018. *Neohaiticereus* a New Subgenus for the Rediscovered Cereae Depicted in Plumier's Plate 26 of the *Botanicon Americanum*. *Cactus and Succulent Journal* 90: 107-118.
- Arenas P., Scarpa G.F. 2007. Edible wild plants of the Chorote Indians, Gran Chaco, Argentina. *Botanical Journal of the Linnean Society* 153: 73-85.
- Arias S., Terrazas T. 2004. Seed morphology and variation in the genus *Pachycereus* (Cactaceae). *Journal of Plant Research* 117: 277-289.
- Arias S., Terrazas, Y.T. 2006. Análisis cladístico del género *Pachycereus* (Cactaceae) con caracteres morfológicos. *Brittonia* 58: 197-216.
- Arroyo-Cosultchi G., Terrazas T., Arias S., Arreola-Nava H.J. 2006. The systematic significance of seed morphology in *Stenocereus* (Cactaceae). *Taxon* 55: 983-992.
- Arroyo-Cosultchi G., Terrazas T., Arias S., Lopez-Mata L. 2007. Morfología de la semilla en *Neobuxbaumia* (Cactaceae). *Botánica Estructural. Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81: 17-25.

- Arroyo-Cosultchi G., Terrazas T., Arias S., López-Mata L. 2010. Delimitación de *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. multiareolata* (Cactaceae) con base en análisis numéricos. Boletín de la Sociedad Botánica de México 86: 53-64.
- Baker M.A. 2006. Circumscription of *Echinocereus arizonicus* subsp. *arizonicus*: phenetic analysis of morphological characters in section *Triglochidiatus* (Cactaceae), part II. Madroño 53: 388–399.
- Baker M.A., Butterworth C.A. 2013. Geographic distribution and taxonomic circumscription of populations within *Coryphantha* section *Robustispina* (Cactaceae). American Journal of Botany 100: 984-997.
- Baker M.A., Johnson R.A. 2000. Morphometric analysis of *Escobaria sneedii* var. *sneedii*, *E. sneedii* var. *leei*, and *E. guadalupensis* (Cactaceae). Systematic Botany 25: 577-587.
- Bárcenas R., Yesson C., Hawkins J.A. 2011. Molecular systematics of the Cactaceae. Cladistics 27: 470-489.
- Barthlott W., Hunt D. 2000. Seed diversity in the Cactaceae subfamily Cactoideae. Succulent Plant Research. 5: 1-173.
- Barthlott W. y Hunt, D.R. 1993. Cactaceae. En: Kubitzki K., Rohwer J.G., Bittrich V. (Eds.) The Families and Genera of Vascular Plants (Vol. 2). Springer. Berlin, Alemania.
- Baskin C.C., Baskin J.M. 2014. Seeds Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. Academic Press, USA.
- Batlla D., Benech-Arnold R.L. 2004. A predictive model for dormancy loss in *Polygonum aviculare* L. seeds based on changes in population hydrotime parameters. Seed Science Research 14: 277-286.
- Bauk K., Santiñaque F., López-Carro B., Las Peñas M.L. 2016. Contenido de ADN y patrón de genes ribosomales en el género monotípico *Stetsonia* (Cactaceae). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 51: 323-330.
- Berguer A. 1905. A Systematic Revision of the Genus *Cereus* Mill. Missouri Botanical Garden Annual Report 1905: 57-86.

- Bewley J.D., Bradford K.J., Hillhorst H.W., Nonogaki H. 2013. Seeds. Springer, New York.
- Bewley J.D., Black M. 1994. Seeds: Physiology of Development and Germination. New York: Plenum Press 445 pp.
- Bickford D., Lohman D. J., Sodhi N. S., Ng P. K., Meier R., Winker K., Das I. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. Trends in Ecology and Evolution 22: 148-155.
- Bradford K.J. 2002. Applications of hydrothermal time to quantifying and modeling seed germination and dormancy. Weed Science 50: 248-260.
- Bradford K.J., Still D.W. 2004. Applications of hydrottime analysis in seed testing. Seed Technology 26: 75-85.
- Braun P.J. 1988. On the taxonomy of Brazilian Cereae. Bradleya 6: 85-99.
- Britton N.L., Rose N. 1920. The Cactaceae. The Carnegie Institution of Washington, Vol. 2. Washington DC, USA.
- Britton N.L., Rose J.N. 1909. The genus *Cereus* and its allies in North America. Vol.12. Govt. Printing Office.
- Brown A. D., Pacheco S. 2006. Propuesta de actualización del mapa ecorregional de Argentina. En: Brown A.U., Martinez Ortiz M., Acerbi, J. Corcuera (Eds.). La Situación Ambiental Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre. Buenos Aires. Argentina.
- Burgess T.L., Shmida A. 1988. Succulent growth forms in arid environments. En: Whitehead E.E., Hutchinson C.F., Timmermann B.N., Varady R.G. Arid lands: Today And Tomorrow . New York, USA.
- Burkart A., Bacigalupo N.M. 2005. Flora Ilustrada de Entre Ríos. Parte IV: Dicotiledóneas Arquiclamídeas. B: Geraniales a Umbeliflorales. Ediciones Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.

- Calvente A., Zappi, D.C., Forest F., Lohmann L.G. 2011. Molecular phylogeny of tribe Rhipsalideae (Cactaceae) and taxonomic implications for *Schlumbergera* and *Hatiora*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58: 456-468.
- Choinski J.S., Tuohy J.M. 1991. Effect of water potential and temperature on the germination of four species of African savanna trees. *Annals of Botany* 68: 227-233.
- Cluff G.J., Roundy B.A. 1988. Germination responses of desert salt grass to temperature and osmotic potential. *Journal of Range Management* 41: 150-153.
- Cope J. S., Corney D., Clark J. Y., Remagnino P., Wilkin P. 2012. Plant species identification using digital morphometrics: a review. *Expert Systems with Applications* 39: 7562-7573.
- Crisci J.V., López Armengol M.F. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Monografía 26, Serie de Biología. OE. Washington, USA.
- de Azevedo Fernandes V.N. de A., das Neves A.F., Martin P.G., Mangolin C.A., Machado M. de F.P. S.2016. Genetic structure and molecular divergence among samples of mandacaru (*Cereus* spp.; Cactaceae) as revealed by microsatellite markers. *Biochemical Systematics and Ecology* 64: 38-45.
- De la Barrera E., Nobel P. S. 2003. Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. *Journal of Arid Environments* 53: 297-306.
- Demaio P.H. 2012. Delimitación de especies y filogenia del género *Gymnocalycium* Pfeiff. ex Mittler (Cactaceae), con especial referencia a las Sierras de Córdoba y San Luis, Argentina. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Física y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba.
- Di Rienzo J.A, Guzmán A. W., Casanoves F. 2002. A multiple-comparisons method based on the distribution of the root node distance of a binary tree. *Journal of Agricultural, Biological and Environmental Statistics* 7: 129-142.

Di Rienzo J.A., Casanoves F., Balzarini M.G., Gonzalez L., Tablada M., Robledo C.W. InfoStat, versión 2017. Grupo InfoStat. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>.

Eastwood R., Linington S. 2012. The millennium seed bank project. *Studi Trentini di scienze naturali* 90: 211-213.

Edwards D.L., Knowles L.L. 2014. Species detection and individual assignment in species delimitation: can integrative data increase efficacy? *Biological Sciences* 281: 2-7.

Eggl U., Giorgetta M. 2015. Flowering Phenology and Observations on the Pollination Biology of South American Cacti. 2. *Cereus aethiops*. *Haseltonia* 21: 19-40.

Elith J.H. Graham C.P. Anderson R., Dudík M., Ferrier S., Guisan A.J., Hijmans R., Huettmann F., R. Leathwick J., Lehmann A., Li J., Lohmann L.G., Loiselle B.A., Manion G., Moritz C., Nakamura M., Nakazawa Y., McC. Overton J., Peterson T.A., Phillips S.J., Richardson K, Scachetti-Pereira R., Schapire R.E., Soberón J., Williams S., Wisz M.S., Zimmermann N.E. 2006. Novel methods improve prediction of species distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129-151.

Eloi I.B.O., Lucena A.L.M., Mangolia C.A., Machado M.F.P.S. 2017. Genetic structure of phenotypic variants and somaclones of the genus *Cereus* (Cactaceae) as revealed by AFLP markers. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology* 92: 325-333.

Esquivel P. 2004. Los frutos de las cactáceas y su potencial como materia prima. *Agronomía mesoamericana* 15: 215-219.

Evans C.E., Etherington J.R. 1990. The effect of soil water potential on seed germination of some British plants. *New Phytologist* 115: 539-548.

Fenner M., Thompson K. 2005. The ecology of seeds. Cambridge University Press. Cambridge, UK.

Flores J., Briones O. 2001. Plant life-form and germination in a Mexican intertropical desert: effects of soil water potential and temperature. *Journal of Arid Environments* 47:485-497.

Flores J., Jurado E., Chapa-Vargas L., Ceroni-Stuva A., Dávila-Aranda P., Galíndez G., Gurvich D., León-Lobos P., Ordóñez C., Ortega-Baes P., Ramírez-Bullón N., Sandoval A., Seal C.E., Ulian T., Pritchard H.W. 2011. Seeds photoblastism and its relationship with some plant traits in 136 cacti taxa. *Environmental and Experimental Botany* 71: 79-88.

Flores, G.J.A., Macías, C.G.V. 2008. Importancia de las cactáceas como recurso natural en el noreste de México. *Ciencia-UANL* 11: 1.

Franco F.F., Silva G.A.R., Moraes E.M., Taylor N., Zappi D.C., Jojima C.L., Machado M.C. 2017. Plio-Pleistocene diversification of *Cereus* (Cactaceae, Cereeae) and closely allied genera. *Botanical Journal of the Linnean Society* 18: 199-210.

Friedrich H., Glaetzle W. 1983. Seed morphology as an aid to classifying the genus *Echinopsis* Zucc. *Bradleya* 1: 91-104.

Gaston K.J. 2003. The structure and dynamics of geographic ranges. *Oxford Series in Evolution and Evolution*. Oxford University Press on Demand. New York, USA.

Gibson A.C., 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., McLaughlin J.L. 1986. The Ever-Changing Landscape of Cactus Systematics. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 73: 532-555.

Gibson A.C., Nobel P.S. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge, USA 286pp.

Godínez-Alvarez H., Valverde T., Ortega-Baes P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Botanical Review* 69: 173-203.

Goettsch B., Hilton-Taylor C., Cruz-Piñón G., Duffy J.P., Frances A., Hernández H.M., Inger R., Pollock C., Schipper J., Superina M., Taylor N.P., Tognelli M., Abba A.M., Arias S., Arreola-Nava H., Baker M.A., Bárcenas R.T., Barrios D., Braun P., Butterworth C.A., Búrquez A., Caceres F., Chazaro-Basañez M., Corral-Díaz R., Perea M. del V., Demaio P.H., Duarte de Barros W.A., Durán R., Yancas L.F., Felger R.S.,

Fitz-Maurice B., Fitz-Maurice W.A., Gann G., Gómez-Hinostrosa C., Gonzales-Torres L.R., Griffith M.P., Guerrero P.C., Hammel B., Heil K.D., Hernández-Oria J.G., Hoffmann M., Ishihara M.I., Ishiki M., Kiesling R., Larocca J., León-de la Luz J.L., Loaiza S.C.R., Lowry M., Machado M.C., Majure L.C., Martínez Ávalos J.G., Martorell C., Maschinski J., Méndez E., Mittermeier R.A., Nassar J.M., Negrón-Ortiz V., Oakley L.J., Ortega-Baes P., Ferreira A.B.P., Pinkava D.J., Porter J.M., Puente-Martinez R., Gamarra J.R., Saldivia Pérez P., Sánchez Martínez E., Smith M., Sotomayor J.M., Stuart S.N., Tapia Muñoz J.L., Terrazas T., Terry M., Trevisson M., Valverde T., Van Devender T.R., Véliz-Pérez M.E., Walter H.E., Wyatt S.A., Zappi D., Zavala-Hurtado J.A., Gaston K.L., High proportion of cactus species threatened with extinction. *Nature Plants* 1:15142

Guisan A., Thuiller W. 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology letters* 8: 993-1009.

Hernandez P.A., Graham C.H., Master L.L., Albert D.L. 2006. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods. *Ecography* 29: 773-785.

Hernández-Hernández T., Brown J. W., Schlumpberger B. O., Eguiarte L. E., Magallón S. 2014. Beyond aridification: Multiple explanations for the elevated diversification of cacti in the New World Succulent Biome. *New Phytologist* 202: 1382-1397.

Hernández-Hernández T., Hernández H. M., De-Nova J. A., Puente R., Eguiarte L.E., Magallón S. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany* 98: 44-61.

Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965-1978.

Howrth A., 1831. Decas tridecima Novarum Plantarum Succulentarum. *Philosophical Magazine and Journal* 10: 414-423

Hunt D. 1988. New and unfamiliar names for use in the European Garden Flora: Addenda and corrigenda. *Bradleya* 6: 100-101.

- Hunt D., Taylor N. 1990. The genera of Cactaceae: progress towards consensus. *Bradleya* 8: 85-107.
- Hunt D., Taylor N. 1992. Notes on miscellaneous genera of Cactaceae. *Bradleya* 10: 17-32.
- Hunt D. 2006. The new cactus lexicon. DH Books, Milborne Port, England: 373, 526 pp.
- Hunt D. 2016. CITES. Cactaceae checklist. Royal Botanic Gardens Kew and International Organization for Succulent Plant Study. Kew, UK.
- Ibáñez A.N., Passera C.B. 1997. Factors affecting the germination of Albaida (*Anthyllis cytisoides* L.) a forage legume of the Mediterranean coast. *Journal of Arid Environments* 35: 225-231.
- INTA. 2015. Atlas climático digital de la República Argentina. www.geointa.inta.gob.ar/category/clima
- INTA. 2017. Capa climática de índice de aridez de Argentina <http://inta.gob.ar/documentos/atlas-climatico-digital-de-la-republica-argentina-1/>
- Johnson R. A., Baker M.A., Pinkava D.J., Ruffner G.A. 1992. Seedling establishment, mortality and flower production of the Acuña cactus *Echinomastus erectocentrus* var. *acunensis* (Cactaceae). En: Sivinski R, Lightfoot K. (Eds.). Proceedings of the Southwestern rare and endangered plant conference. Arizona, USA.
- Juste J., García-Mudarra J.L., Ibáñez C. 2009. Especies crípticas y murciélagos: ¿Cuántas especies hay en la península Ibérica? En: Dopazo H., Navarro A. (Eds.) *Evolución y adaptación: 150 años después del origen de las especies*. Sociedad Española de Biología Evolutiva.
- Kiesling R. 1975. Los géneros de Cactaceae de Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 16: 197-227.
- Kiesling R. 1982. Problemas nomenclaturales en el género *Cereus* (Cactaceae). *Darwiniana* 24: 443-453.

- Kiesling R. 1999. Cactaceae. En: Zuloaga, F. O., Morrone, O. (Eds.) Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina, II. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 74: 423-489.
- Kiesling R. 2008. Cactaceae. En Catálogo de Plantas Vasculares del Cono Sur. Zuloaga F.O., Morrone O. y Belgrano M.J (Eds). Missouri Botanical Garden Press.
- Kiesling R. 2011. Rehabilitation of the Genus *Monvillea*. *Haseltonia* 16: 3-8.
- Kiesling R. 2011b. Cactaceae Juss. Aportes Botánicos del Valle de Lerma. *Flora* 10: 1-142.
- Kigel J. 1995. Seed development and germination Vol. 41. CRC press. New York, USA. 852pp.
- Li D.Z., Pritchard H.W. 2009. The science and economics of *ex situ* plant conservation. *Trends in Plant Science* 14: 614-621.
- Lindow-López L. 2016. Germinación y dinámica de banco de semillas en especies de cactáceas del noroeste de Argentina. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Salta. Salta, Argentina.
- Lindow-López L., Galíndez G., Aparicio-González M., Sühling S., Rojas-Aréchiga M. Pritchard H.W., Ortega-Baes P. 2018. Effects of alternating temperature on cactus seeds with a positive photoblastic response. *Journal of Arid Environments* 148: 74-77.
- Linnaeus C. 1753. *Species Plantarum*. Impensis GC Nauk.
- Lodé J. 2015. Taxonomy of the Cactaceae. *Cactus Adventures* (Vol. 1). Barcelona 667p.
- Martins L.S.T, Pereira T.S., Carvalho A.S.D.R., Barros C., De Andrade A.C.S. 2012. Seed germination of *Pilosocereus arrabidaei* (Cactaceae) from a semiarid region of south-east Brazil. *Plant Species Biology* 27: 191-200.
- Mauseth J.D. 2006. Structure–function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Annals of Botany* 98: 901-926.

- Mazzola M.B., Cenizo V.J., Kin A.G. 2013. Factores que afectan la germinación de *Trichocereus candicans* (Cactaceae). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 48: 515-523.
- Meiado M.V., de Albuquerque L.S.C., Rocha E.A., Rojas-Aréchiga M., Leal I.R. 2010. Seed germination responses of *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) to environmental factors. Plant Species Biology 25: 120-128.
- Menezes M.O., Taylor N.P., Zappi D.C., Loiola M.I.B. 2015. Spines and ribs of *Pilosocereus arrabidae* (Lem.) Byles & GD Rowley and allies (Cactaceae): Ecologic or genetic traits? Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants 214: 44-49.
- Metzing D., Thiede J. 2001. Testa sculpture in the genus *Frailea* (Cactaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 137: 65-70.
- Michel B.E., Kaufmann D.R. 1973. The osmotic potencial of polyethylene glycol 6000. Plant Phisiology 51: 914-916.
- Miller P. 1754. The Gardeners Dictionary: Containing the Methods of Cultivating and Improving All Sorts of Trees, Plants, and Flowers, for the Kitchen, Fruit, and Pleasure Gardens; as Also Those which are Used in Medicine. With Directions for the Culture of Vineyards, and Making of Wine in England. In which Likewise are Included the Practical Parts of Husbandry (Vol 3). London, England.
- Muñoz-Urias A., Palomino-Hasbach G., Terrazas T., García-Velázquez A., Pimienta-Barrios E. 2008. Variación anatómica y morfológica en especies y entre poblaciones de *Opuntia* en la porción sur del Desierto Chihuahuense. Boletín de la Sociedad Botánica de México 83: 1-11.
- Nerd A., Tel-Zur N., Mizrahi Y. 2002. Fruits of vine and columnar cacti. En: Nobel P.S. (Ed.). Cacti biology and uses. University of California Press Ltd. London, England.
- Ni B.R., Bradford K.J. 1992. Quantitative models characterizing seed germination responses to abscisic acid and osmoticum. Plant Physiology 98: 1057-1068.

- Nolasco H., Vega-Villasante F., Diaz-Rondero A. 1996. Seed germination of *Stenocereus thurberi* (Cactaceae) under different solar irradiation levels. *Journal of Arid Environments* 36:123-132.
- Noy-Meir I. 1973. Desert ecosystems. I. Environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-52.
- Nyffeler R. 2007. The closest relatives of cacti: insights from phylogenetic analyses of chloroplast and mitochondrial sequences with special emphasis on relationships in the tribe Anacampseroteae. *American Journal of Botany* 94: 89-101.
- Nyffeler R., Eggli U. 2010. Disintegrating Portulacaceae: a new familial classification of the suborder Portulacineae (Caryophyllales) based on molecular and morphological data. *Taxon* 59: 227-240.
- 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: 312-326.
- Nyffeler R., Eggli U. 2010. A farewell to dated ideas and concepts: molecular phylogenetics and a revised suprageneric classification of the family Cactaceae. *Schumannia* 6: 109-149.
- Oakley L. J., Mogni V. Y., Kiesling R. 2015. Validación de *Monvillea phatnosperma* (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánico* 50: 247-254.
- Ortega-Baes P., Godínez-Alvarez H. 2006. Global diversity and conservation priorities in the Cactaceae. *Biodiversity and Conservation* 15: 817-827.
- Ortega-Baes P., Aparicio-González M., Galíndez G., del Fueyo P., Sühling S., Rojas-Aréchiga M. 2010. Are cactus growth forms related to germination responses to light? A test using *Echinopsis* species. *Acta Oecologica* 36: 339-342.
- Ortega-Baes P., Sühling S., Sajama J., Sotola E., Alonso-Pedano M., Bravo S., Godínez-Alvarez H. 2010. Diversity and conservation in the cactus family. En: Ramawat K. (Ed.) *Desert Plants. Biology and Biotechnology*. Springer.

Ortega-Baes P., Galíndez G., Sühling S., Rojas-Aréchiga M., Daws M. I., Pritchard H. W. 2011. Seed germination of *Echinopsis schickendantzii* (Cactaceae): The effects of constant and alternating temperatures. *Seed Science and Technology* 39: 219-224.

Ortega-Baes P.O., Godínez-Alvarez H., Sajama J., Gorostiague P., Sühling S., Galíndez G., Bravo S., López-Spahr D., Alonso-Pedano M., Lindow-López L., Barrionuevo A., Sosa C., Curti R.N., Juárez A. 2015. La familia Cactaceae en Argentina: patrones de diversidad y prioridades políticas para su conservación. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 50: 71-78.

Pearson R.G., Dawson T.P. 2003. Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography* 12: 361-371.

Peterson A. T., Tian H., Martínez-Meyer E., Soberón J., Sánchez-Cordero V., Huntley B. 2005. Modeling distributional shifts of individual species and biomes. *Climate Change and Biodiversity* 211-231.

Phillips S.B., Aneja V.P., Kang D. y Arya S.P. 2006. Modelling and analysis of the atmospheric nitrogen deposition in North Carolina. En: Lovejoy T.E., Hannah L. (Eds.) *Climate Change and Biodiversity*. Yale University, USA.

Pierson E.A., Turner R.M. 1998. An 85year study of Saguaro (*Carnegiea gigantea*) demography. *Ecology* 79: 2676-2693.

Potter R.L., Ueckert D.N., Petersen J.L., McFarland M.L. 1986. Germination of fourwing saltbush seeds: interaction of temperature, osmotic potential, and pH. *Journal of Range Management* 39: 43-46.

Primack R.B. 2008. *A primer of conservation biology*. Sinauer. Sunderland, USA.

Pulliam H.R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology letters* 3: 349-361.

Ramírez-Padilla C.A., Valverde T. 2005. Germination responses of three congeneric cactus species (*Neobuxbaumia*) with differing degrees of rarity. *Journal of Arid Environments* 61: 333-343.

Riccobono V. 1910. Studii sulle Cattee del R. Orto Botanico di Palermo. Palermo, Italia.

Rissler L.J., Apodaca J.J. 2007. Adding more ecology into species delimitation: ecological niche models and phylogeography help define cryptic species in the black salamander (*Aneides flavipunctatus*). Systematic Biology 56: 924-942.

Ritz C.M., Martins L., Mecklenburg R., Goremykin V., Hellwig F.H. 2007. The molecular phylogeny of *Rebutia* (Cactaceae) and its allies demonstrates the influence of paleogeography on the evolution of South American mountain cacti. American Journal of Botany 94: 1321-1332.

Rojas-Aréchiga M., Vázquez-Yanes C. 2000. Cactus seed germination: a review. Journal of Arid Environments 44: 85-104.

Rojas-Aréchiga M., Mandujano M.C., Golubov J.K. 2013. Seed size and photoblastism in species belonging to tribe Cacteae (Cactaceae). Journal of Plant Research 126: 373-386.

Romeiro-Brito M., Moraes E.M., Taylor N.P., Zappi D.C., Franco F.F. 2016. Lineage-Specific Evolutionary Rate in Plants: Contributions of a Screening for *Cereus* (Cactaceae). Applications in Plant Sciences 4: 1-8.

Salm-Reifferscheid-Dyck F.J.H.M.A. 1844. Cacteae in Horto Dyckensi Cultae. 206pp.

Sánchez D., Arias S., Terrazas 2013. Análisis morfométrico de las especies de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* (Cactaceae) en México. Brittonia 65: 368-385.

Sattler T., Bontadina F., Hirzel A. H., Arlettaz R. 2007. Ecological niche modelling of two cryptic bat species calls for a reassessment of their conservation status. Journal of Applied Ecology 44: 1188-1199.

Martius C.F.P., Eichler A.G. 1890. Flora Brasiliensis 4: 202.

Schumann K.M. 1897-1899. Gesamtbeschreibung der Kakteen (Monographia Cactacearum). J. Neumann.

Seal C.S., Flores J., Ceroni Stuva A., Dávila Aranda P., León-Lobos P., Ortega-Baes P., Galíndez G., Aparicio-González M.A., Castro Cerero V., Daws M.I., Eason M., Flores Ortiz C. M., del Fueyo P. A., Olwell P., Ordoñez C., Peñalosa Castro I., Quintanar Zúñiga R., Ramírez Bullón N., Rojas-Aréchiga M., Rosas M., Sandoval A., Stuppy W., Ullian T., Vázquez Medrano J., Walter H., Way M., Pritchard H. W. 2009. The Cactus Seed Biology Database. Release 1. Royal Botanic Gardens. Kew, UK.

Seal C.E., Daws M.I., Flores J., Ortega-Baes P., Galindez G., León-Lobos P., Sandoval A., Stuva A.C., Bullón N.R., Dávila-Aranda P., Ordoñez C.A., Yáñez-Espinosa L., Ullian T., Amosso C., Zubani L., Bilbao A.T., Pritchard H.W.. 2017. Thermal buffering capacity of the germination phenotype across the environmental envelope of the Cactaceae. *Global Change Biology* 23: 5309-5317.

Simão E., Takaki M., Cardoso V.J.M. 2010. Germination response of *Hylocereus setaceus* (Salm-Dyck ex DC.) Ralf Bauer (Cactaceae) seeds to temperature and reduced water potentials. *Brazilian Journal of Biology* 70:135-144.

Sites J.W., Marshall J.C. 2003. Delimiting species: a Renaissance issue in systematic biology. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 462-470.

Soberón J., Jiménez R., Golubov J., Koleff P. 2007. Assessing completeness of biodiversity databases at different spatial scales. *Ecography* 30:152-160.

Soberón J., Peterson A.T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and specie distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1-10.

Soberón J., Nakamura M. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 19644-19650.

Steenbergh W. F., Lowe C. H. 1977. Ecology of the saguaro: II, Reproduction, germination, establishment, growth, and survival of the young plant. *Ecology of the Saguaro: II, Reproduction, Germination, Establishment, Growth, and Survival of the Young Plant*. Government Printing Office. Washington D. C., USA 264p.

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

Taylor A.N.P., Zappi D.C., Bradleya S., Taylor N.P. 1989. An alternative view of generic delimitation and relationships in tribe Cereeae (Cactaceae). *Biological, Ecological and Environmental Sciences* 7: 13-40.

Tucker C.M., Cadotte M.W., Carvalho S.B., Davies T.J., Ferrier S., Fritz S.A., Pavoine S. 2016. A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews* 92: 698-715.

Turland N.J., Wiersema J.H., Barrie F.R., Greuter W., Hawksworth D.L., Herendeen P.S., Knapp S., Kusber W.H., Li D.Z., Marhold K., May T.W., McNeill J., Monro A.M., Prado J., Price M.J., Smith G.F. (Eds.) 2018: International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress. Shenzhen, China.

Ulloa Ulloa C., Acevedo-Rodríguez P., Beck S., Belgrano M.J., Bernal R., Berry P.E., Gradstein S.R., Hokche O., León B., León-Yáñez S., Magill R.E., Neill D.A., Nee M., Raven P., Stimmel H., Strong M.T., Villaseñor J.L., Zarucchi J.L., Zuluoga F.O., Jorgensen P.M. 2017. An integrated assessment of the vascular plant species of the Americas. *Science* 358: 1614-1617.

Vázquez-Sánchez M., Terrazas T., Arias-Montes S. 2012. El Hábito y La Forma De Crecimiento en la Tribu Cacteeae (Cactaceae, Cactoideae). *Botanical Science* 90: 97-108.

Villaseñor J.L. 2015. ¿La crisis de la biodiversidad es la crisis de la taxonomía? *Botanical Sciences* 93: 3-14.

Wallace R.S. 1995. Molecular systematic study of the Cactaceae: using chloroplast DNA variation to elucidate cactus phylogeny. *Bradleya* 13:1-12.

Wang N., Yang, Y., Moore M.J., Brockington S.F., Walker J.F., Brown J.W., Olivieri J. 2018. Evolution of Portulacineae marked by gene tree conflict and gene family expansion associated with adaptation to harsh environments. *Molecular Biology and Evolution* 36: 112-126.

Wiens J.J. 2007. Species delimitation: new approaches for discovering diversity. *Systematic Biology* 56: 875-878.

Wiens J.J., Servedio M.R. 2000. Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. *Proceedings. Biological Sciences* 267: 631-636.

Wisnev M.A. 2018. *Arecesocereus* a New Subgenus of *Cereus*. *Cactus and Succulent Journal* 90: 222-223.

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Listado comparativo de especies del género <i>Cereus</i> reconocidas por Anderson (2001), Hunt (2006, 2016), Lodé (2015) y Ulloa Ulloa et al. (2017) a escala global. Las filas resaltadas en gris representan los taxones argentinos en conflicto taxonómico.....	92
Tabla 2. Poblaciones estudiadas del género <i>Cereus</i> en Argentina.	96
Tabla 3. Caracteres morfológicos utilizados en el análisis estadístico de las especies del género <i>Cereus</i>	97
Tabla 4. Caracteres cualitativos vegetativos y estados de carácter utilizados en los análisis estadísticos de las especies de <i>Cereus</i>	99
Tabla 5. Capas bioclimáticas y topográfica para modelar las distribución potencial de las especies de <i>Cereus</i> en Argentina.....	100
Tabla 6. Especies del género <i>Cereus</i> de Argentina para las cuáles se estudió la morfología de las semillas y la germinación en respuesta al estrés hídrico. Se indica la región de Argentina a la que pertenecen, la provincia y la población.	101
Tabla 7. Estadísticos descriptivos para los 55 caracteres morfométricos vegetativos y reproductivos de <i>Cereus aethiops</i> , <i>C. forbesii</i> y <i>C. hankeanus</i>	102
Tabla 8. Estadísticos descriptivos para los 19 caracteres morfológicos vegetativos de <i>Cereus hildmannianus</i> , <i>C. spegazzinii</i> y <i>C. stenogonus</i>	105
Tabla 9. Caracteres morfológicos y autovectores de los dos primeros ejes obtenidos en el Análisis discriminante realizado para las especies de <i>Cereus</i> con base en las primeras cinco matrices.	106
Tabla 10. Caracteres morfológicos y autovectores de los dos primeros ejes obtenidos en el análisis discriminante realizado para las especies de <i>Cereus</i> a partir de la matriz 6 y 7.	109
Tabla 11. Tabla de clasificación cruzada de los especies de <i>Cereus</i> en la matriz 1.....	110
Tabla 12. Matriz de distancia del análisis de coordenadas principales de la matriz 1 para las especies de <i>Cereus</i>	110
Tabla 13. Tabla de clasificación cruzada de las especies de <i>Cereus</i> en la matriz 2.....	111
Tabla 14. Matriz de distancia del análisis de coordenadas principales de la matriz 2 para las especies de <i>Cereus</i>	111
Tabla 15. Tabla de clasificación cruzada de las especies de <i>Cereus</i> en la matriz 3.....	111
Tabla 16. Tabla de clasificación cruzada de las poblaciones de las especies de <i>Cereus</i> en la matriz 3.	112

Tabla 17. Matriz de distancia del análisis de coordenadas principales de la matriz 3 para las poblaciones de las especies de <i>Cereus</i>	113
Tabla 18. Tabla de clasificación cruzada de las especies de <i>Cereus</i> en la matriz 4.	113
Tabla 19. Matriz de distancia del análisis de coordenadas principales de la matriz 4 para las especies de <i>Cereus</i>	114
Tabla 20. Tabla de clasificación cruzada de las especies de <i>Cereus</i> en la matriz 5.	114
Tabla 21. Matriz de distancia del análisis de coordenadas principales de la matriz 5 para las especies de <i>Cereus</i>	114
Tabla 23. Tabla de clasificación cruzada de las especies de <i>Cereus</i> en la matriz 7.	115
Tabla 24. Media $\pm$ desvío estándar para el largo y ancho del fruto, color del fruto y de la pulpa, y número de semillas por fruto de las especies estudiadas. Entre paréntesis se indica el código correspondiente al color en la tabla Munsell.	116
Tabla 25. Media $\pm$ desvío estándar para el largo y ancho de las semillas, largo de la región hilo-micropilo (RHM), ángulo formado por la región hilo-micropilo, peso de 25 semillas y color. Entre paréntesis se indica el código correspondiente al color en la tabla Munsell.	117
Tabla 26. Superficie y porcentaje de la distribución de <i>C. aethiops</i> en Argentina.	118
Tabla 27. Superficie y porcentaje de la distribución de <i>C. aethiops</i> en las ecoregiones Argentina.	119
Tabla 28. Superficie y porcentaje de la distribución de <i>C. hankeanus</i> en Argentina.	120
Tabla 29. Superficie y porcentaje de la distribución de <i>C. hankeanus</i> en las ecoregiones de Argentina.	120
Tabla 30. Superficie y porcentaje de la distribución de <i>C. hildmannianus</i> en Argentina.	121
Tabla 31. Superficie y porcentaje de la distribución de <i>C. hildmannianus</i> en las ecoregiones de Argentina.	121
Tabla 32. Superficie y porcentaje de la distribución de <i>C. spegazzinii</i> en Argentina.	122
Tabla 33. Superficie y porcentaje de la distribución de <i>C. spegazzinii</i> en las ecoregiones de Argentina.	122
Tabla 34. Superficie y porcentaje de la distribución de <i>C. stenogonus</i> en Argentina.	123
Tabla 35. Superficie y porcentaje de la distribución de <i>C. stenogonus</i> en las ecoregiones de Argentina.	123

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ubicación de las áreas de colecta de las especies estudiadas del género <i>Cereus</i> en Argentina.	124
Figura 2. Caracteres medidos en la semilla: a) largo, b) ancho medio, c) largo de la RHM y d) Ángulo de la RHM y Largo de la RHM.....	125
Figura 3. Puntos de registros utilizados para el modelo de distribución potencial del género <i>Cereus</i> en Argentina.	126
Figura 4. Diagrama de dispersión de las observaciones en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante para la matriz 1. Ambos ejes explican el 92.72 % de la variación total de los datos.....	127
Figura 5. Diagrama de variación de tres caracteres de mayor carga (valores medidos en cm) en el análisis discriminante de la matriz 1 (hank: <i>C. hankenaus</i> , forb: <i>C. forbesii</i> , aeth: <i>C. aethiops</i> , hild: <i>C. hildmannianus</i> , speg: <i>C. spegazzinii</i> , steng: <i>C. stenogonus</i>).	128
Figura 6. Árbol de mínimo recorrido de las observaciones multivariadas (especies) en el espacio de los dos primeros ejes canónico de la matriz 1.	129
Figura 7. Proyección de observaciones multivariadas (especies) en el espacio de las dos primeras coordenadas principales y ARM de la matriz 1.....	129
Figura 8. Diagrama de dispersión de las observaciones en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante para la matriz 2. Ambos ejes explican el 81.9 % de la variación total de los datos.	130
Figura 9. Diagrama de la variación de seis caracteres de mayor carga (valores medidos en cm) en el análisis discriminante de la matriz 2 (hank: <i>C. hankenaus</i> , forb: <i>C. forbesii</i> , aeth: <i>C. aethiops</i> , hild: <i>C. hildmannianus</i> , speg: <i>C. spegazzinii</i> , steng: <i>C. stenogonus</i>).	131
Figura 10. Árbol de mínimo recorrido de las observaciones multivariadas (especies) en el espacio de los dos primeros ejes canónicos de la matriz 2.	132
Figura 11. Proyección de observaciones multivariadas (especies) en el espacio de las dos primeras coordenadas principales y ARM de la matriz 2.	132
Figura 12. Dendograma obtenido en el análisis de conglomerados empleando los 20 caracteres vegetativos de la matriz 1 para las 28 poblaciones de <i>Cereus</i> , utilizando el método de agrupamiento promedio no ponderado (UPGMA) y distancia euclídea.....	133

Figura 13. Diagrama de dispersión de las observaciones en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante para la matriz 3. Ambos ejes explican el 100 % de la variación total de los datos	134
Figura 14. Diagrama de la variación de seis de los 17 caracteres de mayor carga (valores medidos en cm) en el análisis discriminante de la matriz.	135
Figura 15. Ordenación de las poblaciones de <i>Cereus aethiops</i> , <i>C. forbesii</i> y <i>C. hankeanus</i> en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante para la matriz 3 y ARM. Ambos ejes explican el 82.76 % de la variación total de los datos	136
Figura 16. Árbol de mínimo recorrido de las observaciones multivariadas (sitios) en el espacio de los dos primeros ejes canónicos de la matriz 3.	137
Figura 17. Proyección de observaciones multivariadas (sitios) en el espacio de las dos primeras coordenadas principales y ARM de la matriz 3.	137
Figura 18. Ordenación de las poblaciones de <i>Cereus</i> en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante para la matriz 4. Ambos ejes explican el 71.33 % de la variación total de los datos.	138
Figura 19. Diagrama de la variación de los cuatro caracteres de mayor carga (valores medidos en cm) en el análisis discriminante de la matriz 4 (hank: <i>C. hankenhaus</i> , forb: <i>C. forbesii</i> , aeth: <i>C. aethiops</i> , hild: <i>C. hildmannianus</i> , steng: <i>C. stenogonus</i>).	139
Figura 20. Árbol de mínimo recorrido para las especies de <i>Cereus</i> de la matriz 4.	140
Figura 21. Proyección de observaciones multivariadas (especies) en el espacio de las dos primeras coordenadas principales y ARM de la matriz 4.	140
Figura 22. Dendograma obtenido en el análisis de conglomerados empleando los 33 caracteres vegetativos y de fruto de la matriz 4 para las 25 poblaciones de <i>Cereus</i> , utilizando el método de agrupamiento promedio no ponderado (UPGMA) y distancia euclídea.	141
Figura 23. Diagrama de dispersión de las observaciones en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante para la matriz 5 en base a datos morfométricos de fruto y semilla de las especies de <i>Cereus</i> estudiadas.	142
Figura 24. Proyección de observaciones multivariadas (especies) en el espacio de las dos primeras coordenadas principales y ARM de la matriz 5.	143
Figura 25. Diagrama de dispersión de las observaciones en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante para la matriz 6 en base a datos morfométricos de semillas de las especies de <i>Cereus</i> estudiadas.	144

Figura 26. Diagrama de dispersión de las observaciones en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante para la matriz 7 y biplot. Ambos ejes explican el 82 % de la variación total de los datos	145
Figura 27. Diagrama de arreglo de las espinas radiales de <i>Cereus</i> : A) <i>Cerues aethiops</i> , arreglo >10, B) <i>C. forbesii</i> , arreglo 2-10, C) <i>C. spegazzinii</i> , arreglo 2-6-10, D) <i>C. hankeanus</i> , arreglo 2-10, E) <i>C. hildmannianus</i> , arreglo 3-9 y F) <i>C. stenogonus</i> , arreglo 2-10	146
Figura 29. <i>Cereus hankeanus</i> . Distribución potencial en Argentina (izquierda), donde el rojo intenso indica mayor probabilidad de ocurrencia. Mapa de presencia-ausencia (centro) y ecoregiones (derecha).	148
Figura 31. <i>Cereus spegazzinii</i> . Distribución potencial (izquierda), donde el rojo intenso indica mayor probabilidad de ocurrencia. Mapa de presencia-ausencia (centro) y ecoregiones (derecha).	150
Figura 33. Media $\pm$ error estándar de la proporción de semillas germinadas (■) y la tasa de germinación (□) por tratamiento para las especies y poblaciones estudiadas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0.05$).	152
Figura 34. <i>Cereus aethiops</i> . A) Hábito, B) rama con botones florales, C) flores abiertas durante la noche, D y G) ramas con frutos maduros, E) frutos y F) semilla.	153
Figura 35. <i>Cereus hankeanus</i> . A) Hábito, B y D) rama en floración de dos sitios diferentes, C) botones florales, E) planta con frutos maduros, F) frutos y G) semilla.	154
Figura 36. <i>Cereus hildmannianus</i> . A) Hábito, B y D) rama en floración, C) flor abierta, D) rama y areolas, E) fruto abierto atacado por aves y F) semilla.	155
Figura 37. <i>Cereus spegazzinii</i> . Individuo y detalle de rama.	156
Figura 38. <i>Cereus stenogonus</i> . A) Hábito, B y C) ramas y areolas y D-E) semillas....	157

Tabla 1. Listado comparativo de especies del género *Cereus* reconocidas por Anderson (2001), Hunt (2006, 2016), Lodé (2015) y Ulloa Ulloa et al. (2017) a escala global. Las filas resaltadas en gris representan los taxones argentinos en conflicto taxonómico.

Anderson (2001)	Hunt (2006)	Lode (2015)	Kiesling (Zuluoga et al., 2008)	Ulloa Ulloa et al. (2017)
<i>Cereus adelmarii</i> (Rizzini & Mattos) P.J. Braun				<i>Cereus adelmarii</i> (Rizzini & Mattos) P.J. Braun
<i>Cereus aethiops</i> Haworth	<i>Cereus aethiops</i> Haworth	<i>Cereus aethiops</i> Haworth	<i>Cereus aethiops</i> Haworth	<i>Cereus aethiops</i> Haworth
<i>Cereus albicaulis</i> (Britton & Rose) Lützelburg	<i>Cereus albicaulis</i> (Britton & Rose) Lützelburg	<i>Cereus albicaulis</i> (Britton & Rose) Lützelburg		<i>Cereus albicaulis</i> (Britton & Rose) Lützelburg
				<i>Cereus amazonicus</i>
<i>Cereus argentinensis</i> Britton & Rose			<i>Cereus argentinensis</i> Britton & Rose	<i>Cereus argentinensis</i> Britton & Rose
<i>Cereus bicolor</i> Rizzini & Mattos	<i>Cereus bicolor</i> Rizzini & Mattos	<i>Cereus bicolor</i> Rizzini & Mattos		<i>Cereus bicolor</i> Rizzini & Mattos
<i>Cereus braunii</i> Cárdenas		<i>Cereus braunii</i> Cárdenas		
<i>Cereus cochabambensis</i> Cárdenas		<i>Cereus cochabambensis</i> Cárdenas		<i>Cereus cochabambensis</i> Cárdenas
<i>Cereus comarapanus</i> Cárdenas		<i>Cereus comarapanus</i> Cárdenas		<i>Cereus comarapanus</i> Cárdenas
		<i>Cereus colosseus</i>		
	<i>Cereus estevesii</i> Braun			<i>Cereus estevesii</i> Braun
				<i>Cereus diffusus</i> (Britton & Rose) Werderm.
<i>Cereus fernambucensis</i> Lemaire	<i>Cereus fernambucensis</i> Lemaire	<i>Cereus fernambucensis</i> Lemaire		<i>Cereus fernambucensis</i> Lemaire
			<i>Cereus forbesii</i> Otto ex C.F. Först	<i>Cereus forbesii</i> Otto ex C.F. Först

<i>Cereus fricii</i> Backeberg	<i>Cereus fricii</i> Backeberg	<i>Cereus fricii</i> Backeberg	<i>Cereus fricii</i> Backeberg	
Tabla 1: Continuación				
Anderson (2001)	Hunt (2006)	Lode (2015)	Kiesling (Zuluoga et al., 2008)	Ulloa Ulloa et al. (2017)
<i>Cereus grenadensis</i> Britton&Rose				
<i>Cereus haageanus</i> (Backeberg) N. P. Taylor				
<i>Cereus hankeanus</i> F.A.C Weber ex K. Schumann	<i>Cereus hankeanus</i> F.A.C Weber ex K. Schumann	<i>Cereus hankeanus</i> F.A.C Weber ex K. Schumann	<i>Cereus hankeanus</i> F.A.C Weber ex K. Schumann	<i>Cereus hankeanus</i> F.A.C Weber ex K. Schumann
<i>Cereus hexagonus</i> (L.) P. Miller	<i>Cereus hexagonus</i> (L.) P. Miller	<i>Cereus hexagonus</i> (L.) P. Miller		<i>Cereus hexagonus</i> (L.) P. Miller
<i>Cereus hildmannianus</i> K. Schumann	<i>Cereus hildmannianus</i> K. Schumann	<i>Cereus hildmannianus</i> K. Schumann	<i>Cereus hildmannianus</i> K. Schumann	<i>Cereus hildmannianus</i> K. Schumann
<i>Cereus horrispinus</i> Backeberg	<i>Cereus horrispinus</i> Backeberg	<i>Cereus horrispinus</i> Backeberg		<i>Cereus horrispinus</i> Backeberg
<i>Cereus huilunchu</i> Cárdenas		<i>Cereus huilunchu</i> Cárdenas		<i>Cereus huilunchu</i> Cárdenas
<i>Cereus insularis</i> Hemsley	<i>Cereus insularis</i> Hemsley	<i>Cereus insularis</i> Hemsley		<i>Cereus insularis</i> Hemsley
<i>Cereus jamacaru</i> A.P de Candolle	<i>Cereus jamacaru</i> A.P de Candolle	<i>Cereus jamacaru</i> A.P de Candolle		<i>Cereus jamacaru</i> A.P de Candolle
<i>Cereus kroenleinii</i> N.P. Taylor	<i>Cereus kroenleinii</i> N.P. Taylor			
<i>Cereus lamprospermus</i> K. Schumann	<i>Cereus lamprospermus</i> K. Schumann			<i>Cereus lamprospermus</i> K. Schumann
<i>Cereus lanosus</i> (F. Ritter) P.J. Braun	<i>Cereus lanosus</i> (F. Ritter) P.J. Braun	<i>Cereus lanosus</i> (F. Ritter) P.J. Braun		
<i>Cereus mirabella</i> N.P. Taylor	<i>Cereus mirabella</i> N.P. Taylor	<i>Cereus mirabella</i> N.P. Taylor		<i>Cereus mirabella</i> N.P. Taylor

<i>Cereus mortensenii</i> (Croizart)	<i>Cereus mortensenii</i> (Croizart)	<i>Cereus mortensenii</i> (Croizart)		
D.R. Hunt & Taylor	D.R. Hunt & Taylor	D.R. Hunt & Taylor		
Tabla 1: Continuación				
Anderson (2001)	Hunt (2006)	Lode (2015)	Kiesling (Zuluoga et al., 2008)	Ulloa Ulloa et al.(2017)
<i>Cereus pachyrhizus</i> K. Schumann				
<i>Cereus phatnospermus</i> K. Shumann	<i>Cereus phatnospermus</i> K. Shumann			
				<i>Cereus paraguayensis</i> K. Schumann
	<i>Cereus pierre-braunianus</i> Eddie	<i>Cereus pierre-braunianus</i> Eddie		<i>Cereus pierre-braunianus</i> Eddie
<i>Cereus repandus</i> (L.) P. Miller	<i>Cereus repandus</i> (L.) P. Miller	<i>Cereus repandus</i> (L.) P. Miller		<i>Cereus repandus</i> (L.) P. Miller
<i>Cereus roseiflorus</i> Spegazzinii				
<i>Cereus saddianus</i> (Rizini & Mattos) P. J. Braun	<i>Cereus saddianus</i> (Rizini & Mattos) P. J. Braun			<i>Cereus saddianus</i> (Rizini & Mattos) P. J. Braun
<i>Cereus spegazzini</i> F.A.C Weber	<i>Cereus spegazzini</i> F.A.C Weber			
<i>Cereus stenogonus</i> K. Schum	<i>Cereus stenogonus</i> K. Schum	<i>Cereus stenogonus</i> K. Schum	<i>Cereus stenogonus</i> K. Schum	<i>Cereus stenogonus</i> K. Schum
<i>Cereus tacuaralensis</i> Cárdenas				<i>Cereus tacuaralensis</i> Cárdenas
<i>Cereus trigondendron</i> K. Schumann ex Vaupel	<i>Cereus trigondendron</i> K. Schumann ex Vaupel	<i>Cereus trigondendron</i> K. Schumann ex Vaupel		<i>Cereus trigondendron</i> K. Schumann ex Vaupel
			<i>Cereus uruguayanus</i> R. Kiesling	<i>Cereus uruguayanus</i> R. Kiesling
<i>Cereus validus</i> Haworth		<i>Cereus validus</i> Haworth		

<i>Cereus vergasianus</i> Cárdenas	<i>Cereus vergasianus</i> Cárdenas	<i>Cereus vergasianus</i> Cárdenas	<i>Cereus vergasianus</i> Cárdenas
	<i>Cereus yungasensis</i>		<i>Cereus yungasensis</i> A. Fuentes &
	A. Fuentes & Quispe (Hunt, 2016)		Quispe

Tabla 2. Poblaciones estudiadas del género *Cereus* en Argentina.

Especie	Provincia	Localidad	Datos geográficos	
			Latitud	Longitud
<i>Cereus aethiops</i>	Salta	Chimpa	-26.0661	-65.951614
<i>Cereus aethiops</i>	Salta	Yacochuya	-26.054256	-65.99513
<i>Cereus aethiops</i>	Tucumán	Amaicha	-26.58883	-65.91436
<i>Cereus aethiops</i>	Salta	Puente Morales	-25.73555	-65.69061
<i>Cereus aethiops</i>	Salta	Obelisco	-26.005055	-65.787314
<i>Cereus aethiops</i>	Salta	Molinos	-25.433132	-66.285536
<i>Cereus forbesii</i>	Salta	Alemania	-25.62873	-65.64374
<i>Cereus forbesii</i>	Salta	Hickman	-23.215587	-63.584522
<i>Cereus forbesii</i>	Salta	La Estrella	-23.800276	-64.060485
<i>Cereus forbesii</i>	Salta	El Cebilar	-25.602222	-65.505418
<i>Cereus forbesii</i>	Tucumán	Vipos	-26.482867	-65.358836
<i>Cereus forbesii</i>	Jujuy	Pampa vieja	-24.503739	-65.054528
<i>Cereus hankeanus</i>	Salta	Dique Cabra Corral	-25.219632	-65.1989
<i>Cereus hankeanus</i>	Salta	Tonono	-22.411915	-63.521409
<i>Cereus hankeanus</i>	Salta	Ampascachi	-25.347047	-65.52371
<i>Cereus hankeanus</i>	Salta	La Viña	-25.452778	-65.562639
<i>Cereus hankeanus</i>	Salta	Lumbreras	-24.961313	-64.988376
<i>Cereus hankeanus</i>	Salta	Los Baños	-25.835808	-64.917282
<i>Cereus hankeanus</i>	Tucumán	Taco Ralo	-27.830931	-65.188397
<i>Cereus hankeanus</i>	Sgo del Estero	Santa Catalina	-28.160578	-64.787932
<i>Cereus hankeanus</i>	Sgo del Estero	Sierras de Guasayan	-28.136982	-64.827178
<i>Cereus hankeanus</i>	Sgo del Estero	La Aurora	-27.457393	-64.261415
<i>Cereus hankeanus</i>	Catamarca	Dique El Jumeal	-28.456518	-65.808464
<i>Cereus hildmannianus</i>	Entre Rios	Camino a Ubajay	-31.731015	-58.413268
<i>Cereus hildmannianus</i>	Entre Rios	Chajarí	-31.381277	-58.128748
<i>Cereus hildmannianus</i>	Entre Rios	Yuqueri	-30.77145	-58.02294
<i>Cereus spagazzinii</i>	Sgo del Estero	Parque El Copo	-25.688836	-61.850099
<i>Cereus stenogonus</i>	Corrientes	Riachuelo	-27.65306	-58.742786
<i>Cereus stenogonus</i>	Corrientes	El Sombrero	-27.869605	-58.762897
<i>Cereus stenogonus</i>	Entre Rios	Chajarí	-31.381398	-58.128339
<i>Cereus stenogonus</i>	Corrientes	Batel	-28.993601	-58.79577

Tabla 3. Caracteres morfológicos utilizados en el análisis estadístico de las especies del género *Cereus*.

Acronimo	Caracter morfológico	Acronimo	Caracter morfológico
FCr	Forma de crecimiento	LTepEI	Longitud de tépalos externos en el ciclo interno
H	Altura general	ATepEI	Ancho de tépalos externos en el ciclo interno
CoT	Color de las ramificaciones	NTint	N° de los tépalos internos
RamP	Número de ramificaciones primarias	KtepI	Color tépalos internos
C1	Número de costillas en ramas de 1° orden	LTepIE	Longitud de tépalos internos en el ciclo externo
L1	Largo de ramas de 1° orden	ATepIE	Ancho de tépalos internos en el ciclo externo
D1	Diámetro de ramas de 1° orden	LTepII	Longitud de tépalos internos en el ciclo interno
ScTv	Sección transversal de costilla joven	ATepII	Ancho de tépalos internos en el ciclo interno
AltC	Altura de costilla	LRecp	Longitud del receptáculo
AncC	Ancho de costilla	AnRecp	Ancho medio del receptáculo
Interc	Espacio intercostilla	NEst	N° estambres
DEntr	Distancia interareolar	LFile	Largo de filamentos últimos ciclos libres
LAre	Largo de areola	LFill	Largo de filamentos primeros ciclos libres
AncAre	Ancho de areola	LTubEs	Largo del tubo estaminal
NRad	Número de espinas radiales	LEst	Largo estilo
LTR	Largo total de espina radial mas larga	NREst	N° de ramas estigmáticas
LER	Largo del eje de la espina radial mas larga	LREst	Largo de ramas del estigma
AncR	Ancho medio de la espina radial mas larga	LCav	Largo de cavidad ovarica
Ncen	Número de espinas centrales	ACav	Ancho de cavidad ovarica
LTC	Largo total de la espina central de la espina más larga	NOv	Número de óvulos
LEC	Largo del eje de la espina central de la espina más larga	LFrt	Largo fruto
AncC	Ancho medio de la espina central mas larga	AFrt	Ancho medio fruto
LFl	Largo total de la flor	Kfru	Color del fruto
DFl	Diámetro del tubo floral	Kpulp	Color de la pulpa
LTub	Largo del tubo floral	NSem	Número de semillas
DApFl	Diámetro de la apertura de la flor	P25S	Peso de 25 semillas

Tabla 3. Continuación

NTex	Nº de los tepalos externos	LSem	Longitud semilla
KtepE	Color tepalos externos del ultimo ciclo	ASem	Ancho medio
LTepEE	Longitud de tepalos externos en el ciclo externo	Hilo	Long. De la region hilo micropilar
ATepEE	Ancho de tepalos externos en el ciclo externo	Ang	Angulo Hmp y eje de mayor longitud
Arrg	Arreglo de espinas radiales		

Tabla 4. Caracteres cualitativos vegetativos y estados de carácter utilizados en los análisis estadísticos de las especies de *Cereus*.

Caracter	Acrónimo	0	1	2	3	4
Forma de crecimiento	FCr	Columnar alto	Columnar bajo			
Color del tallo	CoT	Azulado	Verde oscuro	Verde amarillento	Verde jaspeado	
Sección transversal del tallo	ScTv	Redondeada	Aguda			
Arreglo de espinas	Arrg	0-12	2/6/10	2/4/6/8/10	3-9	
Color de los tépalos internos	Ktint	Blanco	Rosa	Rojo púrpura		
Color del fruto	Kfrut	Amarillo	Amarillo rojizo	Rosa rojizo	Rojo	Rojo púrpura
Color de la pulpa	Kpulp	Blanco	Rosa rojizo	Rojo	Rojo púrpura	

Tabla 5. Capas bioclimáticas y topográfica para modelar las distribución potencial de las especies de *Cereus* en Argentina.

Variables bioclimáticas
1. Estacionalidad en la temperatura
2. Isothermalidad
3. Precipitación anual
4. Precipitación en el trimestre más cálido
5. Precipitación en el período más lluvioso
6. Precipitación en el período más cálido
7. Precipitación en el trimestre más frío
8. Precipitación en el trimestre más lluvioso
9. Precipitación en el trimestre más seco
10. Estacionalidad de la precipitación
11. Rango medio diurno de temperatura
12. Rango anual de temperatura
13. Temperatura máxima del mes más caluroso
14. Temperatura media anual
15. Temperatura media en el trimestre más caluroso
16. Temperatura media en el trimestre más frío
17. Temperatura media en el trimestre más lluvioso
18. Temperatura media en el trimestre más seco
19. Temperatura mínima del período más frío
Variable topográfica
1. Altitud

Tabla 6. Especies del género *Cereus* de Argentina para las cuáles se estudió la morfología de las semillas y la germinación en respuesta al estrés hídrico. Se indica la región de Argentina a la que pertenecen, la provincia y la población.

Región de Argentina	Especie	Provincia	Población
Noroeste (NOA)	<i>Cereus aethiops</i>	Salta	Ampascachi
			Chimpa
			Molinos
			Obelisco
			Yacochuya
	<i>Cereus forbesii</i>	Jujuy	Pampa vieja
		Salta	Alemania
			El Cebilar
			Hickman
			La Estrella
	<i>Cereus hankeanus</i>	Tucumán	Vipos
		Salta	Ampascachi
			Lumbreras
			Dique Cabra Corral
			El Jumeal
			Los Baños
			Tonono
		Santiago del Estero	Santa Catalina
			Sierra de Guasayan
		Tucumán	Taco Ralo
Noreste (NEA)	<i>Cereus hildmannianus</i>	Entre Ríos	Chajarí
			Yuqueri
	<i>Cereus stenogonus</i>	Corrientes	Batel
			El sombrero
			Riachuelo

Tabla 7. Estadísticos descriptivos para los 55 caracteres morfométricos vegetativos y reproductivos de *Cereus aethiops*, *C. forbesii* y *C. hankeanus*.

Variable	<i>Cereus aethiops</i>					<i>Cereus forbesii</i>					<i>Cereus hankeanus</i>				
	n	Media	D.E.	Mín	Máx	n	Media	D.E.	Mín	Máx	n	Media	D.E.	Mín	Máx
H	33	105.5	± 56.0	40.0	320.0	51.0	425.2	± 81.9	155.0	658.0	74.0	420.0	± 105.5	185.0	710.0
RamP	33	6.4	± 4.4	1.0	20.0	51.0	44.6	± 40.0	7.0	184.0	74.0	34.9	± 30.9	6.0	178.0
C1	33	6.9	± 0.8	6.0	8.0	51.0	6.2	± 0.8	5.0	8.0	74.0	5.7	± 0.6	5.0	7.0
L1	33	30.9	± 13.0	14.1	65.0	51.0	35.9	± 13.4	14.5	70.0	74.0	29.9	± 13.4	9.5	66.2
D1	33	6.0	± 2.3	2.6	12.0	51.0	9.0	± 1.8	6.3	15.1	74.0	8.0	± 1.5	4.9	12.0
AltC	33	0.9	± 0.2	0.4	1.3	51.0	1.9	± 0.4	1.1	2.8	74.0	2.2	± 0.5	0.8	3.4
AncC	33	1.0	± 0.5	0.3	2.0	51.0	1.3	± 0.5	0.7	2.6	74.0	1.4	± 0.5	0.4	2.7
Interc	33	1.6	± 0.5	0.8	2.6	51.0	3.2	± 0.7	2.0	4.5	74.0	3.5	± 0.8	0.9	5.9
DEntr	33	2.6	± 1.0	0.7	4.7	51.0	2.5	± 0.5	1.6	3.8	74.0	2.5	± 0.6	1.3	4.0
LAre	33	0.69	± 0.14	0.47	1.07	51.0	0.65	± 0.2	0.22	1.22	74.0	0.65	± 0.26	0.22	1.84
AncAre	33	0.63	± 0.12	0.45	0.91	51.0	0.61	± 0.18	0.09	1.02	74.0	0.61	± 0.25	0.1	1.94
Nrad	33	9.0	± 1.9	5.0	12.0	51.0	3.7	± 1.1	1.0	6.0	74.0	3.7	± 1.1	1.7	6.0
LTR	33	1.89	± 0.92	0.95	5.06	51.0	1.97	± 1.67	0.37	8.09	74.0	1.87	± 1.59	0.57	8.21
LER	33	1.43	± 1.11	0.13	4.84	51.0	1.63	± 1.65	0.34	7.73	74.0	1.67	± 1.68	0.1	7.94
AncR	33	0.2	± 0.22	0.03	0.83	51.0	0.19	± 0.21	0.05	0.9	74.0	0.19	± 0.25	0.03	0.89
Ncen	33	1.2	± 0.7	0.0	3.0	51.0	0.8	± 0.4	0.0	1.0	74.0	1.0	± 0.2	0.0	1.0
LTC	31	3.51	± 1.97	1.45	8.39	38.0	2.6	± 1.62	0.53	9.42	70.0	2.53	± 1.88	0.52	9.96
LEC	31	2.42	± 1.66	0.19	7.93	38.0	2.39	± 1.6	0.42	9.08	70.0	2.24	± 1.73	0.06	7.95
AncC1	31	0.08	± 0.02	0.05	0.12	38.0	0.11	± 0.09	0.05	0.62	70.0	0.15	± 0.31	0.02	2.48
LFl	13	18.4	± 1.9	16.2	22.5	30	15.9	± 2.2	12.3	23.5	33	15.9	± 2.1	13.0	21.4
LTub	13	10.3	± 4.1	5.9	16.0	30	9.8	± 3.2	4.3	15.3	33	10.7	± 3.9	4.2	17.2
DFl	13	1.3	± 0.2	1.0	1.9	30	1.5	± 0.2	1.1	1.9	33	1.6	± 0.2	1.2	2.0
DpFl	13	3.5	± 0.8	2.6	5.3	30	4.7	± 1.3	2.7	7.9	33	4.6	± 1.5	2.4	7.8

Tabla 7. Continuación.

Variable	<i>Cereus aethiops</i>					<i>Cereus forbesii</i>					<i>Cereus hankeanus</i>				
	n	Media	D.E.	Mín	Máy	n	Media	D.E.	Mín	Máy	n	Media	D.E.	Mín	Máy
NTex	13	22.9	± 5.4	15.0	35.0	30	17.8	± 3.1	12.0	25.0	33	18.8	± 3.7	13.0	30.0
ATepEE	13	0.81	± 2.0	0.5	0.95	30	0.8	± 0.1	0.5	1.0	33	0.8	± 0.4	0.4	2.6
LTepEI	13	5.8	± 0.5	4.8	7.0	30	5.4	± 1.4	3.2	8.3	33	5.5	± 1.2	3.8	8.4
ATepEI	13	1.1	± 0.1	0.9	1.3	30	1.4	± 0.3	0.8	2.0	33	1.5	± 0.3	0.9	2.5
NTint	13	30.9	± 6.6	19.0	40.0	30	19.7	± 7.0	10.0	42.0	33	15.5	± 4.1	8.0	23.0
ATepIE	13	1.37	± 1.0	0.8	1.7	30	1.4	± 0.3	0.7	1.8	33	1.6	± 0.7	1.0	4.4
LTepII	13	5.0	± 1.4	1.2	6.7	30	5.2	± 0.9	3.5	7.4	33	4.8	± 2.1	0.8	10.8
ATepII	13	1.2	± 0.3	0.7	1.5	30	1.4	± 0.5	0.8	3.6	33	1.2	± 0.3	0.7	1.6
LFilI	13	9.6	± 2.1	4.6	11.8	30	5.4	± 2.7	1.2	10.9	33	5.2	± 1.7	2.5	8.7
LTepIE	13	6.3	± 0.7	4.9	7.9	30	5.5	± 1.2	3.3	8.7	33	5.3	± 1.7	1.8	10.7
LRecp	13	2.8	± 0.4	2.1	3.6	30	3.3	± 0.6	2.3	5.4	33	3.5	± 0.4	2.7	4.2
AnRecp	13	1.3	± 0.1	1.0	1.5	30	1.4	± 0.2	1.1	1.7	33	1.5	± 0.2	1.1	2.1
NEst	13	413.5	± 86.2	319.0	657.0	30	640.8	± 98.8	446.0	791.0	33	603.9	± 133.0	369.0	861.0
LFilE	13	9.5	± 4.0	3.8	15.5	30	5.8	± 4.0	1.3	15.5	33	4.9	± 2.3	2.0	9.4
LTubEs	13	1.2	± 0.6	0.6	2.6	30	3.0	± 0.7	1.0	4.2	33	3.2	± 0.8	2.3	6.7
LEst	13	12.2	± 2.8	7.8	18.8	30	8.4	± 3.1	0.8	13.7	33	9.0	± 2.1	6.3	15.2
NREst	13	14.6	± 2.8	9.0	19.0	30	16.5	± 2.2	12.0	20.0	33	16.3	± 2.8	11.0	23.0
LREst	13	1.3	± 0.2	0.9	1.7	30	1.5	± 0.3	1.0	2.0	33	1.4	± 0.5	0.7	2.7
LCav	13	1.9	± 0.4	1.3	2.4	30	2.0	± 0.4	1.2	2.6	33	2.1	± 0.3	1.6	2.7
ACav	13	0.6	± 0.2	0.4	0.8	30	0.7	± 0.1	0.6	1.0	33	0.8	± 0.2	0.4	1.1
NOv	13	2820.4	± 434	2212	3936.0	30	3396.7	± 1144.3	1296.0	5592.0	33	4246.3	± 1005.2	2548.0	6419.0
LFrt	13	4.9	± 1.4	3.6	8.6	30	7.6	± 1.3	5.1	10.6	33	6.8	± 1.8	3.9	11.6

Tabla 7. Continuación

Variable	<i>Cereus aethiops</i>					<i>Cereus forbesii</i>					<i>Cereus hankeanus</i>				
	n	Media	D.E.	Mín	Máy	n	Media	D.E.	Mín	Máy	n	Media	D.E.	Mín	Máy
AFrt	13	2.4	± 0.7	1.7	3.9	30	3.3	± 0.7	2.2	4.7	33	3.2	± 0.7	2.0	4.5
NSem	13	739.3	± 744.4	66.0	2757.0	30	2056.2	± 1673.7	121.0	7527.0	33	2208.3	± 937.7	824.0	4943.0
P25S	13	0.1	± 0.0	0.0	0.1	30	0.0	± 0.0	0.0	0.1	33	0.0	± 0.0	0.0	0.0
LSem	13	2.4	± 0.1	2.1	2.5	30	2.3	± 0.2	2.0	2.5	33	2.3	± 0.1	2.1	2.5
ASem	13	1.4	± 0.1	1.2	1.6	30	1.2	± 0.1	1.0	1.3	33	1.2	± 0.1	0.6	1.4
Hilo	13	0.8	± 0.1	0.7	0.9	30	0.7	± 0.1	0.5	0.9	33	0.7	± 0.2	0.5	2.0
Ang	13	46.6	± 3.8	41.8	55.4	30	61.0	± 5.9	50.7	75.9	33	60.6	± 6.0	46.9	72.5

Tabla 8. Estadísticos descriptivos para los 19 caracteres morfológicos vegetativos de *Cereus hildmannianus*, *C. spegazzinii* y *C. stenogonus*.

Variable	<i>Cereus hildmannianus</i>					<i>Ceresus spegazzinii</i>					<i>Cereus stenogonus</i>				
	n	Media	D.E.	Mín	Máx	n	Media	D.E.	Mín	Máx	n	Media	D.E.	Mín	Máx
H	12	348.8	± 133.2	134.0	532.0	5	78.8	± 21.7	45.0	102.0	17	355.2	± 197.8	159.0	850.0
RamP	12	18.3	± 6.6	7.0	31.0	5	10.4	± 3.0	7.0	15.0	17	14.0	± 8.3	4.0	32.0
C1	12	8.1	± 1.0	7.0	10.0	5	5.4	± 0.6	5.0	6.0	17	4.8	± 0.7	4.0	7.0
L1	12	24.9	± 9.1	15.5	46.7	5	66.0	± 16.3	40.0	83.0	17	39.1	± 27.9	18.0	130.7
D1	12	8.7	± 2.9	5.8	16.4	5	1.7	± 0.2	1.5	2.0	17	8.8	± 2.0	5.3	13.0
AltC	12	1.9	± 0.4	1.5	2.7	5	0.2	± 0.1	0.1	0.2	17	3.6	± 0.6	3.0	5.1
AncC	12	1.5	± 0.4	1.1	2.2	5	0.6	± 0.1	0.5	0.7	17	1.9	± 0.3	1.5	2.7
Interc	12	3.2	± 0.6	2.2	4.4	5	1.1	± 0.2	1.0	1.4	17	5.7	± 1.1	4.0	8.3
DEntr	12	1.6	± 0.4	1.0	2.1	5	3.9	± 0.2	3.6	4.1	17	3.0	± 0.3	2.5	3.4
LAre	12	0.6	± 0.1	0.44	0.79	5	0.38	± 0.1	0.3	0.54	17	0.65	± 0.14	0.4	0.89
AncAre	12	0.64	± 0.17	0.42	1.01	5	0.3	± 0.08	0.25	0.44	17	0.62	± 0.16	0.35	0.9
Nrad	12	6.7	± 1.2	4.0	9.0	5	3.0	± 0.0	3.0	3.0	17	3.1	± 0.8	2.0	5.0
LTR	12	8.13	± 8.36	1.22	24.12	5	0.79	± 0.1	0.67	0.89	17	1.76	± 0.74	0.82	3.9
LER	12	5.64	± 6.68	0.99	22.06	5	0.67	± 0.13	0.51	0.79	17	1.55	± 0.71	0.64	3.7
AncR	12	0.23	± 0.2	0.05	0.54	5	0.06	± 0.01	0.05	0.07	17	0.42	± 0.35	0.08	1.01
Ncen	12	0.9	± 0.3	0.0	1.0	5	0.0	± 0.0	0.0	0.0	17	0.8	± 0.5	0.0	2.0
LTC	11	3.88	± 4.74	0.29	16.28	0	sd	± sd	sd	sd	13	2.78	± 1.28	1.23	5.34
LEC	11	3.25	± 3.87	0.11	13.29	0	sd	± sd	sd	sd	13	5.01	± 6.32	0.96	23.06
AncC	11	0.18	± 0.16	0.04	0.49							0.41	± 0.36	0.09	0.95
NSem	10	445.7	± 522.3	45.0	1406.0						5	949.6	± 654.7	195.0	1927.0
P25S	10	0.1	± 0.1	0.0	0.3						5	0.0	± 0.0	0.0	0.0
LSem	10	2.3	± 0.2	2.0	2.6						5	2.2	± 0.1	2.1	2.3
ASem	10	1.2	± 0.1	1.1	1.4						5	1.1	± 0.1	1.1	1.2
Hilo	10	0.6	± 0.1	0.4	0.8						5	0.7	± 0.1	0.6	0.8
Ang	10	45.4	± 3.4	39.0	49.6						5	47.1	± 3.4	41.2	49.8

Tabla 9. Caracteres morfológicos y autovectores de los dos primeros ejes obtenidos en el Análisis discriminante realizado para las especies de *Cereus* con base en las primeras cinco matrices.

	Matriz 1		Matriz 2		Matriz 3		Matriz 3(sitio)		Matriz 4		Matriz 5	
	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2
	4.06	0.83	7.82	2.44	41.8	3.23	330.84	81.81	11.85	2.67	1.92	0.13
Variable	(77.07%)	(15.7%)	(62.45%)	(19.45%)	(92.82%)	(7.18%)	(66.35%)	(16.41%)	(71.33%)	(16.09%)	90.99 (%)	6.02 (%)
Tallo												
H	0.47	-0.64	0.28	-0.28	-0.03	-0.09	-0.25	-0.36	-0.26	-0.1		
RamP	0.11	-0.28	0.05	0.12	0.16	0.32	-1.23	0.16	-0.21	-0.07		
C1			-0.27	-0.49	0.99	0.4	-0.41	0.88	0.43	0.27		
L1	-0.51	0.22	-0.34	0.37	0.38	0.4	0.15	0.08	0.04	-0.21		
D1	0.3	-0.38	-0.01	-0.32	-0.33	0.22	-0.66	-0.73	0.1	0.17		
DEntr			-0.18	0.47	0.42	-0.14	-0.04	0.6	0.07	-0.26		
AltC	0.75	0.67	0.36	-0.33	0.43	0.02	-0.19	0.81	-0.19	0.22		
AncC	0.14	0.04	-0.01	-0.1	0.75	-0.23	-0.14	0.68	-0.05	0.09		
Interc			0.57	-0.01	-1.72	-0.54	0.72	-1.67	-0.33	0.38		
LAre			-0.16	-0.61	-0.3	0.49	0.46	-0.51	0.12	-0.23		
AncAre			0.03	-0.19	0.04	4.70E-03	-0.26	4.50E-03	0.06	0.7		
Nrad			-0.62	-0.43	1.48	-0.01	-0.87	1.66	0.54	-0.1		
Ncen			-0.04	-0.19	-0.56	-0.03	0.21	-0.32	-0.07	-0.17		
LTR			0.06	-0.3	0.56	-4.61	-1.75	2.68	0.09	-0.11		
AncR			0.32	0.63	0.55	-2.41	-1.14	-0.04	-0.05	0.31		
LER					-0.12	5.61	2.11	-2.44	-0.06	0.19		
Flor												
LFl					-0.96	-0.17	0.93	-1.26				

Tabla 9. Continuación.

Variable	Matriz 1		Matriz 2		Matriz 3		Matriz 3*		Matriz 4		Matriz 5	
	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2
NTex					-0.51	-0.34	0.82	-0.74				
ATepEE					0.49	-0.2	-0.06	0.31				
LTepEI					0.94	0.13	-2.39	0.6				
ATepEI					0.17	-0.12	-0.19	0.88				
DFI					-0.53	0.35	0.61	-0.03				
DApFI					0.63	0.38	0.72	-0.31				
LTub					2.16	-1.7	0.96	1.48				
LTepIE					2.60E-03	-0.22	-0.69	0.64				
ATepIE					-1.84	0.14	2.23	-3.27				
LTepII					-2.98	0.48	3.02	-3.32				
ATepII					0.77	0.17	-0.89	1.63				
LRecp					-1.1	-0.29	0.11	0.31				
NEst					-0.48	0.18	0.13	0.3				
LTubEs					0.51	0.33	-0.43	-0.3				
NTint					-0.59	0.66	0.47	-1.05				
LFile					0.59	1.77	-1.03	-0.52				
LFill					1.25	0.34	-1.4	0.78				
NREst					0.67	-0.4	0.13	1.28				
LREst					0.39	0.2	0.29	0.32				
LEst					0.75	-0.31	-0.45	1.12				
LRecp					0.32	0.22	-0.95	0.32				
AnRecp					0.58	-0.69	0.61	1.13				
LCav					0.29	0.03	-1.3	0.5				
ACav					-0.12	0.61	-0.67	-1.14				
NOv					-0.21	-0.53	-0.49	-0.35				

Tabla 9. Continuación.

Variable	Matriz 1		Matriz 2		Matriz 3		Matriz 3		Matriz 4		Matriz 5	
	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2	Eje 1	Eje 2
Fruto												
LFrt					-0.48	0.24	0.88	-0.22	-0.36	-0.49	-0.35	0.03
AFrt					0.24	-0.16	-0.76	0.39	-0.11	0.06	0.75	0.2
LSem					-0.16	-0.01	-0.41	-0.21	-0.28	0.19	0.36	0.61
ASem					0.89	-0.43	-0.44	0.7	0.84	-0.04	-0.74	0.61
Hilo					0.41	-0.33	-0.79	0.4	0.23	-0.11	-0.1	-0.1
Ang					-0.81	0.58	0.37	-1.19	-0.57	-0.2	0.17	0.26
NSem					-1.14	-0.2	-0.13	-0.18	1.55	-1.52	-0.35	0.03
P25S					0.05	0.24	6.90E-04	0.32	0.14	0.33	0.75	0.2

Tabla 10. Caracteres morfológicos y autovectores de los dos primeros ejes obtenidos en el análisis discriminante realizado para las especies de *Cereus* a partir de la matriz 6 y 7.

Variables	Matriz 6	Eje 2	Matriz 7	Eje 2
	Eje 1		Eje 1	
	1.87 (77.06 %)	0.52 (21.58 %)	11.46 (43.04 %)	10.38 (38.96 %)
Tallo				
H			-0.37	0.11
RamP			0.12	-0.02
C1			-0.14	-0.39
L1			0.2	-0.18
D1			-0.26	-0.15
DEntr			0.5	-0.19
AltC			-0.31	0.28
AncC			-0.36	-0.12
Interc			-0.29	0.51
LAre			-0.67	-0.25
AncAre			-0.43	-0.87
Nrad			-0.08	-0.78
Ncen			-0.2	0.01
LTR			-0.94	-0.98
AncR			1.11	1.18
LER			0.1	0.63
Fruto				
LFrt	-2.80E-03	0.42		
AFrt	-0.02	-0.14		
LSem	-0.17	0.04		
ASem	0.88	0.24		
Hilo	0.16	0.66		
Ang	-0.75	0.54		
NSem	-0.05	-0.07		
P25S	0.16	0.01		

Tabla 11. Tabla de clasificación cruzada de los especies de *Cereus* en la matriz 1.

Especies	<i>C.aethiops</i>	<i>C.forbesii</i>	<i>C.hankeanus</i>	<i>C.hildmannianus</i>	<i>C.spegazzinii</i>	<i>C.stenogonus</i>	Total	Error (%)
<i>C.aethiops</i>	32	0	0	0	1	0	33	3.03
<i>C.forbesii</i>	1	28	14	8	0	0	51	45.1
<i>C.hankeanus</i>	1	18	33	16	0	6	74	55.41
<i>C.hildmannianus</i>	1	1	4	6	0	0	12	50
<i>C.spegazzinii</i>	0	0	0	0	5	0	5	0
<i>C.stenogonus</i>	0	0	0	0	0	17	17	0
Total	35	47	51	30	6	23	192	36.98

Tabla 12. Matriz de distancia del análisis de coordenadas principales de la matriz 1 para las especies de *Cereus*.

Especies	<i>C.aethiops</i>	<i>C.forbesii</i>	<i>C.hankeanus</i>	<i>C.hildmannianus</i>	<i>C.spegazzinii</i>	<i>C.stenogonus</i>
<i>C.aethiops</i>	0					
<i>C.forbesii</i>	4.24	0				
<i>C.hankeanus</i>	3.85	0.89	0			
<i>C.hildmannianus</i>	3.28	2	1.31	0		
<i>C.spegazzinii</i>	4.32	5.8	5.68	5.58	0	
<i>C.stenogonus</i>	4.28	2.88	2.35	2.01	6.16	0

Tabla 13. Tabla de clasificación cruzada de las especies de *Cereus* en la matriz 2.

Especies	<i>C.aethiops</i>	<i>C.forbesii</i>	<i>C.hankeanus</i>	<i>C.hildmannianus</i>	<i>C.spegazzinii</i>	<i>C.stenogonus</i>	Total	Error (%)
<i>C.aethiops</i>	33	0	0	0	0	0	33	0
<i>C.forbesii</i>	0	40	11	0	0	0	51	21.57
<i>C.hankeanus</i>	0	16	57	0	0	1	74	22.97
<i>C.hildmannianus</i>	0	1	0	9	0	0	10	10
<i>C.spegazzinii</i>	0	0	0	0	5	0	5	0
<i>C.stenogonus</i>	0	0	0	0	0	17	17	0
Total	33	57	68	9	5	18	190	15.26

Tabla 14. Matriz de distancia del análisis de coordenadas principales de la matriz 2 para las especies de *Cereus*.

Especies	<i>C.aethiops</i>	<i>C.forbesii</i>	<i>C.hankeanus</i>	<i>C.hildmannianus</i>	<i>C.stenogonus</i>
<i>C.aethiops</i>	0				
<i>C.forbesii</i>	6.85	0			
<i>C.hankeanus</i>	6.24	2.02	0		
<i>C.hildmannianus</i>	7.47	5.78	5.52	0	
<i>C.stenogonus</i>	9.54	6.84	6.9	6.71	0

Tabla 15. Tabla de clasificación cruzada de las especies de *Cereus* en la matriz 3.

Especies	<i>C.aethiops</i>	<i>C.forbesii</i>	<i>C.hankeanus</i>	Total	Error (%)
<i>C.aethiops</i>	13	0	0	13	0
<i>C.forbesii</i>	0	28	2	30	6.67
<i>C.hankeanus</i>	0	1	32	33	3.03
Total	13	29	34	76	3.95

Tabla 16. Tabla de clasificación cruzada de las poblaciones de las especies de *Cereus* en la matriz 3.

Especies	Alemania	Amaicha	Ampascachi	Dique Cabra Corral	El cebilar	La Aurora	La Estrella	Lumbreras	Obelisco	Pampa Vieja	Rosario de la Frontera	Vipos	Yacochuya	Total	Error (%)
Alemania	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
Amaicha	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
Ampascachi	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
Dique Cabra Corral	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0
El cebilar	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0
La Aurora	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	5	0
La Estrella	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	8	0
Lumbreras	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	8	0
Obelisco	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	0
Pampa Vieja	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	5	0
Rosario de la Frontera	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	10	0
Vipos	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0
Yacochuya	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	8	0
Total	10	3	2	10	3	5	8	8	2	5	10	2	8	76	0

Tabla 17. Matriz de distancia del análisis de coordenadas principales de la matriz 3 para las poblaciones de las especies de *Cereus*.

	Alemania	Amaicha	Ampascachi	Dique Cabra Corral	El cebilar	La Aurora	La Estrella	Lumbreras	Obelisco	Pampa Vieja	Rosario de	Frontera	Vipos	Yacochuya
Alemania	0													
Amaicha	11.06	0												
Ampascachi	9.02	12.53	0											
Dique Cabra	6.84	11.6	9.05	0										
El cebilar	9.34	12.64	9.71	9.71	0									
La Aurora	9.81	14.31	11.41	12.71	9.99	0								
La Estrella	8.35	11.16	7.42	7.99	8.04	11.17	0							
Lumbreras	7.5	10.1	7.62	7.53	6.37	9.88	5.7	0						
Obelisco	11.18	8.15	13.34	12.47	12.77	13.73	11.38	10.62	0					
Pampa Vieja	9.48	11.14	8.8	10.05	9.78	12.61	9.08	8.61	12.68	0				
Rosario de	8.44	11.12	6.98	8.06	8.68	10.64	6.8	6.01	11.85	9.28	0			
Vipos	11.56	13.58	11.4	9.67	9.67	13.79	9.03	8.7	13.55	12.17	10.22	0		
Yacochuya	11.04	9.12	14.49	11.77	14.6	15.41	13.13	12.67	9.76	13.97	13.67	15.08	0	

Tabla 18. Tabla de clasificación cruzada de las especies de *Cereus* en la matriz 4.

Especies	<i>C.aethiops</i>	<i>C.forbesii</i>	<i>C.hankeanus</i>	<i>C.hildmannianus</i>	<i>C.stenogonus</i>	Total	Error (%)
<i>C.aethiops</i>	26	0	0	0	0	26	0
<i>C.forbesii</i>	0	28	9	0	0	37	24.32
<i>C.hankeanus</i>	0	11	59	0	0	70	15.71
<i>C.hildmannianus</i>	0	0	0	9	0	9	0
<i>C.stenogonus</i>	0	0	2	0	3	5	40
Total	26	39	70	9	3	147	14.97

Tabla 19. Matriz de distancia del análisis de coordenadas principales de la matriz 4 para las especies de *Cereus*.

	<i>C.aethiops</i>	<i>C.forbesii</i>	<i>C.hankeanus</i>	<i>C.hildmannianus</i>	<i>C.stenogonus</i>
<i>C.aethiops</i>	0				
<i>C.forbesii</i>	8.61	0			
<i>C.hankeanus</i>	7.55	3.07	0		
<i>C.hildmannianus</i>	9.43	8.08	7.78	0	
<i>C.stenogonus</i>	10.41	7.82	7.51	7.68	0

Tabla 20. Tabla de clasificación cruzada de las especies de *Cereus* en la matriz 5.

Especies	<i>C.aethiops</i>	<i>C.forbesii</i>	<i>C.hankeanus</i>	<i>C.hildmannianus</i>	<i>C.stenogonus</i>	Total	Error (%)
<i>C.aethiops</i>	53	0	0	1	0	54	1.85
<i>C.forbesii</i>	1	92	24	4	19	140	34.29
<i>C.hankeanus</i>	1	112	63	8	25	209	69.86
<i>C.hildmannianus</i>	5	0	0	4	11	20	80
<i>C.stenogonus</i>	0	0	0	0	5	5	0
Total	60	204	87	17	60	428	49.3

Tabla 21. Matriz de distancia del análisis de coordenadas principales de la matriz 5 para las especies de *Cereus*.

	<i>C.aethiops</i>	<i>C.forbesii</i>	<i>C.hankeanus</i>	<i>C.hildmannianus</i>	<i>C.stenogonus</i>
<i>C.aethiops</i>	0				
<i>C.forbesii</i>	4.79	0			
<i>C.hankeanus</i>	5.48	2.32	0		
<i>C.hildmannianus</i>	4.86	3.65	5.06	0	
<i>C.stenogonus</i>	5.47	2.7	4.13	2.18	0

Tabla 22. Tabla de clasificación cruzada de las especies de *Cereus* en la matriz 6.

Especies	<i>C.aethiops</i>	<i>C.forbesii</i>	<i>C.hankeanus</i>	<i>C.hildmannianus</i>	<i>C.stenogonus</i>	Total	Error (%)
<i>C.aethiops</i>	130	1	6	2	2	141	7.8
<i>C.forbesii</i>	4	96	59	5	16	180	46.67
<i>C.hankeanus</i>	8	109	108	7	28	260	58.46
<i>C.hildmannianus</i>	5	0	2	37	16	60	38.33
<i>C.stenogonus</i>	2	3	9	20	56	90	37.78
Total	149	209	184	71	118	731	41.59

Tabla 23. Tabla de clasificación cruzada de las especies de *Cereus* en la matriz 7.

Especies	<i>C.aethiops</i>	<i>C.forbesii</i>	<i>C.hankeanus</i>	<i>C.hildmannianus</i>	<i>C.spegazzinii</i>	<i>C.stenogonus</i>	Total	Error (%)
<i>C.aethiops</i>	13	0	0	0	0	0	13	0
<i>C.forbesii</i>	0	23	3	0	0	0	26	11.54
<i>C.hankeanus</i>	0	4	25	0	0	0	29	13.79
<i>C.hildmannianus</i>	0	0	0	5	0	0	5	0
<i>C.spegazzinii</i>	0	0	0	0	5	0	5	0
<i>C.stenogonus</i>	0	0	0	0	0	5	5	0
Total	13	27	28	5	5	5	83	8.43

Tabla 24. Media $\pm$ desvío estándar para el largo y ancho del fruto, color del fruto y de la pulpa, y número de semillas por fruto de las especies estudiadas. Entre paréntesis se indica el código correspondiente al color en la tabla Munsell.

Especie	Población	Largo (mm)	Ancho (mm)	Color fruto	Color pulpa	N° semillas/fruto
<i>Cereus aethiops</i>	Chimpa	5.24 $\pm$ 0.92	2.26 $\pm$ 0.51	Rojo (7.5R4/14)	Rosa rojizo (5P9/2)	
	Obelisco	8.15 $\pm$ 0.6	3.46 $\pm$ 0.38	Rojo (10R4/12)	Rosa rojizo (5P9/2)	
	Yacochuya	4.94 $\pm$ 1.25	2.28 $\pm$ 0.58	Rojo (7.5R3/14)	Rosa rojizo (2.5R9/2)	395.2 $\pm$ 382.53
<i>Cereus forbesii</i>	Pampa vieja	8.38 $\pm$ 1.15	3.7 $\pm$ 0.54	Rojizo rosado (5R4/14)	Rojo (10R2/8)	2782.67 $\pm$ 2490.27
	Alemania	7.01 $\pm$ 0.84	2.86 $\pm$ 0.45	Rojo (7.5R2/8)	Rosa rojizo (5R4/14)	1370 $\pm$ 999.62
	El Cebilar	6.12 $\pm$ 1.46	3.33 $\pm$ 1.89	Rojizo rosado (5R4/14)	Rojo (7.5R2/8)	1266.11 $\pm$ 954.64
	Hickman	6.27 $\pm$ 0.78	2.61 $\pm$ 0.46	Rojo (7.5R4/14)	Rosa rojizo (2.5R4/14)	400.13 $\pm$ 241.79
	La Estrella	6.25 $\pm$ 1.01	3.31 $\pm$ 0.6	Rojizo rosado (2.5R4/14)	Rosa rojizo (2.5R4/14)	1764.3 $\pm$ 1085.01
	Vipos	6.59 $\pm$ 0.69	7.02 $\pm$ 22.85	Rojo (10R4/8)	Rosa rojizo (2.5RR1/6)	2934.4 $\pm$ 1755.26
	Ampascachi	8.61 $\pm$ 0.81	3.63 $\pm$ 0.87	Rojo (10R2/8)	Rosa rojizo (5R2/8)	1930.29 $\pm$ 648.11
	Lumbreras	6.75 $\pm$ 1.31	3.31 $\pm$ 0.89	Rojizo rosado (5R4/14)	Rosa rojizo (5R5/18)	1834.9 $\pm$ 854.83
<i>Cereus hankeanus</i>	Dique Cabra	47.96 $\pm$ 31.53	22.01 $\pm$ 14.78	Rojizo rosado (5R4/14)	Rojo púrpura (10RP4/15)	2476.38 $\pm$ 1038.66
	Los Baños	6.47 $\pm$ 2.02	3.22 $\pm$ 0.67	Rojo púrpura (10RP4/14)	Rojo púrpura (10RP4/14)	1997.7 $\pm$ 480.3
	Tonono	6.11 $\pm$ 1.14	2.56 $\pm$ 0.41	Rojizo rosado (5R4/14)	Rosa rojizo (2.5R4/14)	1134.2 $\pm$ 697.25
	Santa Catalina	8.13 $\pm$ 1.6	2.92 $\pm$ 0.59	Rojizo rosado (5R4/14)	Rosa rojizo (2.5R1/18)	2024.4 $\pm$ 479.37
	Sierra de	8.98 $\pm$ 1.24	3.48 $\pm$ 0.52	Rojo (7.5R3/10)	Rosa rojizo (2.5R1/16)	2150 $\pm$ 1068.46
	Taco Ralo	7.23 $\pm$ 1.36	3.21 $\pm$ 0.52	Rojo rojizo (5R3/10)	Rosa rojizo (2.5R3/10)	1574.5 $\pm$ 1094.22
	Chajarí	3.26 $\pm$ 0.4	2.3 $\pm$ 0.28	Amarillo rojizo (10YR7/10)	Blanco (7.5Y9/2)	361.64 $\pm$ 469.85
<i>Cereus hildmannianus</i>	Yuqueri	4.75 $\pm$ 0.44	3.14 $\pm$ 0.36	Amarillo rojizo (10YR7/10)	Blanco (7.5Y9/2)	522.75 $\pm$ 563.52
<i>Cereus</i>	Batel	4.95 $\pm$ 0.8	2.92 $\pm$ 0.37	Rojizo rosado (5Y8/10)		620.33 $\pm$ 465.73
<i>stenogonus</i>	Riachuelo	5.37 $\pm$ 0.92	3.95 $\pm$ 0.1	Amarillo (2.5GY/12)	Blanco (7.5Y9/2)	1443.5 $\pm$ 683.77

Tabla 25. Media $\pm$ desvío estándar para el largo y ancho de las semillas, largo de la región hilo-micropilo (RHM), ángulo formado por la región hilo-micropilo, peso de 25 semillas y color. Entre paréntesis se indica el código correspondiente al color en la tabla Munsell.

Especie	Población	Largo (mm)	Ancho (mm)	RHM (mm)	Ángulo	Peso (g)	Color de la semilla
<i>Cereus aethiops</i>	Amaicha	2.37 $\pm$ 0.15	1.41 $\pm$ 0.12	0.86 $\pm$ 0.11	49.91 $\pm$ 4.67	0.0501 $\pm$ 0.097	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	Chimpa	2.38 $\pm$ 0.17	1.46 $\pm$ 0.07	0.85 $\pm$ 0.1	42.42 $\pm$ 4.31	0.0388 $\pm$ 0.097	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	Molinos	2.5 $\pm$ 0.07	1.43 $\pm$ 0.09	0.83 $\pm$ 0.06	39.77 $\pm$ 3.65	0.0576 $\pm$ 0.0142	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	Obelisco	2.26 $\pm$ 0.07	1.37 $\pm$ 0.05	0.84 $\pm$ 0.02	46.66 $\pm$ 0.7	0.0486 $\pm$ 0.0006	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	Yacochuya	2.44 $\pm$ 0.1	1.44 $\pm$ 0.1	0.76 $\pm$ 0.09	45.34 $\pm$ 3.91	0.0576 $\pm$ 0.0142	negro (Gley 1. 2.5/ N)
<i>Cereus forbesii</i>	Pampa vieja	2.26 $\pm$ 0.14	1.14 $\pm$ 0.09	0.69 $\pm$ 0.06	56.37 $\pm$ 4.69	0.0436 $\pm$ 0.0044	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	Alemania	2.38 $\pm$ 0.12	1.16 $\pm$ 0.1	0.64 $\pm$ 0.08	64.56 $\pm$ 4.25	0.0418 $\pm$ 0.0045	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	El Cebilar	2.16 $\pm$ 0.15	1.22 $\pm$ 0.05	0.74 $\pm$ 0.08	56.11 $\pm$ 7.39	0.0357 $\pm$ 0.0046	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	Hickman	2.19 $\pm$ 0.13	1.23 $\pm$ 0.08	0.74 $\pm$ 0.08	65.89 $\pm$ 7.09	0.0404 $\pm$ 0.0028	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	La Estrella	2.18 $\pm$ 0.11	1.16 $\pm$ 0.08	0.66 $\pm$ 0.07	63.53 $\pm$ 6.75	0.0369 $\pm$ 0.0036	negro (Gley 1. 2.5/ N)
<i>Cereus hankeanus</i>	Vipos	2.23 $\pm$ 0.12	1.1 $\pm$ 0.06	0.62 $\pm$ 0.07	53.98 $\pm$ 7.49	0.0258 $\pm$ 0.067	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	Ampascachi	2.22 $\pm$ 0.17	1.14 $\pm$ 0.07	0.59 $\pm$ 0.09	56.72 $\pm$ 2.71	0.0342 $\pm$ 0.0015	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	Lumbreras	2.27 $\pm$ 0.19	1.2 $\pm$ 0.14	0.7 $\pm$ 0.25	55.74 $\pm$ 8.13	0.033 $\pm$ 0.0023	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	Dique Cabra Corral	2.27 $\pm$ 0.14	1.14 $\pm$ 0.07	0.68 $\pm$ 0.1	60.48 $\pm$ 4.82	0.0355 $\pm$ 0.0047	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	El Jumeal	2.37 $\pm$ 0.19	1.33 $\pm$ 0.09	0.76 $\pm$ 0.08	61.12 $\pm$ 5.65	0.0385 $\pm$ 0.0077	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	Los Baños	2.17 $\pm$ 0.13	1.14 $\pm$ 0.07	0.7 $\pm$ 0.08	62.88 $\pm$ 5.91	0.0447 $\pm$ 0.0481	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	Tonono	2.21 $\pm$ 0.11	1.04 $\pm$ 0.06	0.65 $\pm$ 0.09	50.12 $\pm$ 9.04	0.0327 $\pm$ 0.0048	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	Santa Catalina	2.23 $\pm$ 0.18	1.23 $\pm$ 0.08	0.7 $\pm$ 0.1	65.81 $\pm$ 7.53	0.0406 $\pm$ 0.094	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	Sierra de Guasayan	2.19 $\pm$ 0.2	1.2 $\pm$ 0.08	0.71 $\pm$ 0.1	57.85 $\pm$ 5.24	0.0376 $\pm$ 0.061	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	Taco Ralo	2.31 $\pm$ 0.13	1.21 $\pm$ 0.07	0.69 $\pm$ 0.07	62.52 $\pm$ 5.56	0.0426 $\pm$ 0.003	negro (Gley 1. 2.5/ N)
<i>Cereus hildmannianus</i>	Chajarí	2.38 $\pm$ 0.28	1.25 $\pm$ 0.15	0.68 $\pm$ 0.12	46.87 $\pm$ 3.63	0.0545 $\pm$ 0.0671	negro (Gley 1. 2.5/ N)
<i>Cereus stenogonus</i>	Yuqueri	2.08 $\pm$ 0.06	1.17 $\pm$ 0.09	0.51 $\pm$ 0.04	43.78 $\pm$ 2.38	0.0274 $\pm$ 0.003	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	Batel	2.25 $\pm$ 0.13	1.15 $\pm$ 0.07	0.68 $\pm$ 0.1	48.99 $\pm$ 0.7	0.0321 $\pm$ 0.0032	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	El sombrero	2.28 $\pm$ 0.26	1.28 $\pm$ 0.12	0.59 $\pm$ 0.08	36.31 $\pm$ 3.85	0.029 $\pm$ 0.0326	negro (Gley 1. 2.5/ N)
	Riachuelo	2.16 $\pm$ 0.14	1.24 $\pm$ 0.02	0.49 $\pm$ 0.16	45.22 $\pm$ 2.1	0.0302 $\pm$ 0.0008	negro (Gley 1. 2.5/ N)

Tabla 26. Superficie y porcentaje de la distribución de *C. aethiops* en Argentina.

Provincia	Superficie (km ²)	Superficie (%)
Mendoza	76365.78	14.03
La Pampa	63847.04	11.73
La Rioja	61544.57	11.31
Santiago del Estero	57527.11	10.57
Salta	44958.90	8.26
Córdoba	44370.20	8.15
San Luis	42927.35	7.89
San Juan	39203.12	7.20
Catamarca	38212.90	7.02
Rio Negro	32232.72	5.92
Buenos Aires	19041.00	3.50
Jujuy	9856.74	1.81
Tucuman	9747.66	1.79
Formosa	4181.07	0.77
Chaco	219.39	0.04
Misiones	124.05	0.02
Neuquén	38.84	0.01
Total	544398.44	100

Tabla 27. Superficie y porcentaje de la distribución de *C. aethiops* en las ecoregiones Argentina.

Ecoregión	Superficie (km ²)	Superficie (%)
Chaco seco	186385.88	34.25
Monte de llanuras y mesetas	153266.89	28.16
Monte de Sierras y Bolsones	73522.53	13.51
Espinal	69332.96	12.74
Selva de Yungas	42471.59	7.80
Pampa	11594.20	2.13
Altos Andes	3539.86	0.65
Estepa patagonica	1419.79	0.26
Chaco húmedo	1361.41	0.25
Puna	1210.57	0.22
Selva Paranaense	124.05	0.02
Total	544229.73	100.00

Tabla 28. Superficie y porcentaje de la distribución de *C. hankeanus* en Argentina.

Provincia	Superficie (Km ²)	Superficie (%)
Salta	65494.71	38.29
Santiago del Estero	23899.16	13.97
La Rioja	20395.14	11.92
Cordoba	17077.22	9.98
Catamarca	16710.55	9.77
Tucuman	9488.99	5.55
Jujuy	7491.84	4.38
Formosa	5611.54	3.28
San Luis	4154.68	2.43
Corrientes	245.08	0.14
Chaco	242.17	0.14
San Juan	209.73	0.12
Misiones	18.84	0.01
Total	171039.65	100

Tabla 29. Superficie y porcentaje de la distribución de *C. hankeanus* en las ecoregiones de Argentina.

Ecoregión	Superficie (Km ²)	Superficie (%)
Chaco seco	134239.15	78.53
Selva de Yungas	33368.92	19.52
Monte de Sierras y Bolsones	1781.03	1.04
Monte de llanuras y mesetas	850.58	0.50
Espinal	271.01	0.16
Campos y Malezas	244.73	0.14
Chaco humedo	158.41	0.09
Selva Paranaense	18.84	0.01
Total	170932.67	100

Tabla 30. Superficie y porcentaje de la distribución de *C. hildmannianus* en Argentina.

Provincia	Superficie (km ²)	Superficie (%)
Corrientes	63611.85	44.66
Buenos Aires	21453.85	15.06
Santa Fe	15134.00	10.63
Formosa	16055.58	11.27
Chaco	13264.67	9.31
Entre Rios	10222.73	7.18
Santiago del Estero	1750.05	1.23
Cordoba	705.07	0.50
Río Negro	129.00	0.09
Misiones	103.90	0.07
Total general	142430.70	100.00

Tabla 31. Superficie y porcentaje de la distribución de *C. hildmannianus* en las ecoregiones de Argentina.

Ecoregión	Superficie (km ²)	Superficie (%)
Chaco húmedo	33320.00	23.3938331
Esteros del Ibera	29053.69	20.39847219
Pampa	27416.00	19.24865931
Campos y Malezas	25108.54	17.62860423
Delta e islas del Parana	15367.74	10.78962391
Espinal	7402.86	5.197518134
Chaco seco	2360.00	1.656946162
Estepa patagónica	1327.70	0.932172635
Monte de llanuras y selva	952.46	0.668718195
Selva Paranaense	121.71	0.085452142
Total general	142430.70	100

Tabla 32. Superficie y porcentaje de la distribución de *C. spegazzinii* en Argentina.

Provincia	Superficie (km ²)	Superficie (%)
Santiago del Estero	126977.15	74.80
Salta	38582.60	22.73
Formosa	3711.56	2.19
Chaco	275.07	0.16
Cordoba	114.66	0.07
Jujuy	60.46	0.04
Tucuman	26.40	0.02
La Rioja	0.38	0.00
Total general	169748.28	100.00

Tabla 33. Superficie y porcentaje de la distribución de *C. spegazzinii* en las ecoregiones de Argentina.

Ecoregión	Superficie (km ²)	Superficie (%)
Chaco seco	144514.70	85.13
Chaco humedo	15797.66	9.31
Selva de Yungas	6865.47	4.04
Altos Andes	1387.74	0.82
Espinal	1145.46	0.67
Puna	37.24	0.02
Total general	169748.28	100.00

Tabla 34. Superficie y porcentaje de la distribución de *C. stenogonus* en Argentina.

Provincia	Superficie (km ²)	Superficie (%)
Corrientes	85625.75	36.85
Entre Ríos	63242.73	27.22
Santa Fe	52953.85	22.79
Chaco	17324.67	7.46
Formosa	12855.58	5.53
Misiones	226.90	0.10
Buenos Aires	137.07	0.06
Total general	232366.55	100.00

Tabla 35. Superficie y porcentaje de la distribución de *C. stenogonus* en las ecoregiones de Argentina.

Ecoregión	Superficie (km ²)	Superficie (%)
Espinal	65077.97	28.01
Chaco húmedo	49512.69	21.31
Esteros del Iberá	39153.69	16.85
Pampa	31593.79	13.60
Delta e islas del Paraná	25367.74	10.92
Campos y Malezas	21652.96	9.32
Selva Paranaense	7.71	0.00
Total general	232366.55	100.00

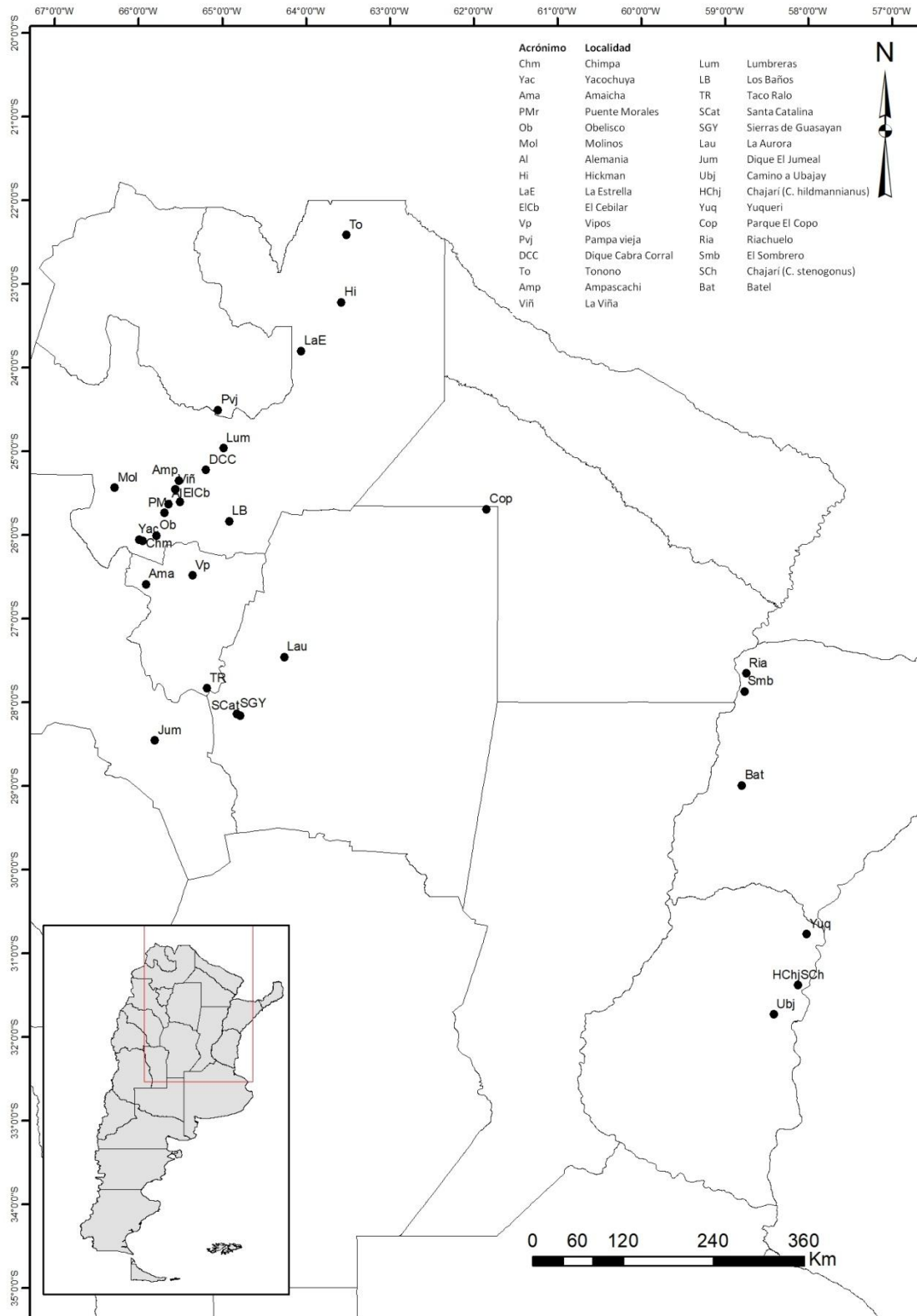


Figura 1. Ubicación de las áreas de colecta de las especies estudiadas del género *Cereus* en Argentina.

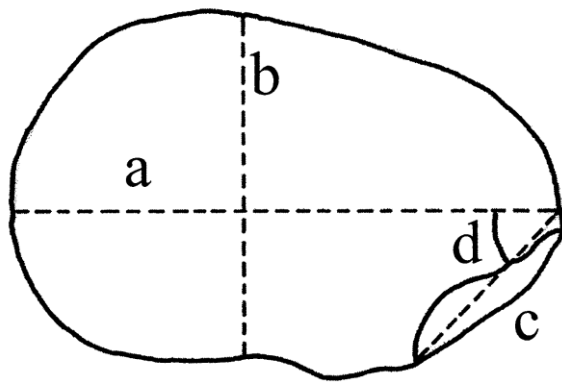


Figura 2. Caracteres medidos en la semilla: a) largo, b) ancho medio, c) largo de la RHM y d) Ángulo de la RHM y Largo de la RHM.

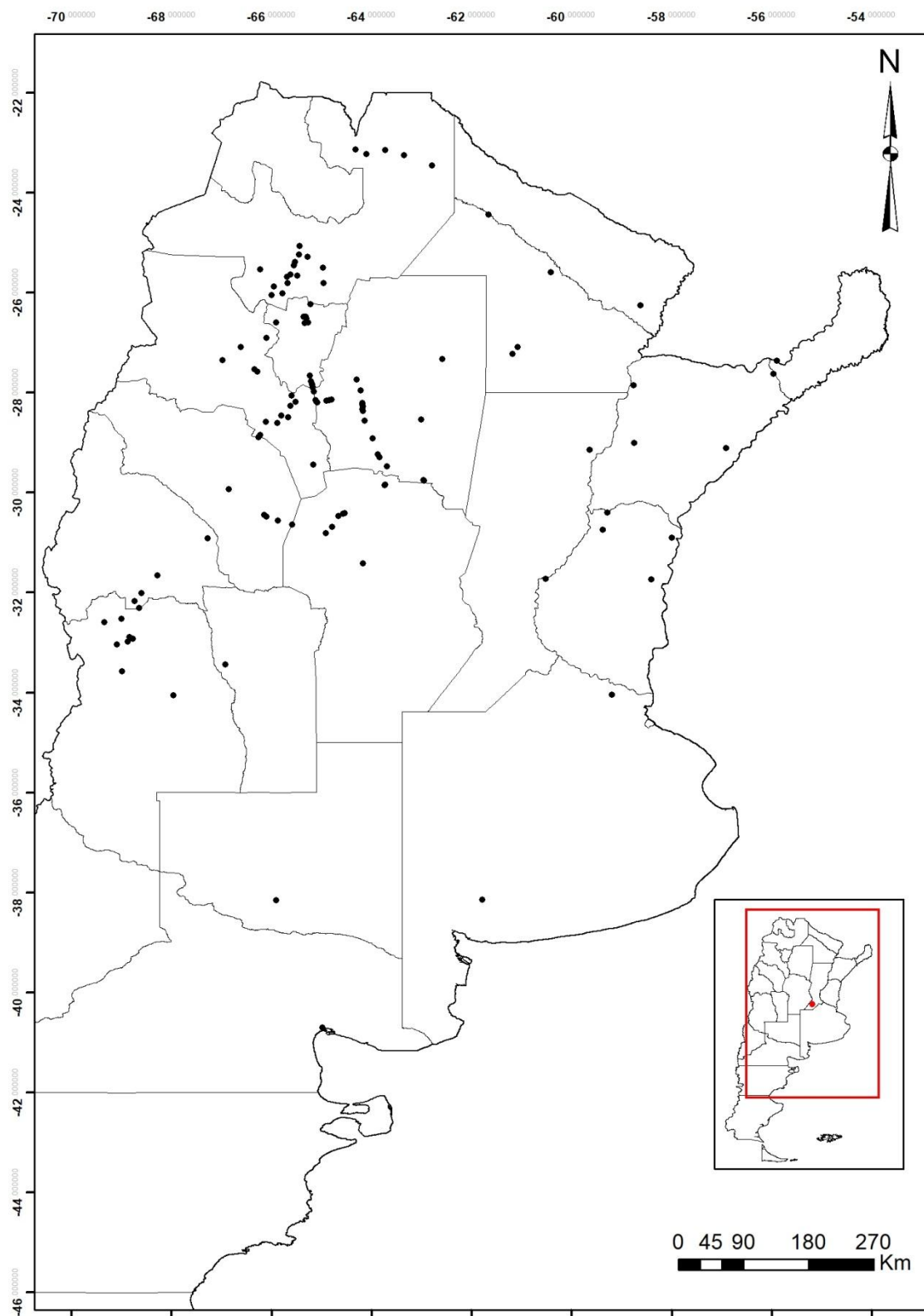


Figura 3. Puntos de registros utilizados para el modelo de distribución potencial del género *Cereus* en Argentina.

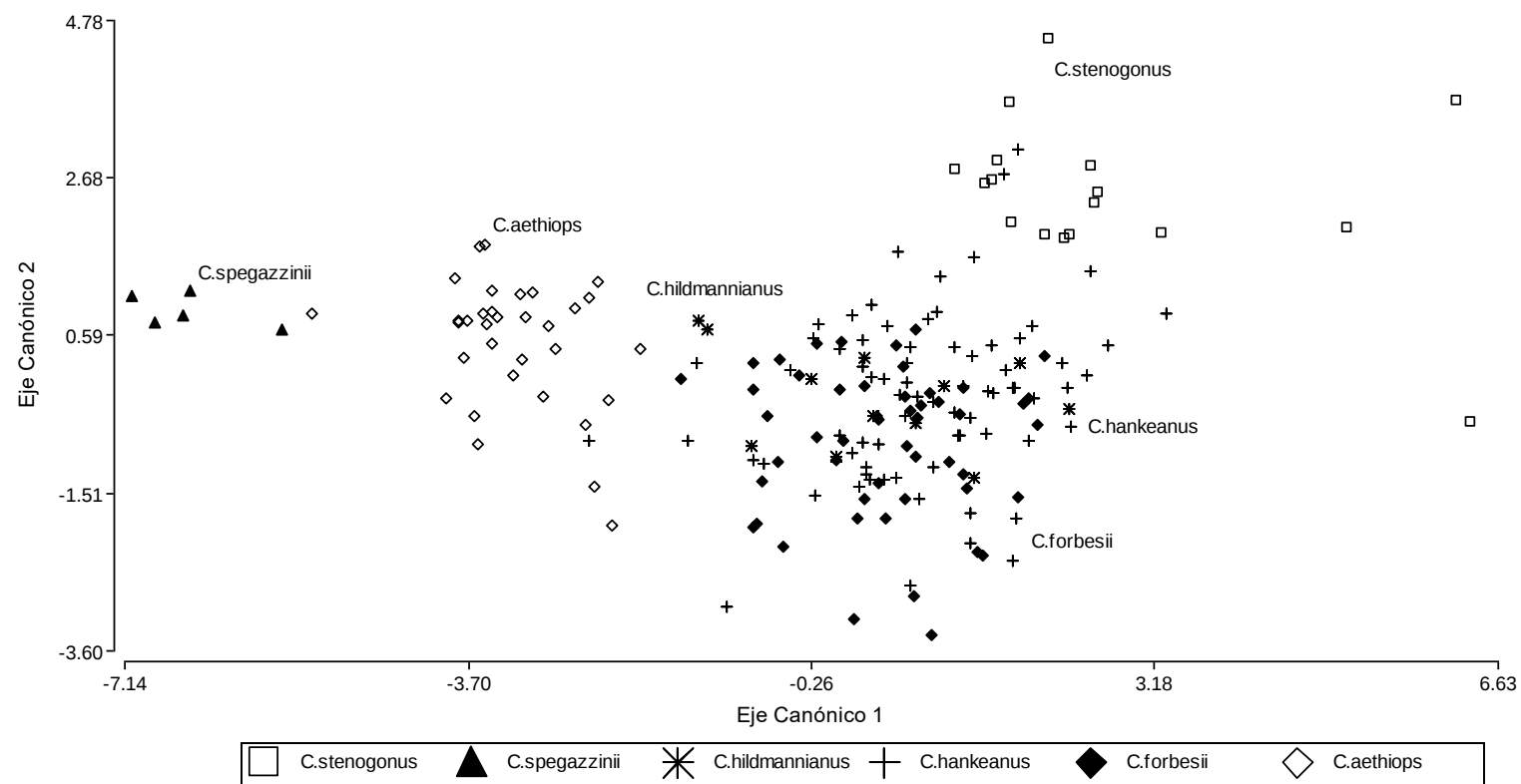


Figura 4. Diagrama de dispersión de las observaciones en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante para la matriz 1. Ambos ejes explican el 92.72 % de la variación total de los datos.

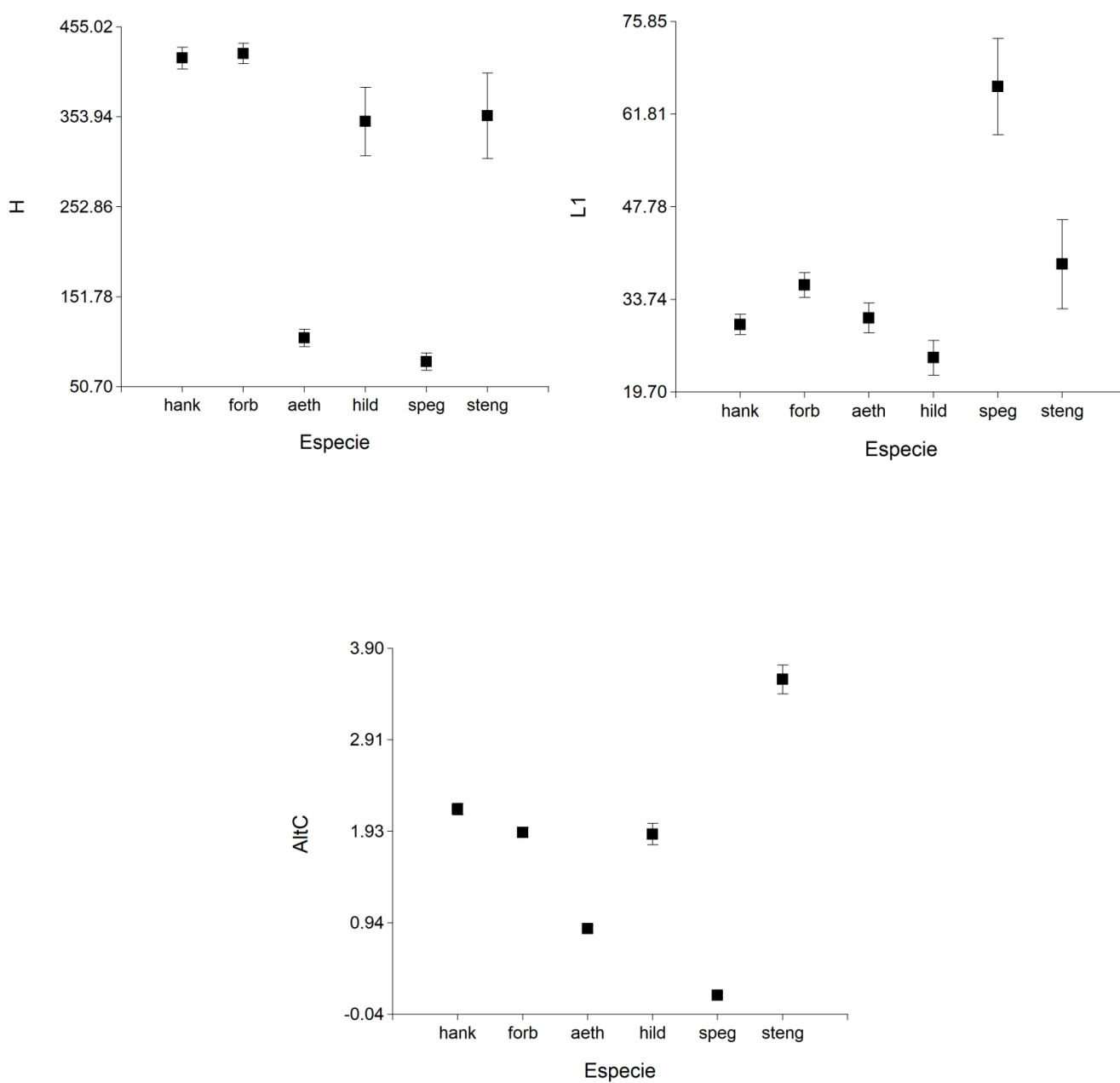


Figura 5. Diagrama de variación de tres caracteres de mayor carga (valores medidos en cm) en el análisis discriminante de la matriz 1 (hank: *C. hankenauus*, forb: *C. forbesii*, aeth: *C. aethiops*, hild: *C. hildmannianus*, speg: *C. spegazzinii*, steng: *C. stenogonus*).

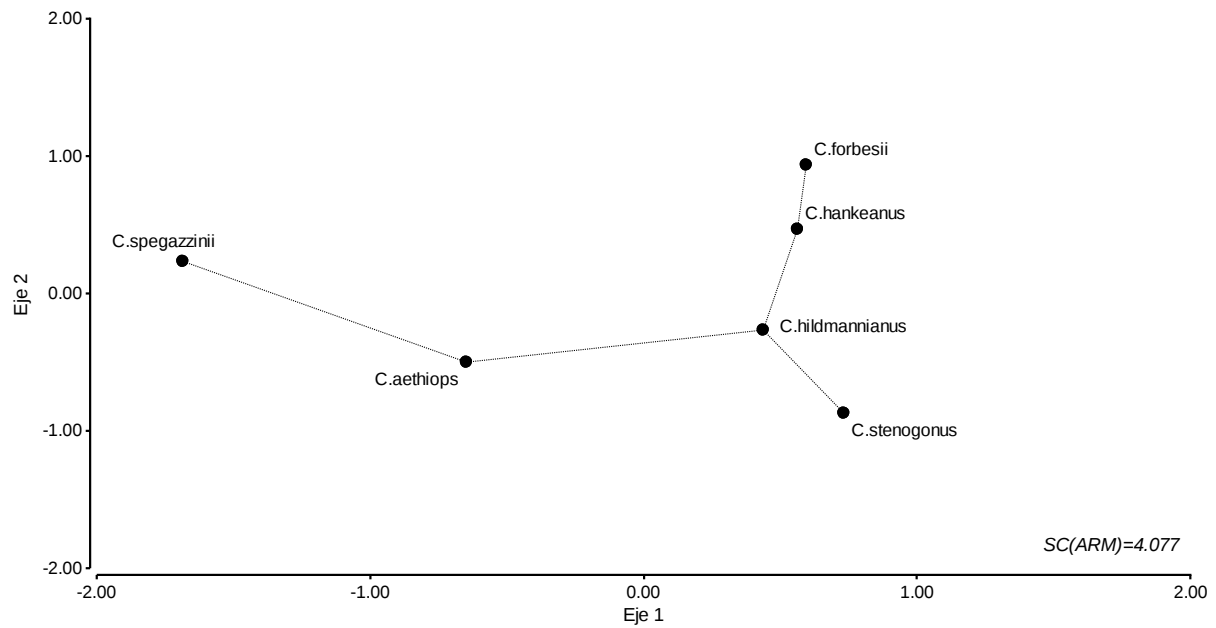


Figura 6. Árbol de mínimo recorrido de las observaciones multivariadas (especies) en el espacio de los dos primeros ejes canónico de la matriz 1.

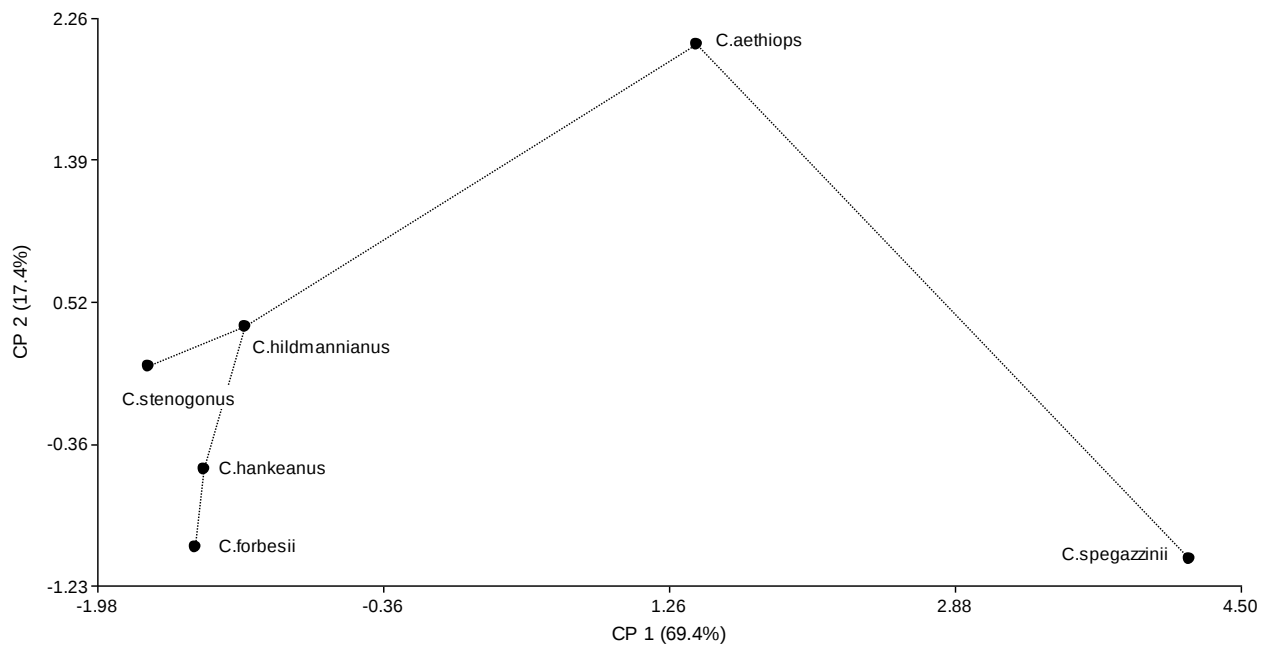


Figura 7. Proyección de observaciones multivariadas (especies) en el espacio de las dos primeras coordenadas principales y ARM de la matriz 1.

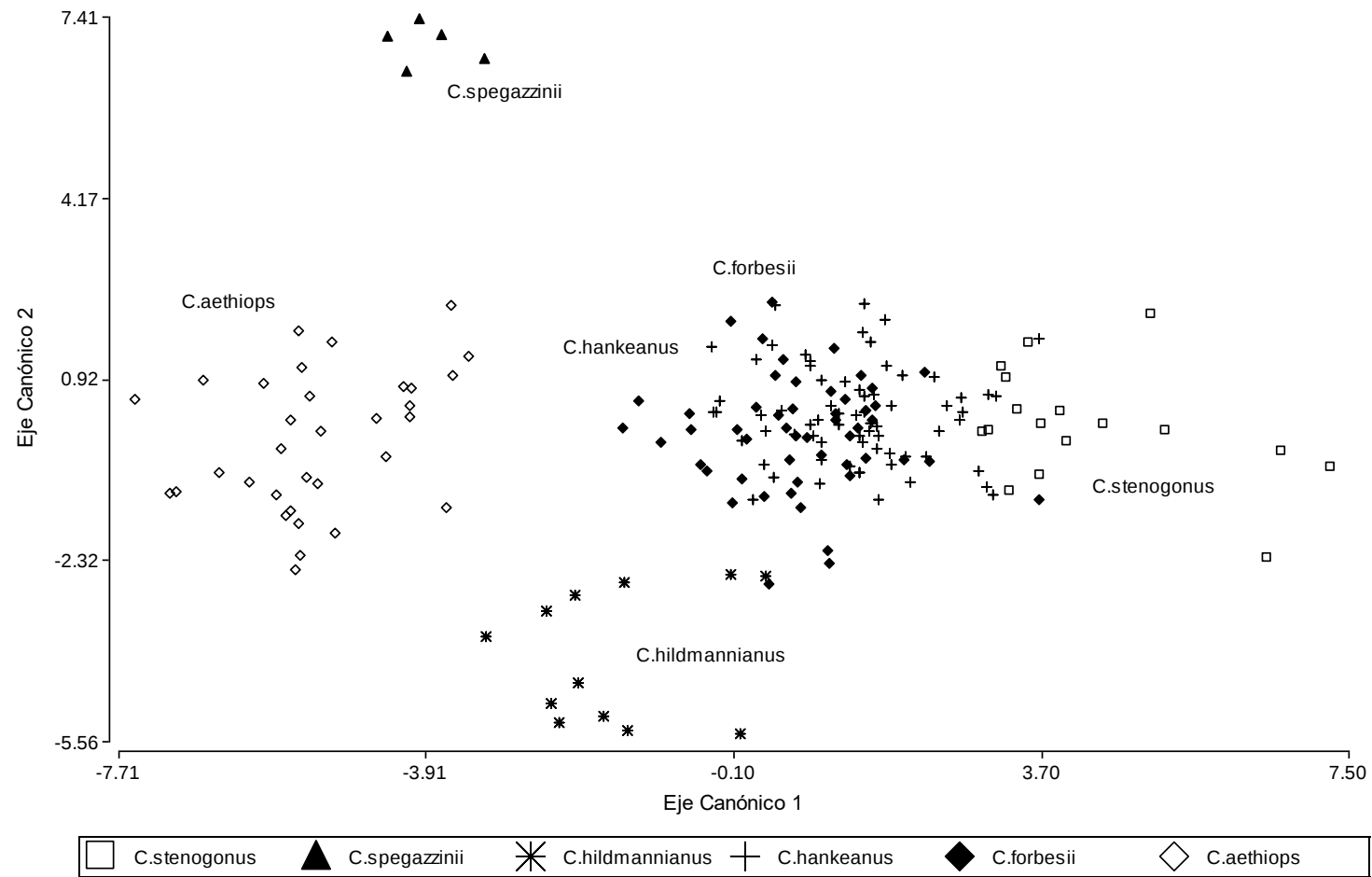


Figura 8. Diagrama de dispersión de las observaciones en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante para la matriz 2. Ambos ejes explican el 81.9 % de la variación total de los datos.

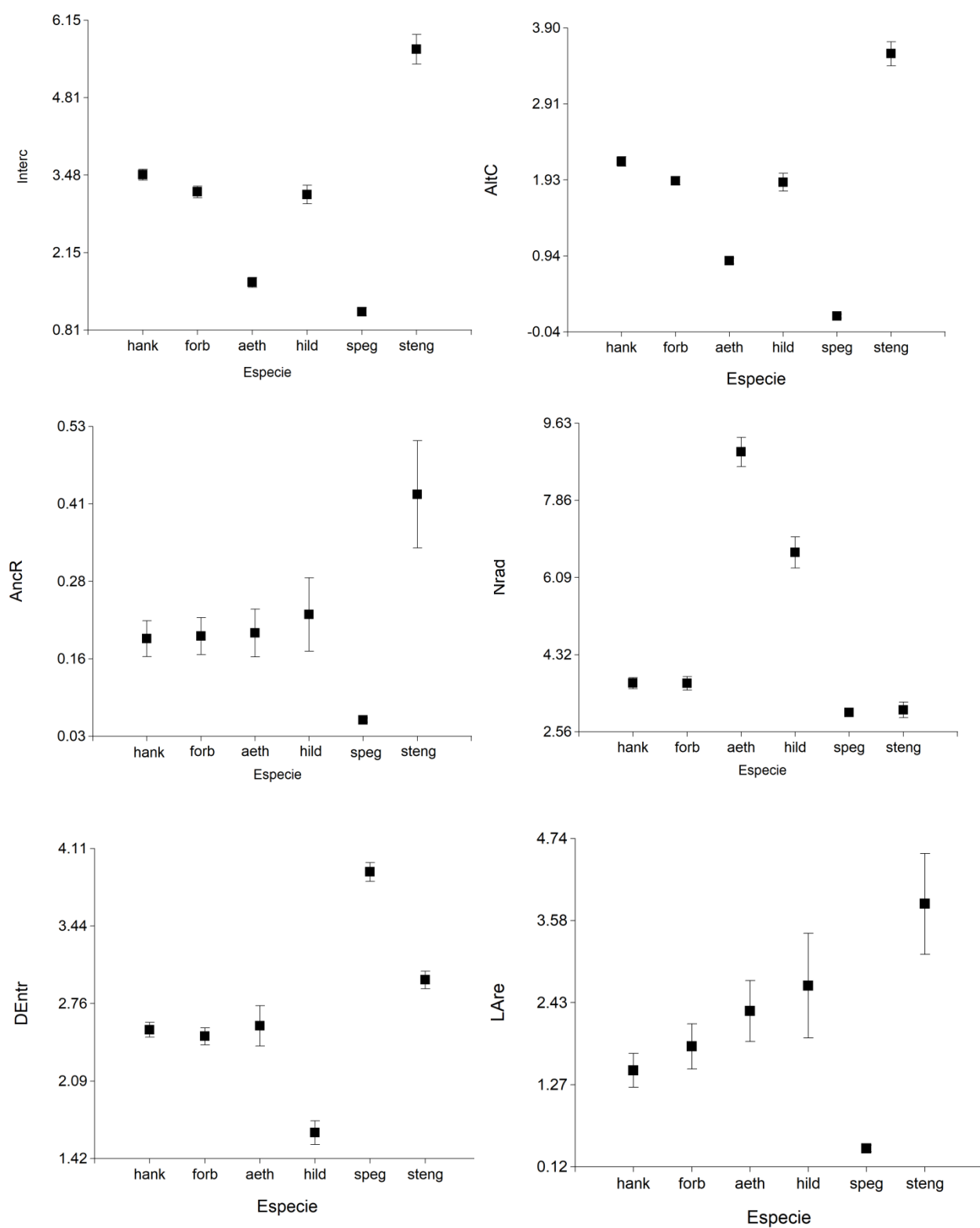


Figura 9. Diagrama de la variación de seis caracteres de mayor carga (valores medidos en cm) en el análisis discriminante de la matriz 2 (hank: *C. hankenaus*, forb: *C. forbesii*, aeth: *C. aethiops*, hild: *C. hildmannianus*, speg: *C. spegazzinii*, steng: *C. stenogonus*).

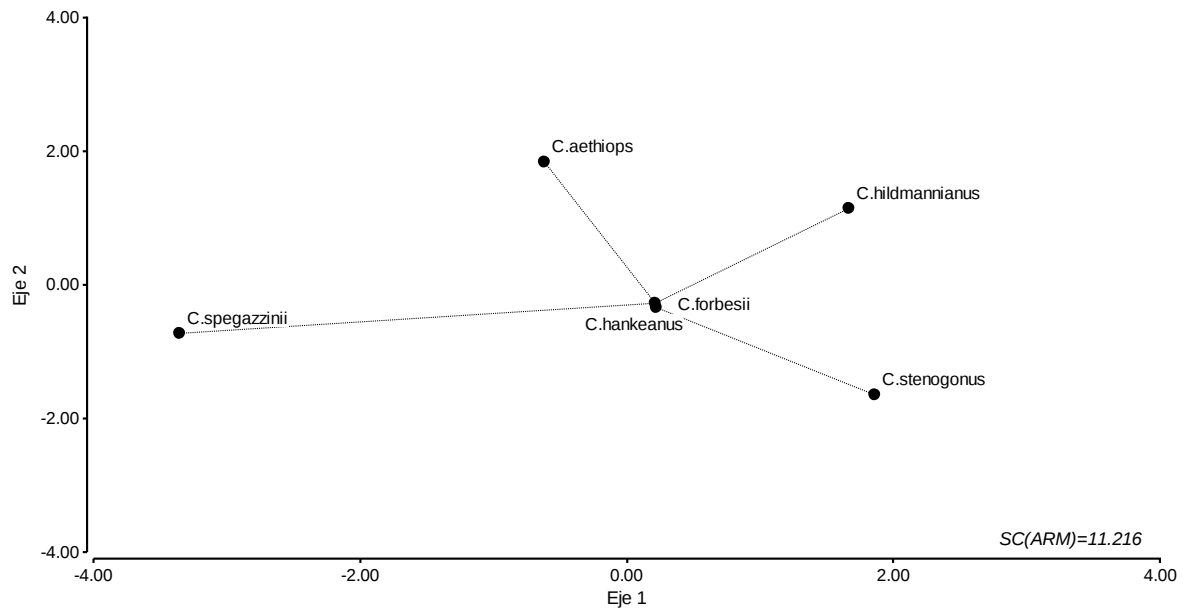


Figura 10. Árbol de mínimo recorrido de las observaciones multivariadas (especies) en el espacio de los dos primeros ejes canónicos de la matriz 2.

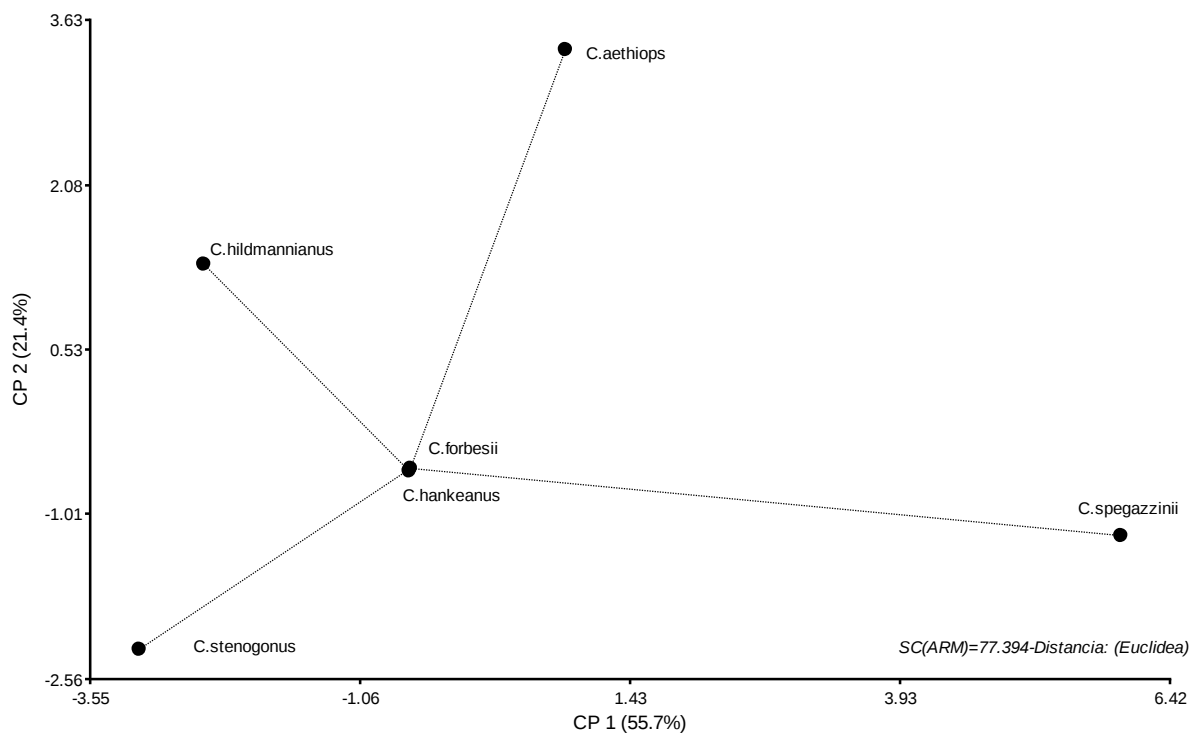


Figura 11. Proyección de observaciones multivariadas (especies) en el espacio de las dos primeras coordenadas principales y ARM de la matriz 2.

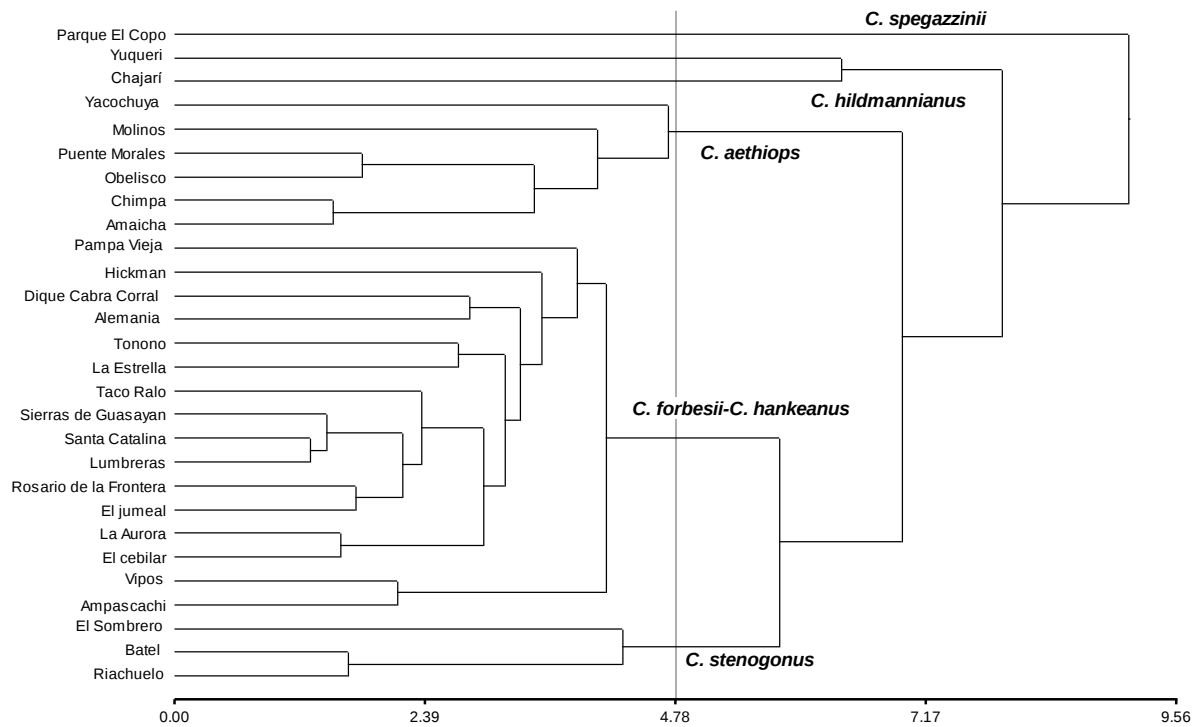


Figura 12. Dendrograma obtenido en el análisis de conglomerados empleando los 20 caracteres vegetativos de la matriz 1 para las 28 poblaciones de *Cereus*, utilizando el método de agrupamiento promedio no ponderado (UPGMA) y distancia euclídea.

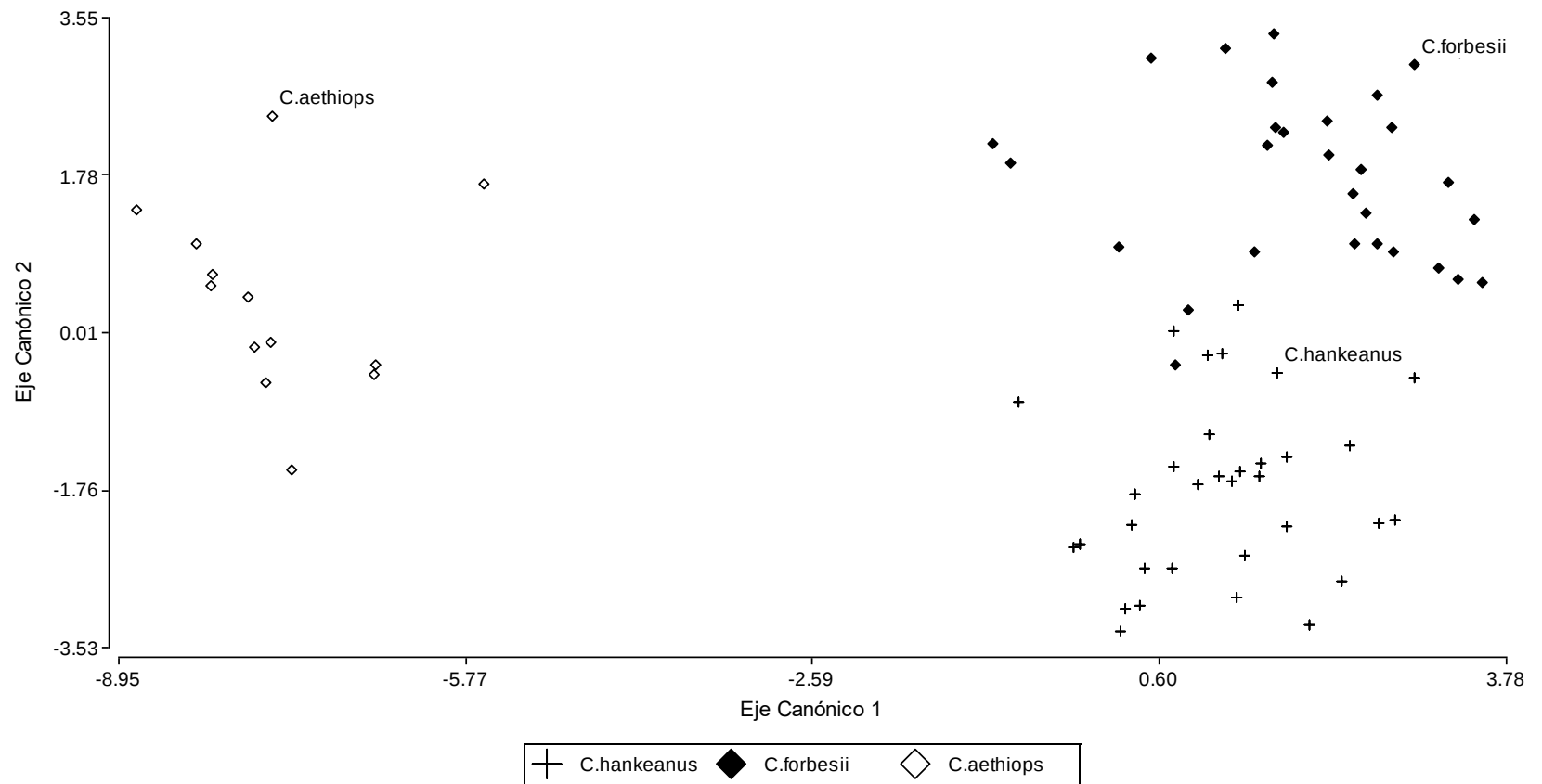


Figura 13. Diagrama de dispersión de las observaciones en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante para la matriz 3. Ambos ejes explican el 100 % de la variación total de los datos

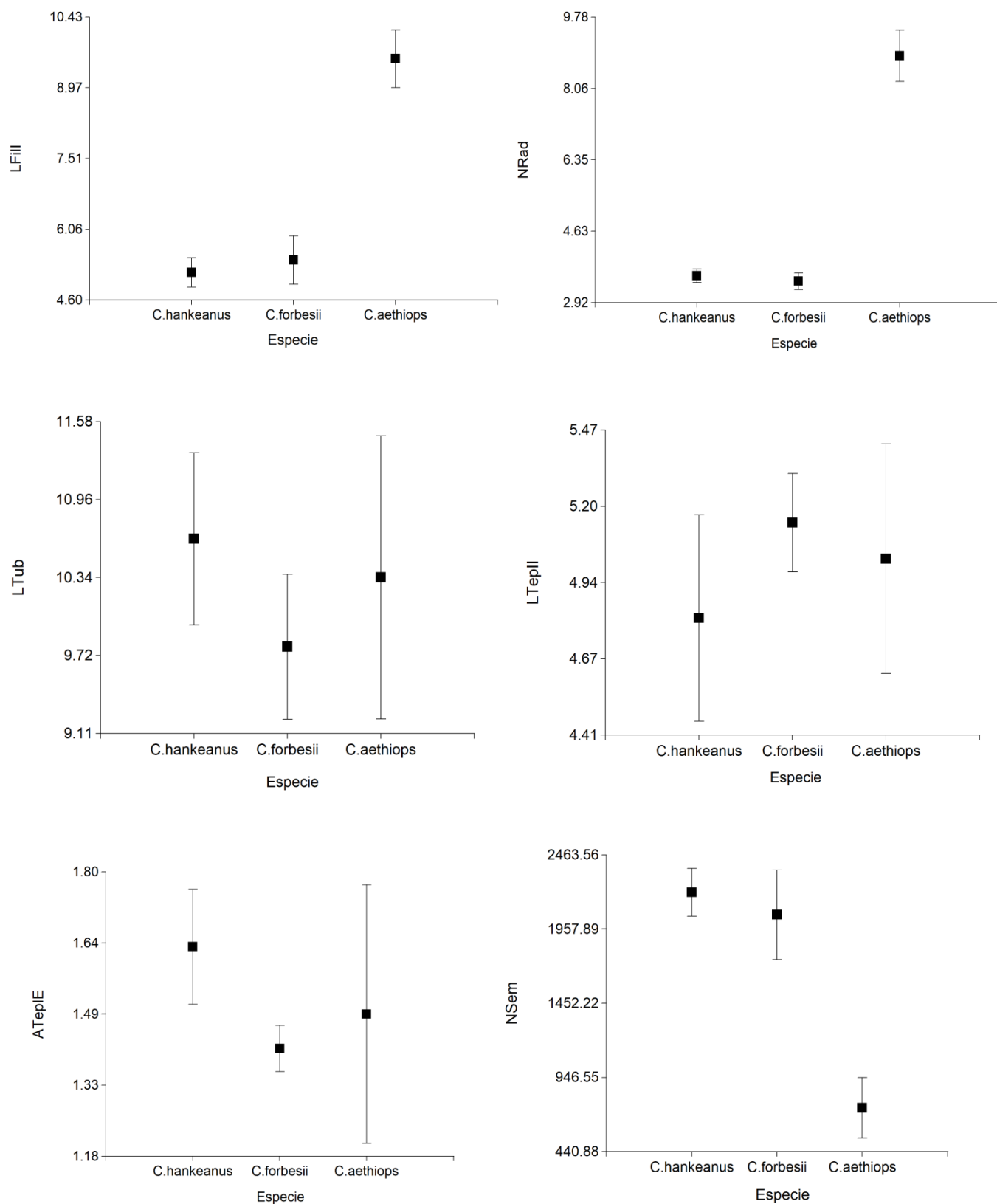


Figura 14. Diagrama de la variación de seis de los 17 caracteres de mayor carga (valores medidos en cm) en el análisis discriminante de la matriz.

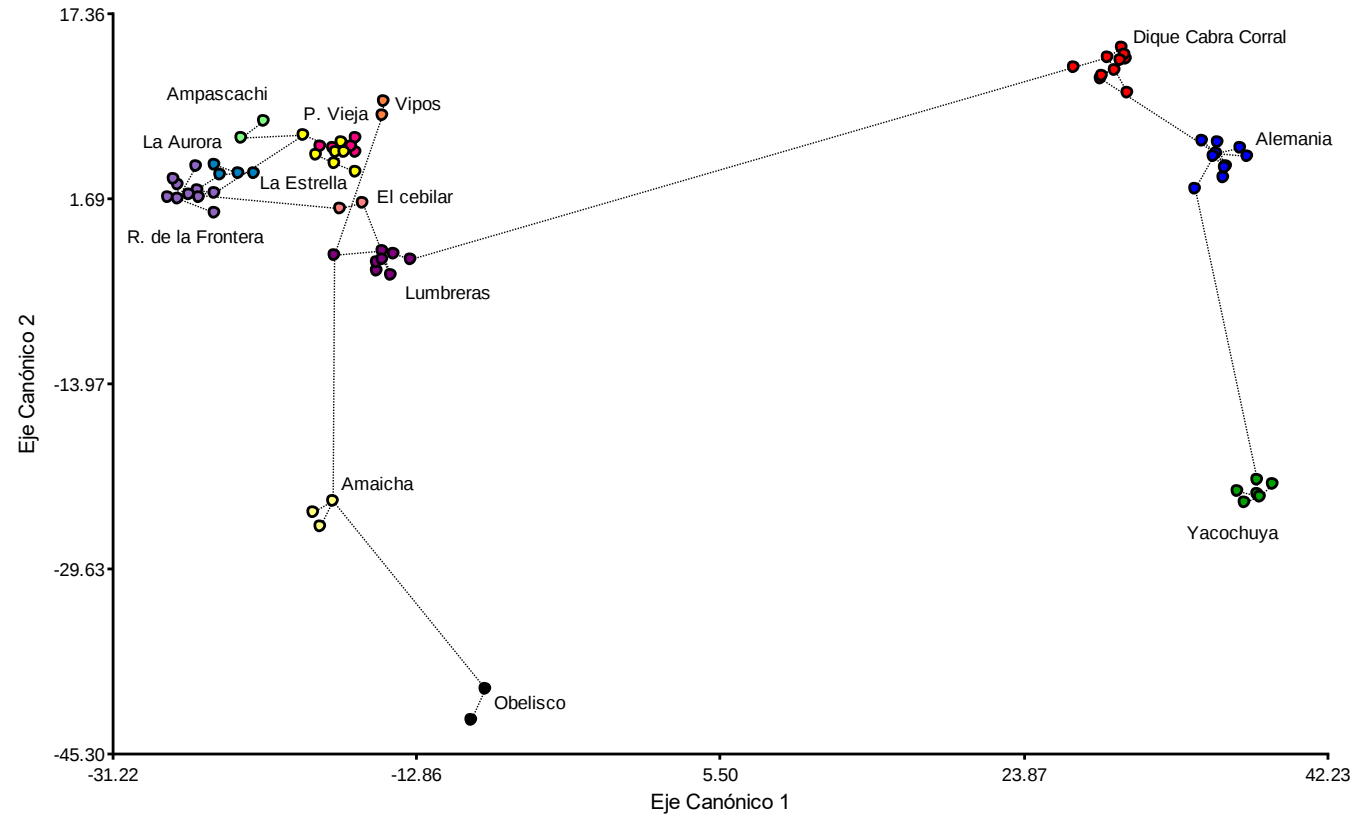


Figura 15. Ordenación de las poblaciones de *Cereus aethiops*, *C. forbesii* y *C. hankeanus* en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante para la matriz 3 y ARM. Ambos ejes explican el 82.76 % de la variación total de los datos

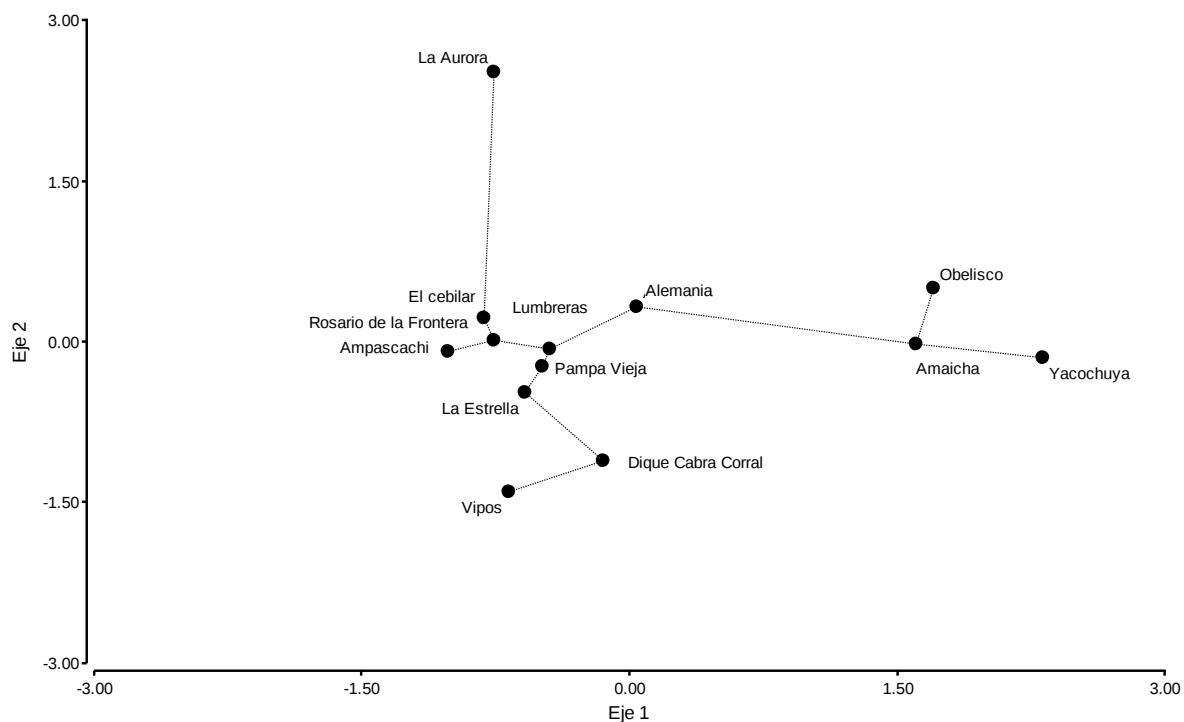


Figura 16. Árbol de mínimo recorrido de las observaciones multivariadas (sitios) en el espacio de los dos primeros ejes canónicos de la matriz 3.

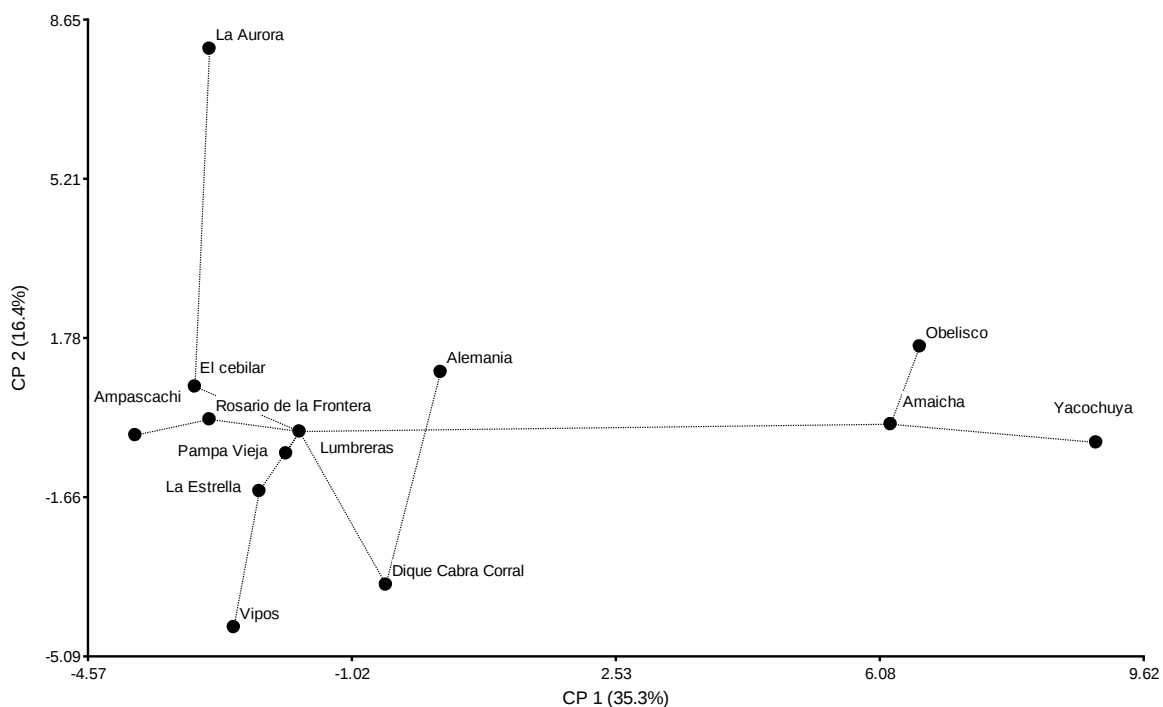


Figura 17. Proyección de observaciones multivariadas (sitios) en el espacio de las dos primeras coordenadas principales y ARM de la matriz 3.

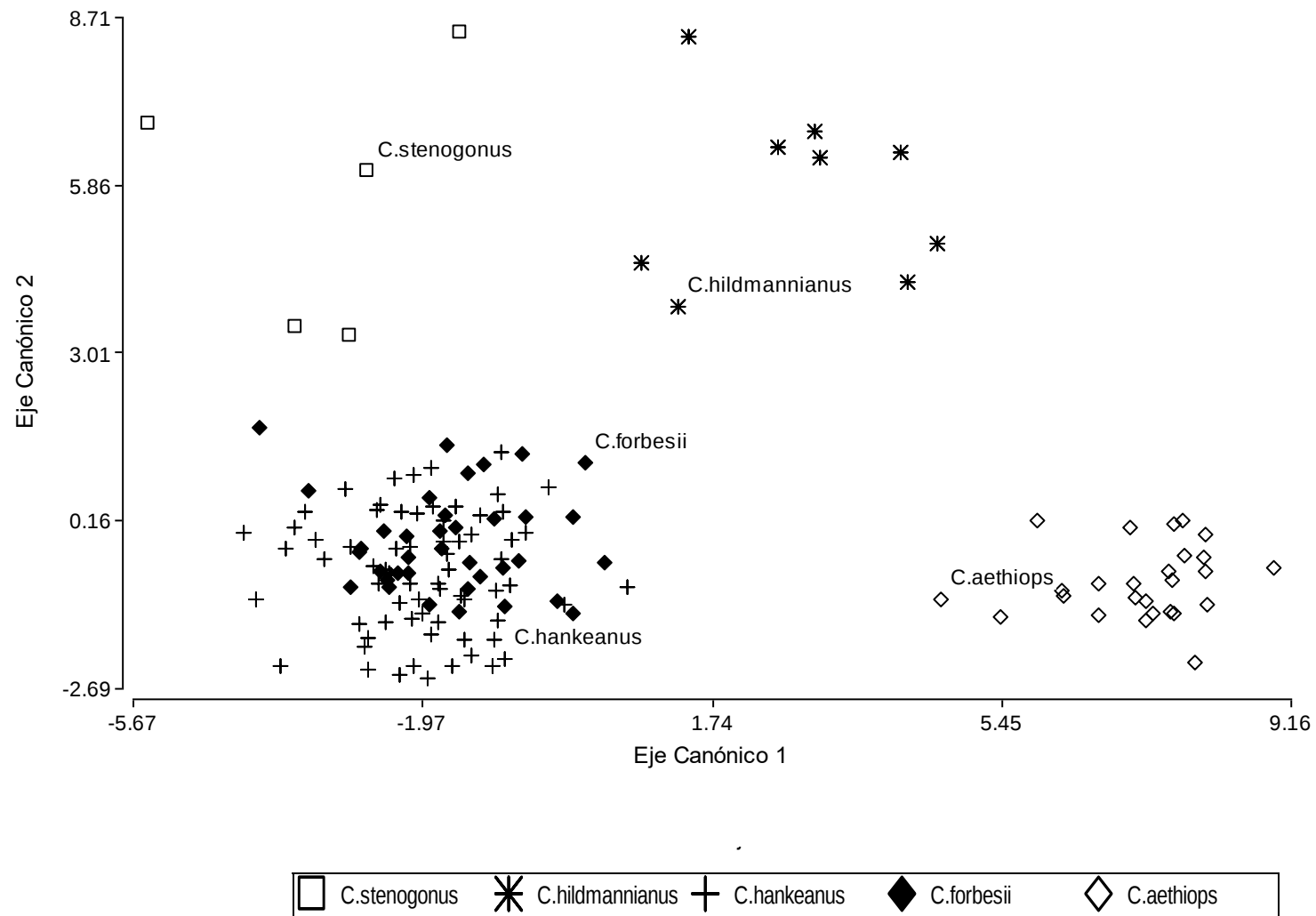


Figura 18. Ordenación de las poblaciones de *Cereus* en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante para la matriz 4. Ambos ejes explican el 71.33 % de la variación total de los datos.

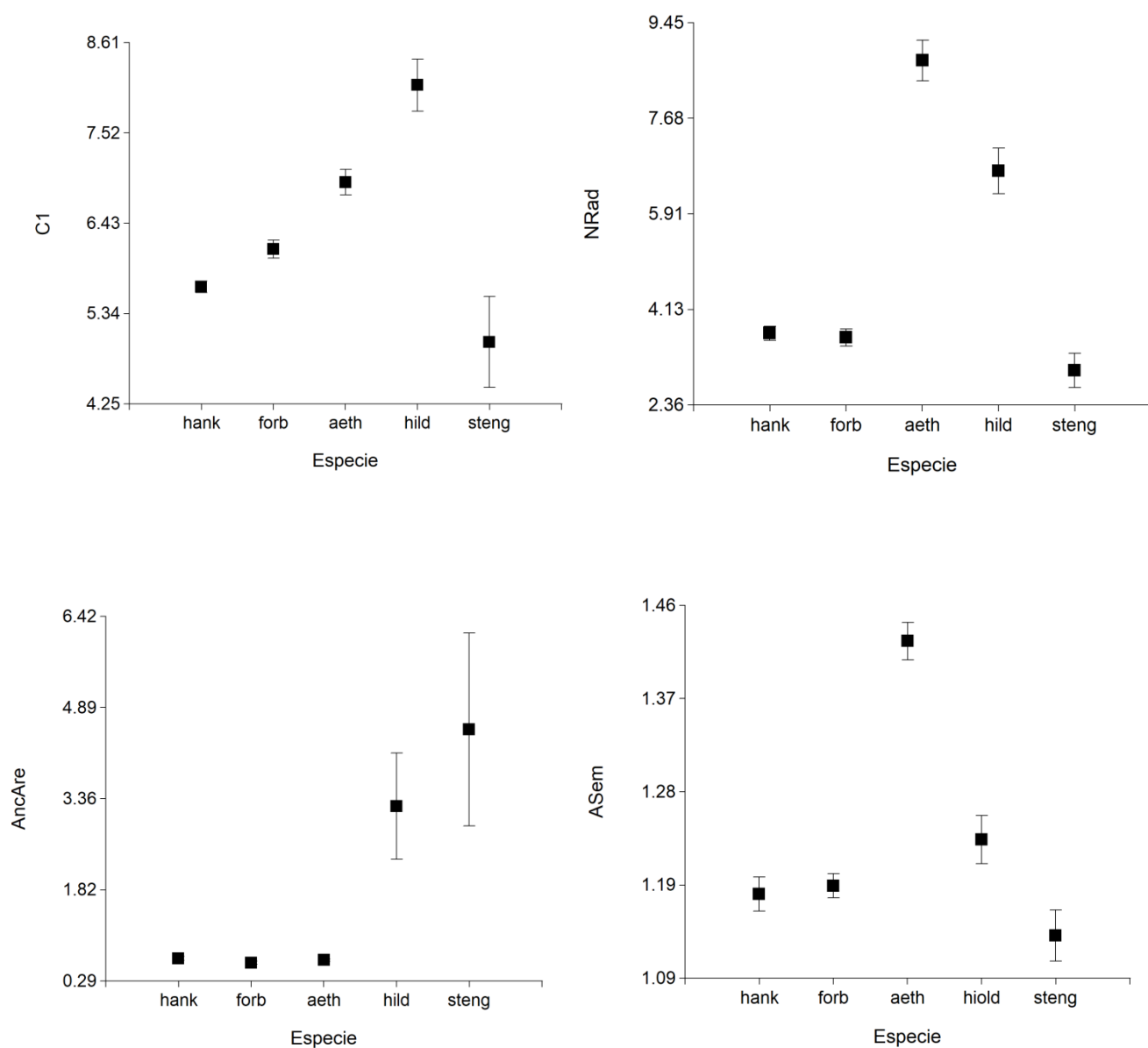


Figura 19. Diagrama de la variación de los cuatro caracteres de mayor carga (valores medidos en cm) en el análisis discriminante de la matriz 4 (hank: *C. hankenaus*, forb: *C. forbesii*, aeth: *C. aethiops*, hild: *C. hildmannianus*, steng: *C. stenogonus*).

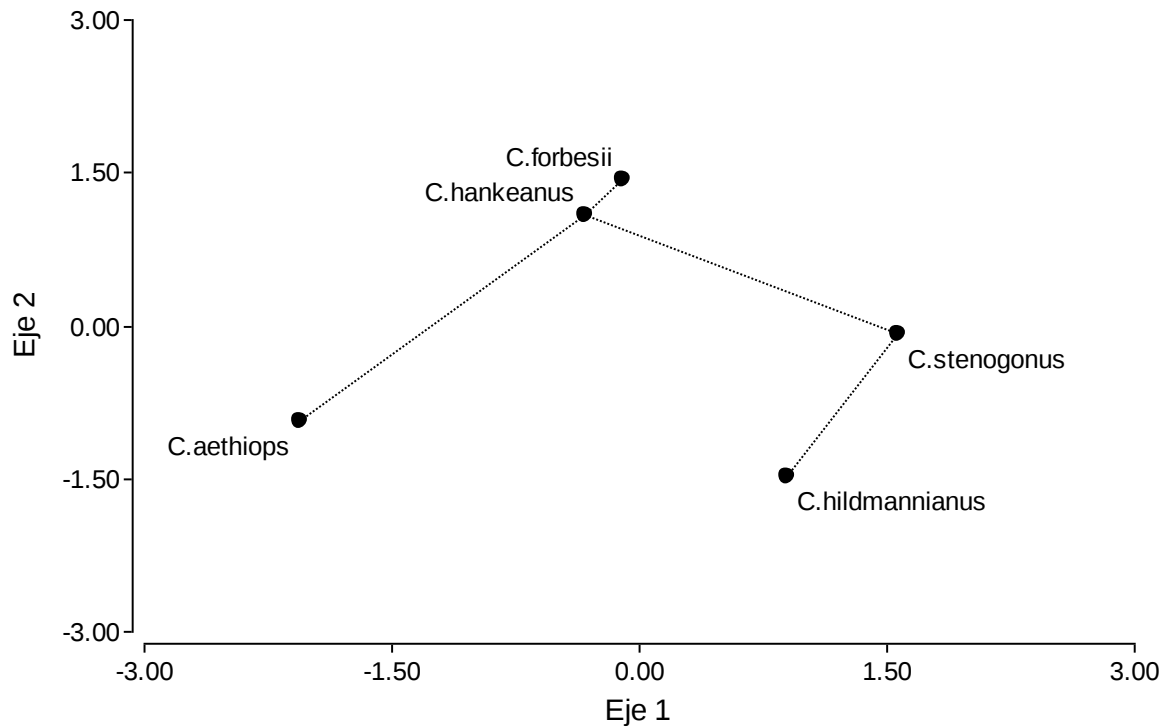


Figura 20. Árbol de mínimo recorrido para las especies de *Cereus* de la matriz 4.

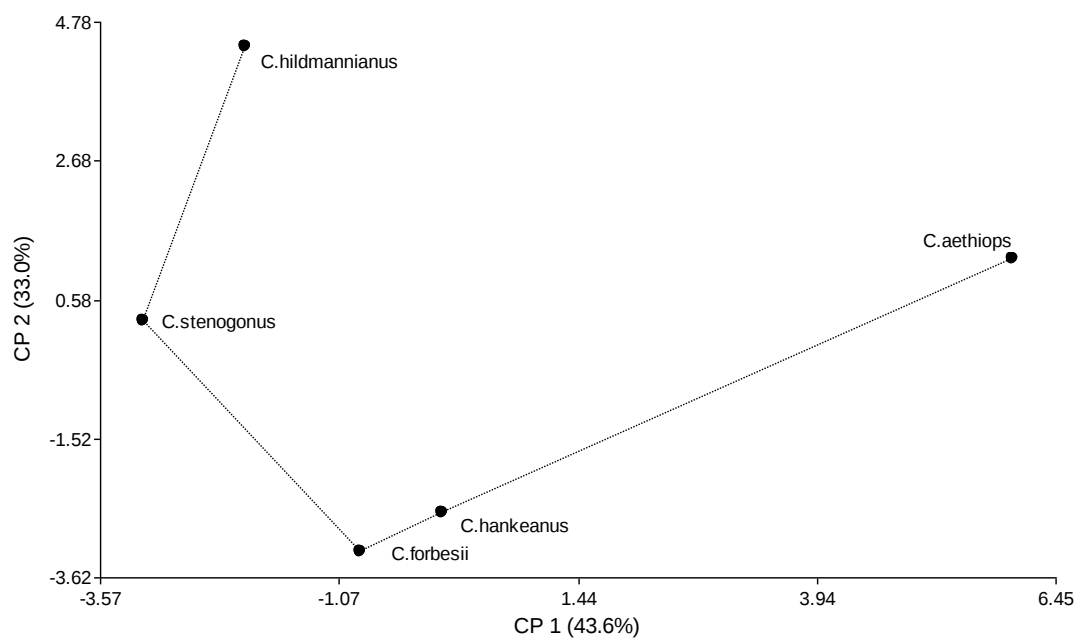


Figura 21. Proyección de observaciones multivariadas (especies) en el espacio de las dos primeras coordenadas principales y ARM de la matriz 4.

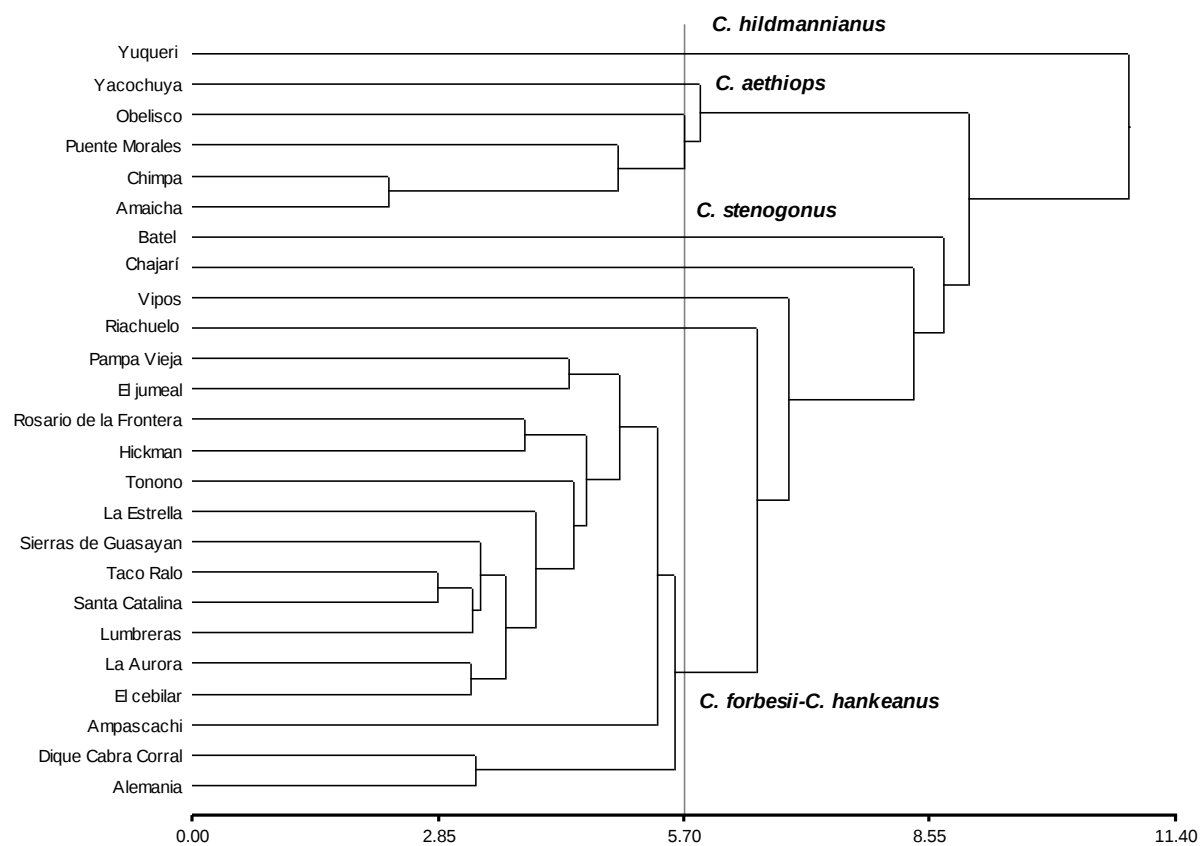


Figura 22. Dendrograma obtenido en el análisis de conglomerados empleando los 33 caracteres vegetativos, de fruto y semilla de la matriz 4 para las 25 poblaciones de *Cereus*, utilizando el método de agrupamiento promedio no ponderado (UPGMA) y distancia euclídea.

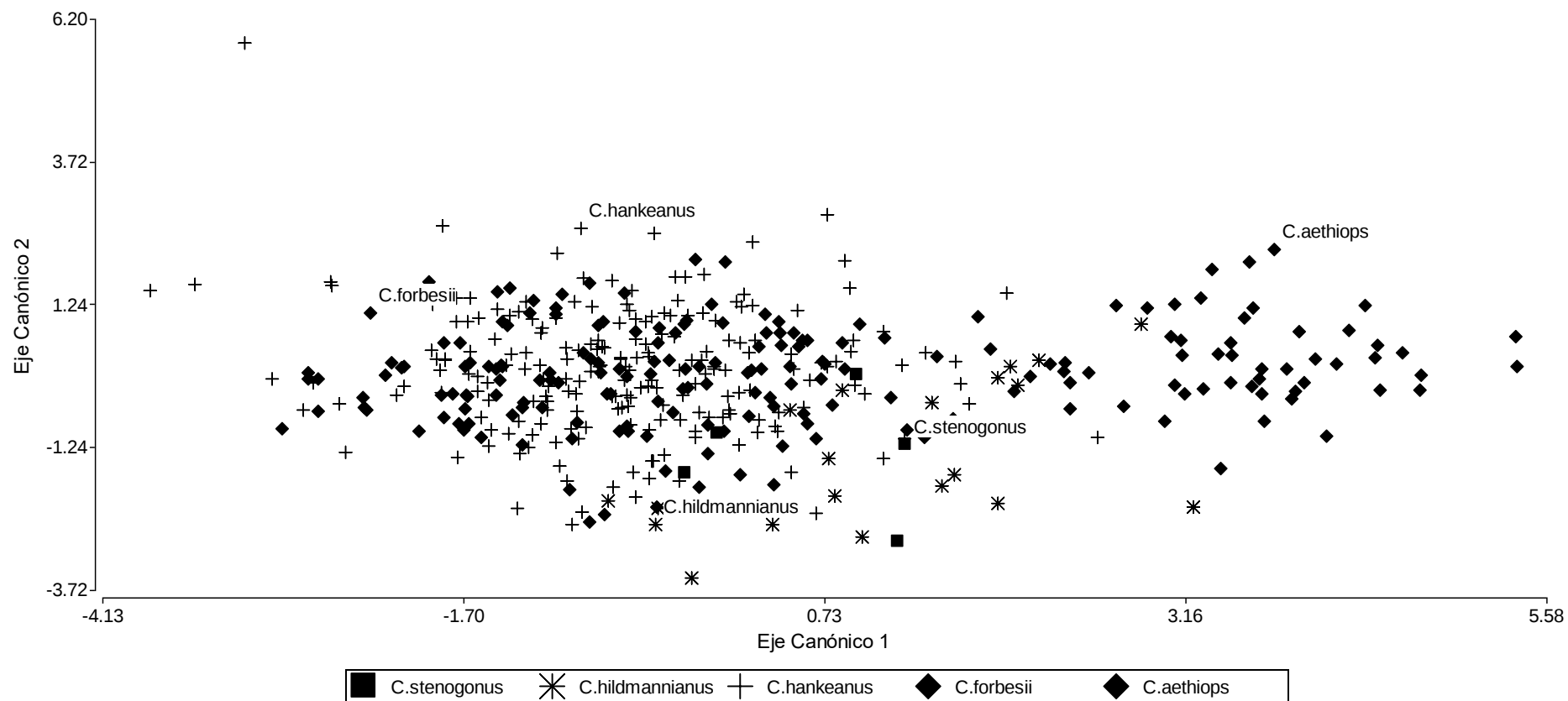


Figura 23. Diagrama de dispersión de las observaciones en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante para la matriz 5 en base a datos morfométricos de fruto y semilla de las especies de *Cereus* estudiadas.

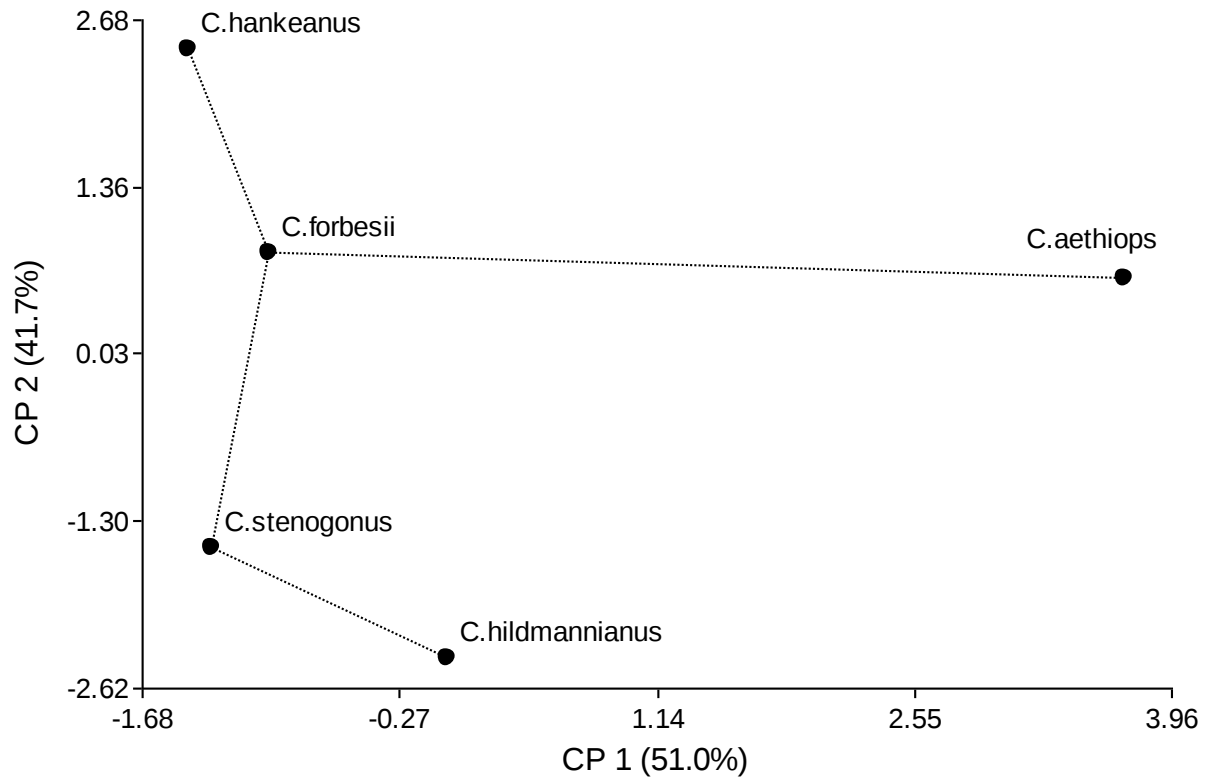


Figura 24. Proyección de observaciones multivariadas (especies) en el espacio de las dos primeras coordenadas principales y ARM de la matriz 5.

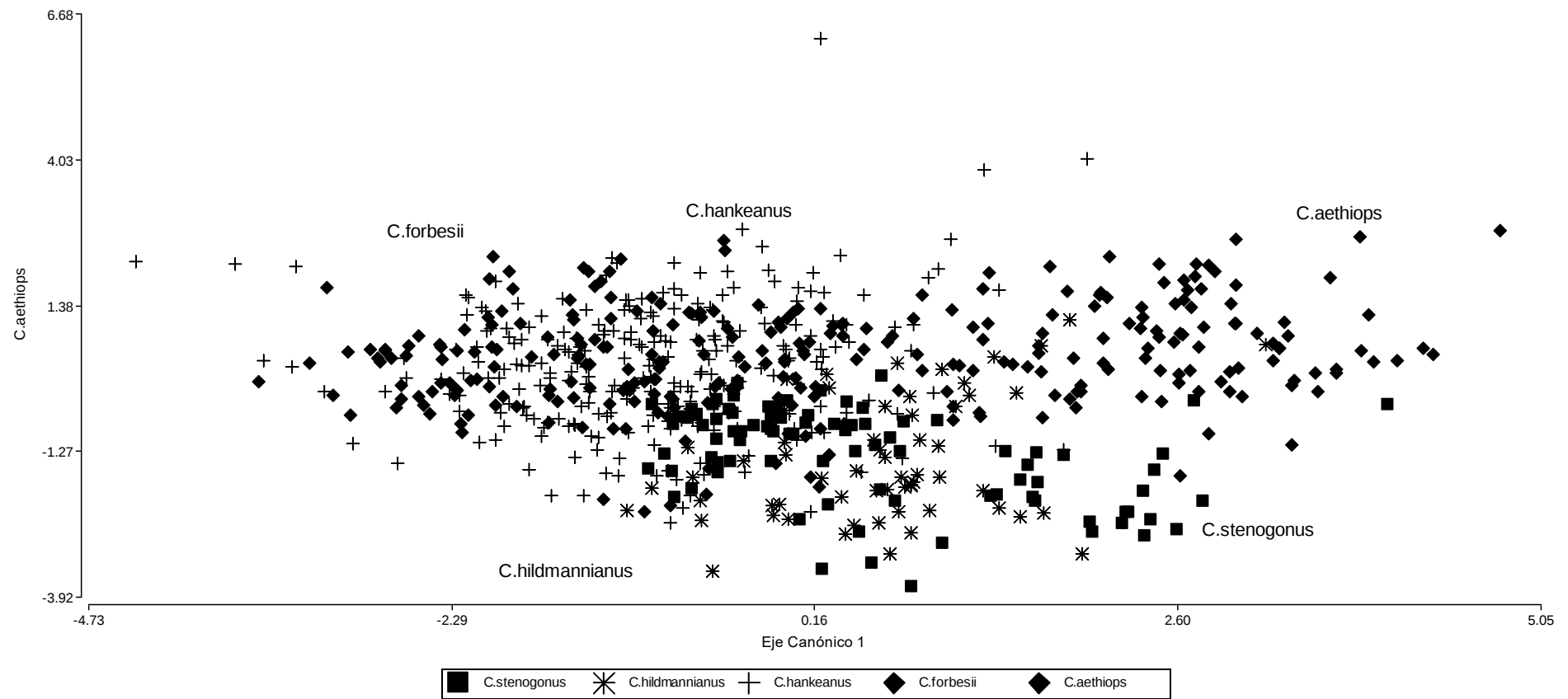


Figura 25. Diagrama de dispersión de las observaciones en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante para la matriz 6 en base a datos morfométricos de semillas de las especies de *Cereus* estudiadas.

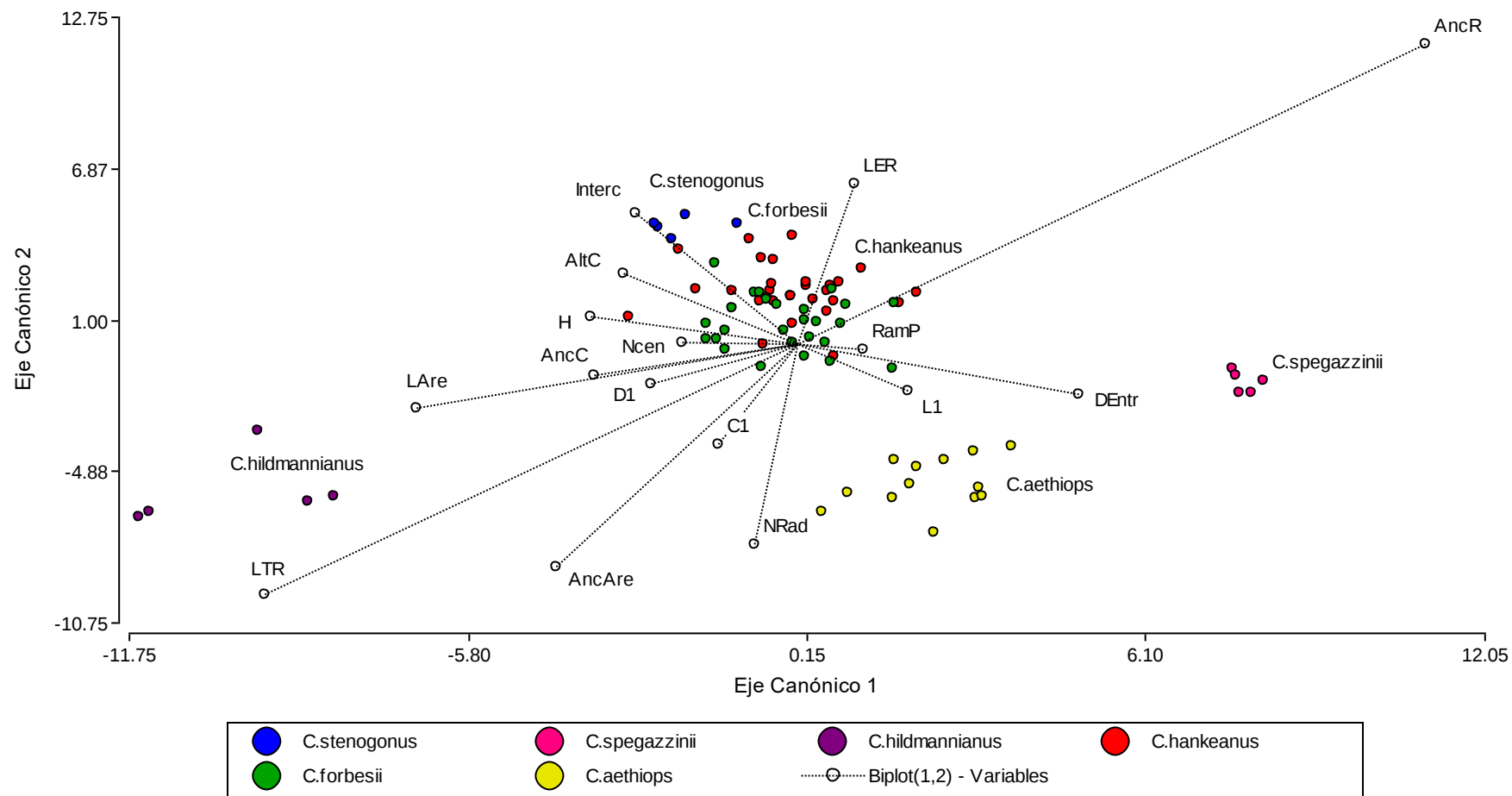


Figura 26. Diagrama de dispersión de las observaciones en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante para la matriz 7 y biplot. Ambos ejes explican el 82 % de la variación total de los datos

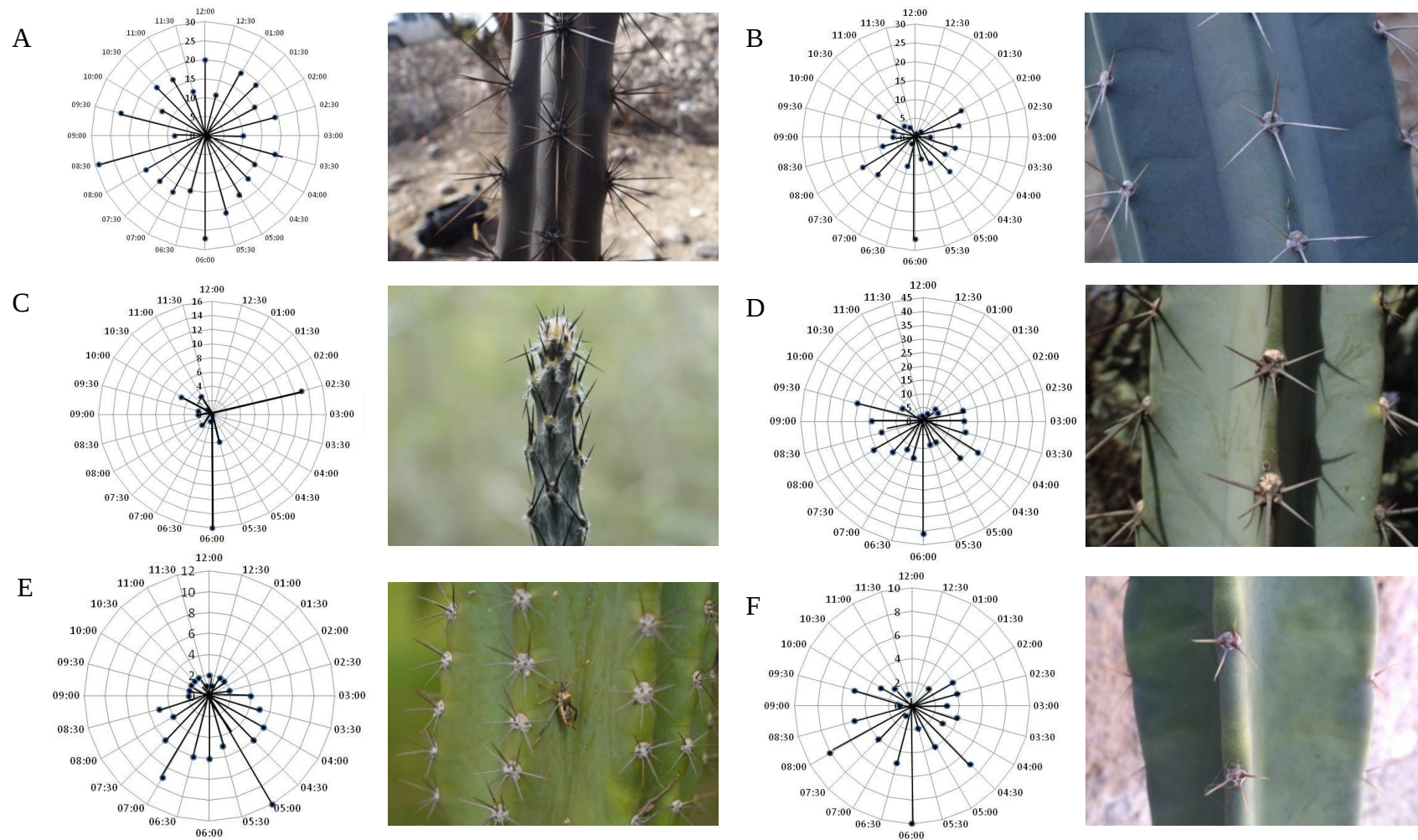


Figura 27. Diagrama de arreglo de las espinas radiales de *Cereus*: A) *Cereus aethiops*, arreglo >10, B) *C. forbesii*, arreglo 2-10, C) *C. spegazzinii*, arreglo 2-6-10, D) *C. hankeanus*, arreglo 2-10, E) *C. hildmannianus*, arreglo 3-9 y F) *C. stenogonus*, arreglo 2-10

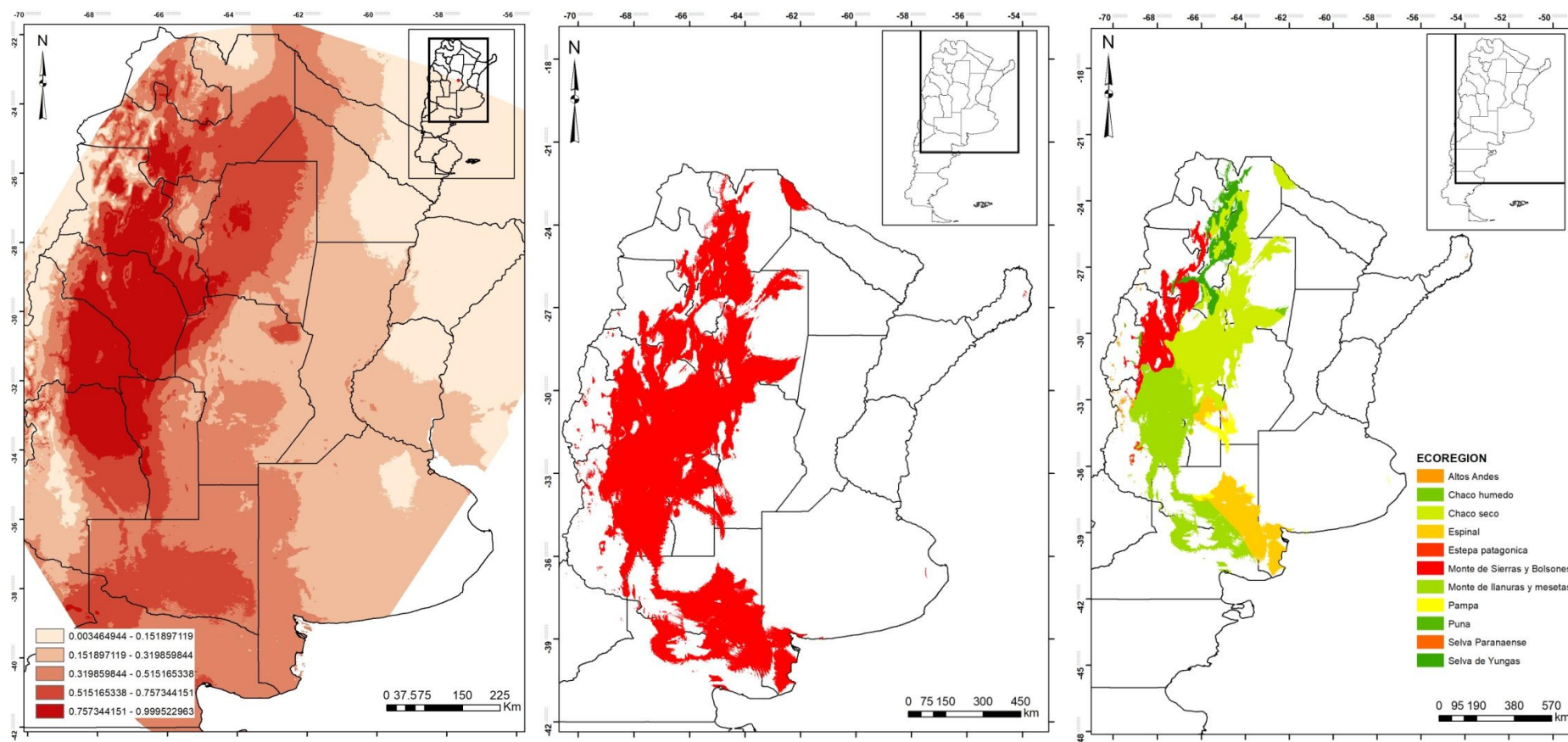


Figura 28. *Cereus aethiops*. Distribución potencial (izquierda), donde el rojo intenso indica mayor probabilidad de ocurrencia. Mapa de presencia-ausencia (centro) y ecoregiones (derecha).

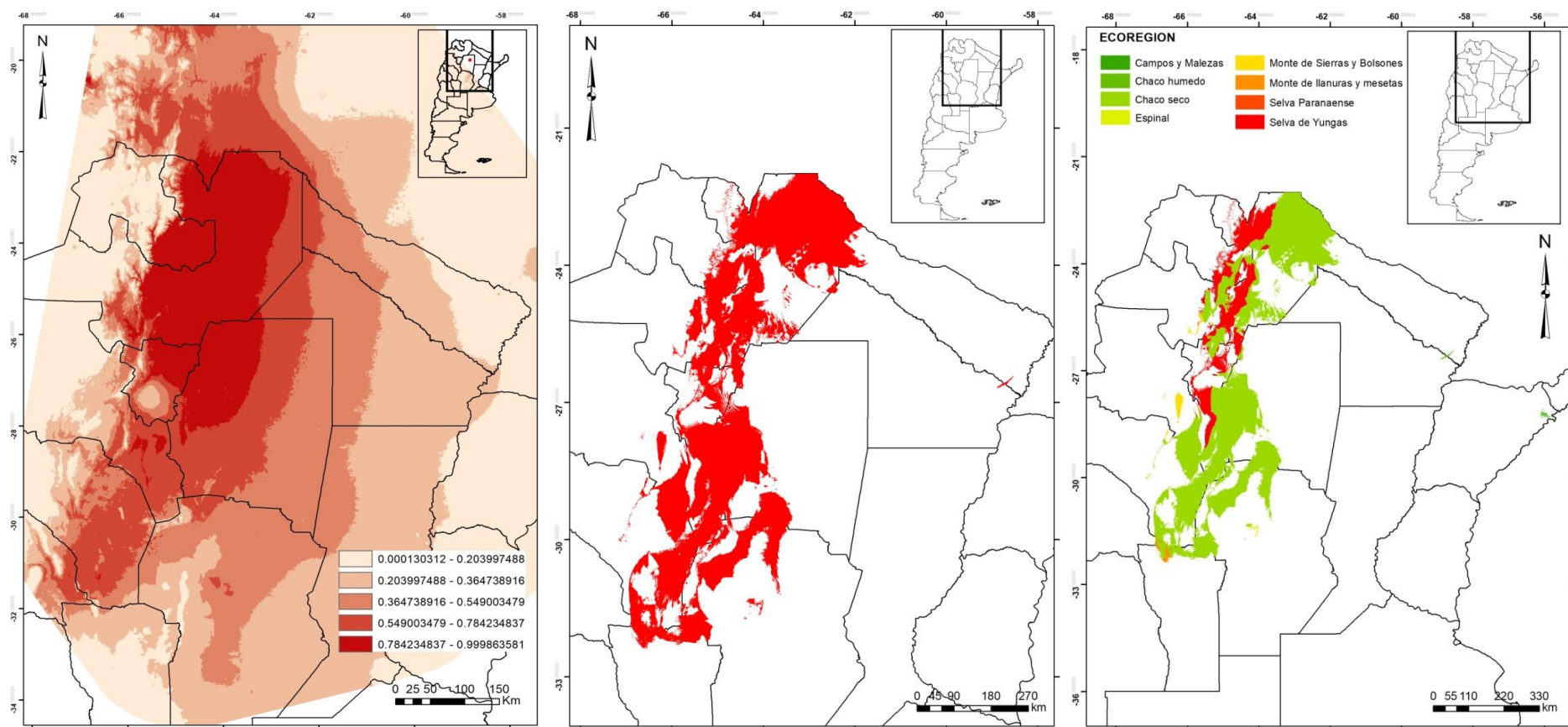


Figura 29. *Cereus hankeanus*. Distribución potencial en Argentina (izquierda), donde el rojo intenso indica mayor probabilidad de ocurrencia. Mapa de presencia-ausencia (centro) y ecoregiones (derecha).

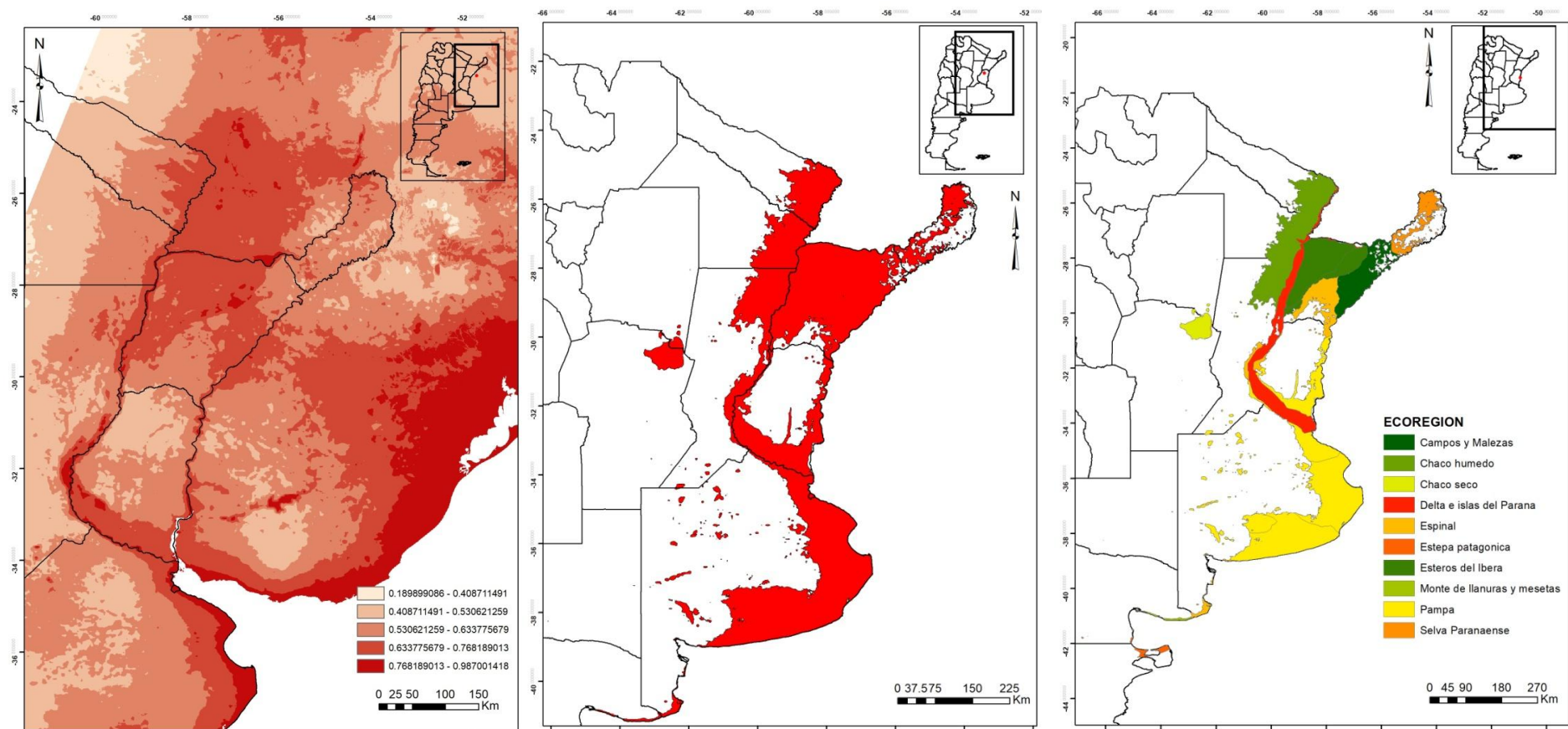


Figura 30. *Cereus hildmannianus*. Distribución potencial (izquierda), donde el rojo intenso indica mayor probabilidad de ocurrencia. Mapa de presencia-ausencia (centro) y ecoregiones (derecha).

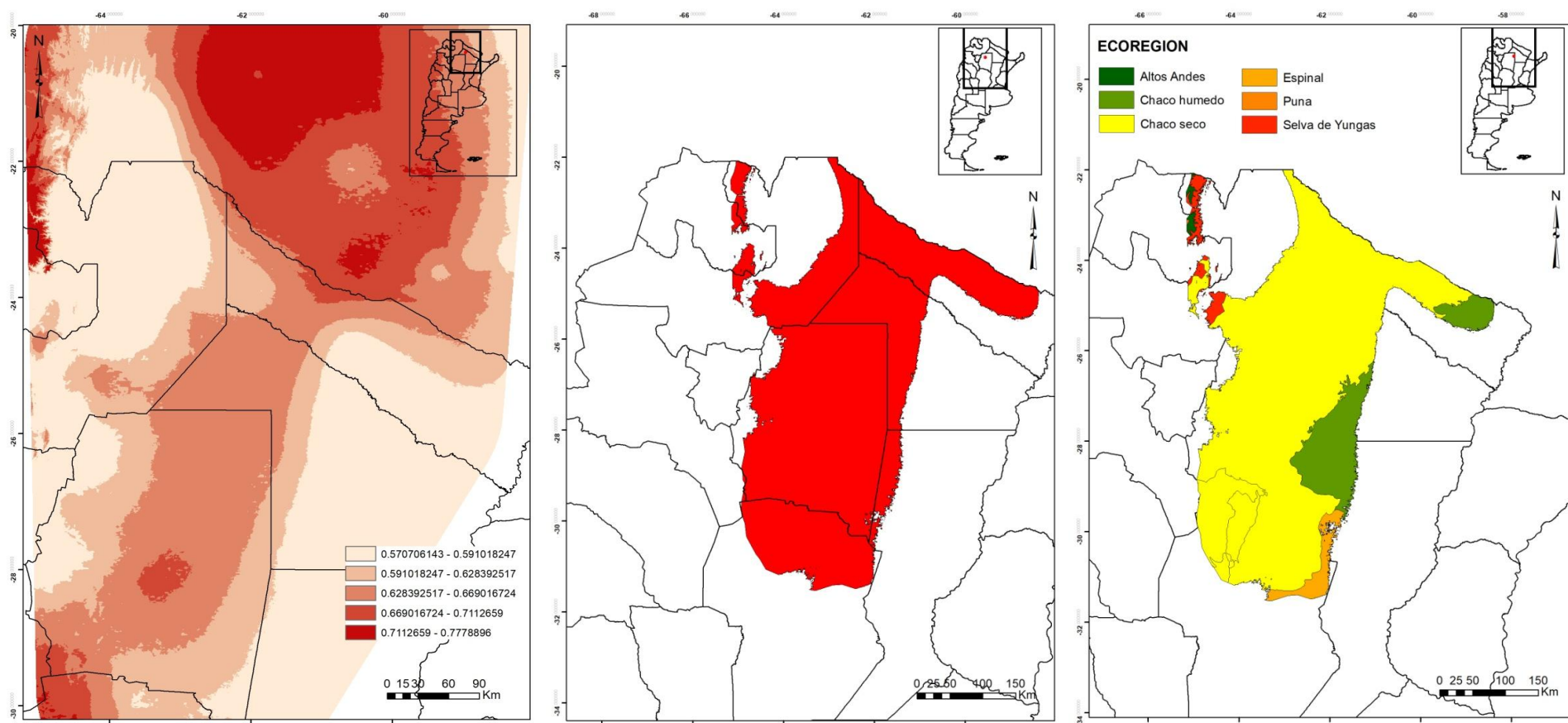


Figura 31. *Cereus spegazzinii*. Distribución potencial (izquierda), donde el rojo intenso indica mayor probabilidad de ocurrencia. Mapa de presencia-ausencia (centro) y ecoregiones (derecha).

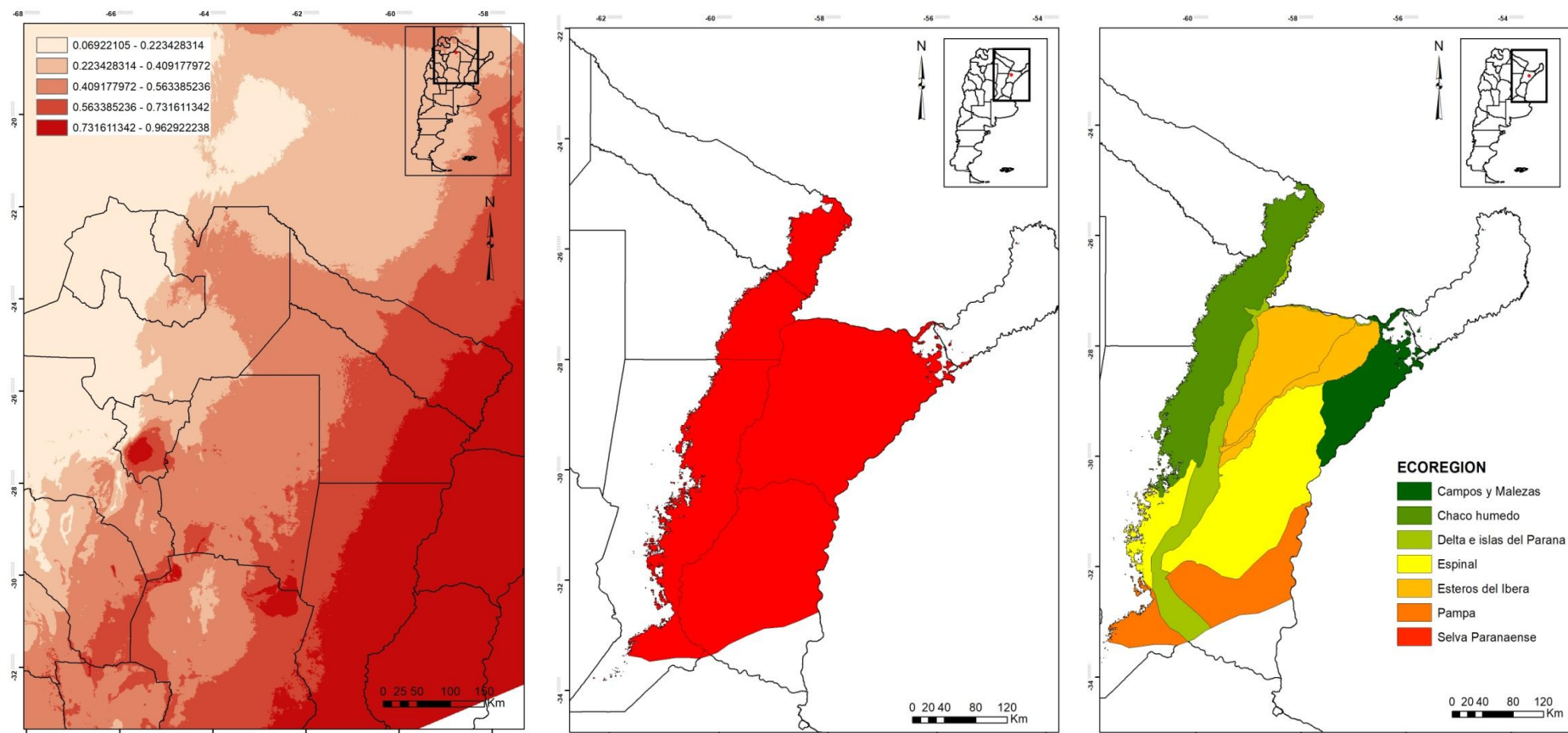


Figura 32. *Cereus stenogonus*. Distribución potencial (izquierda), donde el rojo intenso indica mayor probabilidad de ocurrencia. Mapa de presencia-ausencia (centro) y ecoregiones (derecha).

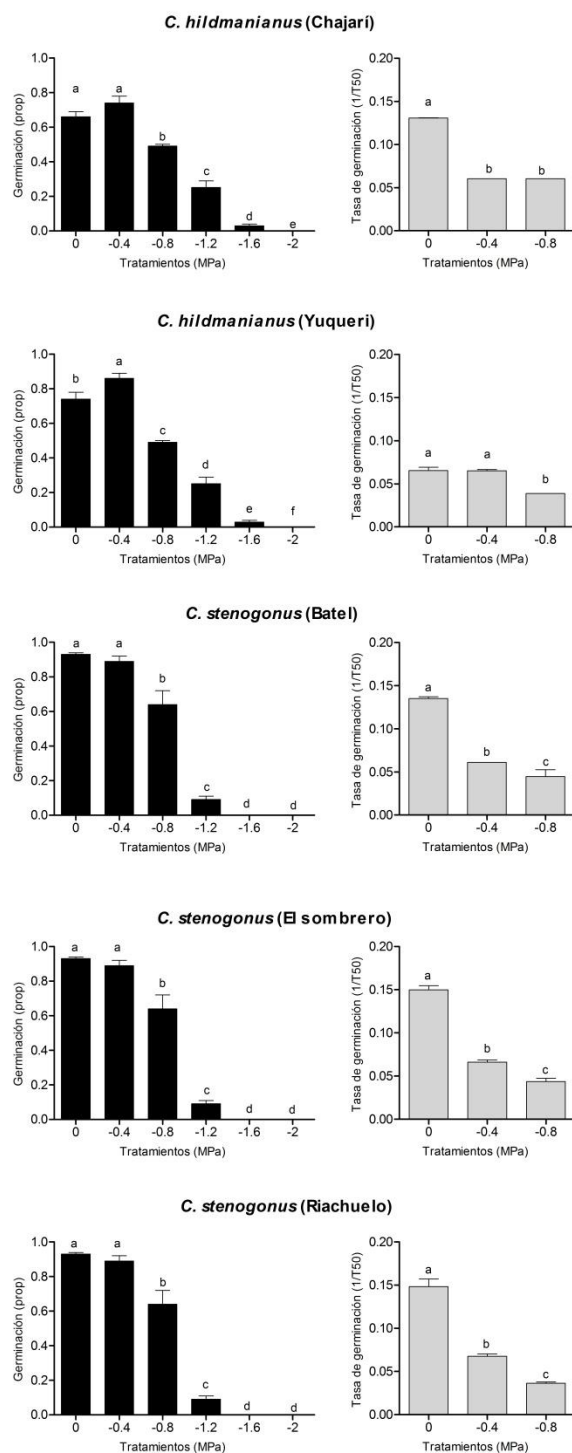


Figura 33. Media $\pm$ error estándar de la proporción de semillas germinadas (■) y la tasa de germinación (□) por tratamiento para las especies y poblaciones estudiadas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre tratamientos ($p < 0.05$).

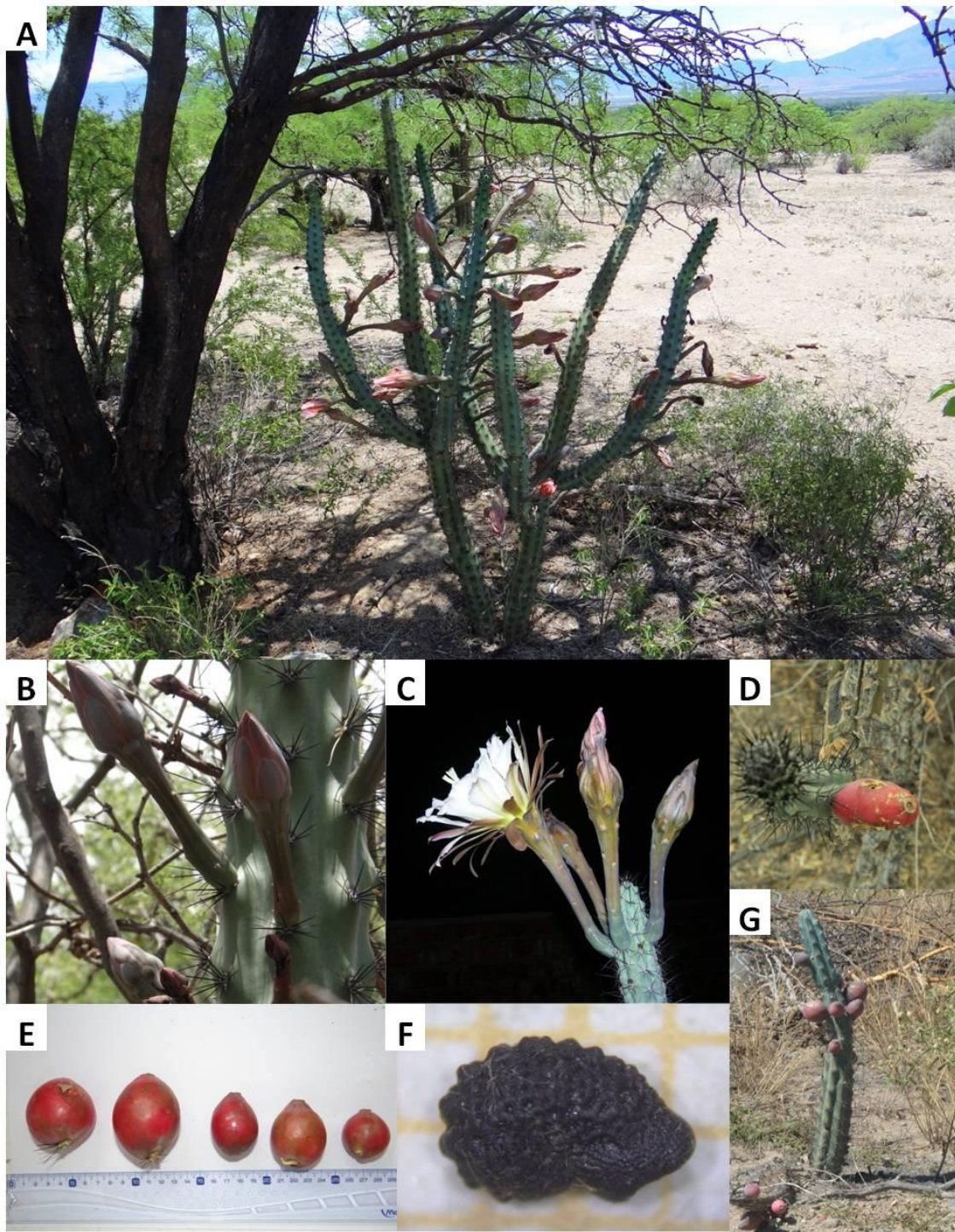


Figura 34. *Cereus aethiops*. A) Hábito, B) rama con botones florales, C) flores abiertas durante la noche, D y G) ramas con frutos maduros, E) frutos y F) semilla.

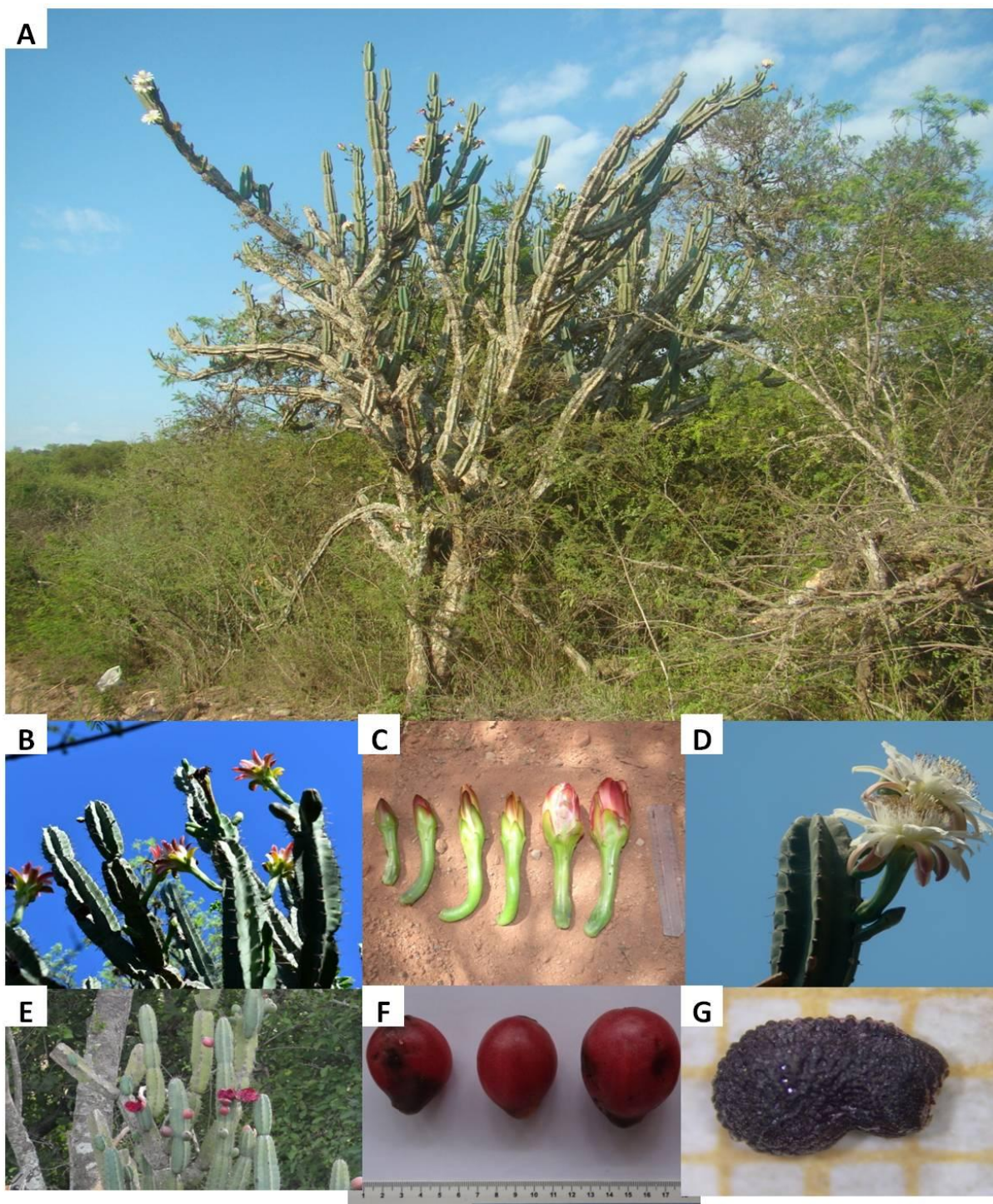


Figura 35. *Cereus hankeanus*. A) Hábito, B y D) rama en floración de dos sitios diferentes, C) botones florales, E) planta con frutos maduros, F) frutos y G) semilla.



Figura 36. *Cereus hildmannianus*. A) Hábito, B y D) rama en floración, C) flor abierta, D) rama y areolas, E) fruto abierto atacado por aves y F) semilla.



Figura 37. *Cereus spegazzinii*. Individuo y detalle de rama.



Figura 38. *Cereus stenogonus*. A) Hábito, B y C) ramas y areolas y D-E) semillas.