



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL

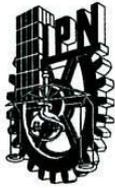
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE  
INVESTIGACION PARA EL DESARROLLO  
INTEGRAL REGIONAL, UNIDAD DURANGO

COORDINACION DE POSGRADO

“VALOR TAXONOMICO DE LOS PERFILES  
FENOLICOS DEL POLEN DE ALGUNAS  
ESPECIES DE LA FAMILIA CACTACEAE”

TESIS QUE PARA OBTENER  
EL GRADO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS  
PRESENTA:

ELI AMANDA DELGADO ALVARADO



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL**  
**SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO**

**ACUSE**  
SIP-13

**ACTA DE REGISTRO DE TEMA DE TESIS  
Y DESIGNACION DE DIRECTOR DE TESIS**

México, D.F. a 8 de Febrero del 2006

El Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación del CIIDIR-IPN-UNIDAD DURANGO en su sesión ordinaria No. 2 celebrada el día ocho del mes de febrero del 2006, conoció la solicitud presentada por el(la) alumno(a):

DELGADO                      ALVARADO                      ELI AMANDA  
Apellido paterno                      materno                      nombre

Con registro: A 0 5 0 6 4 2

Aspirante al grado de: Maestro en Ciencias

1.- Se designa al aspirante el tema de tesis titulado:  
"VALOR TAXONOMICO DE LOS PERFILES FENÓLICOS DEL POLEN DE ALGUNAS ESPECIES DE LA FAMILIA CACTACEAE".

De manera general el tema abarcará los siguientes aspectos:  
LA COMPOSICIÓN DE FLAVONOIDES DEL POLEN Y SU VALOR COMO MARCADORES QUIMIOTAXONOMICOS ESPECIFICOS E INFRAESPECIFICOS DE CACTACEAS.

2.- Se designa como Director de Tesis al C. Profesor:  
DRA. NORMA ALMARAZ ABARCA

3.- El trabajo de investigación base para el desarrollo de la tesis será elaborado por el alumno en:  
LABORATORIO DE BIOTECNOLOGÍA DEL CIIDIR-IPN-DURANGO

que cuenta con los recursos e infraestructura necesarios.

4.- El interesado deberá asistir a los seminarios desarrollados en el área de adscripción del trabajo desde la fecha en que se suscribe la presente hasta la aceptación de la tesis por la Comisión Revisora correspondiente:

El Director de Tesis

*Recibi 11-Mayo-06*  
*Eli Delgado*

  
DRA. NORMA ALMARAZ ABARCA

El Aspirante

*Eli Delgado*  
ELI AMANDA DELGADO  
ALVARADO

El Presidente del

  
CENTRO INTERDISCIPLINARIO  
DE INVESTIGACION PARA EL  
DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL  
DR. JOSE B. ROJAS CAJEDA  
UNIDAD DURANGO  
I.P.N.



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL  
SECRETARIA DE INVESTIGACION Y POSGRADO**

*ACTA DE REVISION DE TESIS*

En la Ciudad de Durango, Dgo. siendo las 10:00 horas del día 5 del mes de Junio del 2007 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CIIDIR-DURANGO para examinar la tesis de grado titulada: "VALOR TAXONOMICO DE LOS PERFILES FENOLICOS DEL POLEN DE ALGUNAS ESPECIES DE LA FAMILIA CACTACEAE"

Presentada por el alumno:

DELGADO  
Apellido paterno

ALVARADO  
materno

ELI AMANDA  
nombre(s)

Con registro: 

A	0	5	0	6	4	2
---	---	---	---	---	---	---

aspirante al grado de: **MAESTRO EN CIENCIAS EN GESTION AMBIENTAL**

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **SU APROBACION DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

**LA COMISION REVISORA**

Director de tesis

DRA. NORMA ALMARAZ ABARCA

M. EN C. NESTOR NARANJO  
JIMENEZ

M. EN C. JESUS HERRERA CORRAL

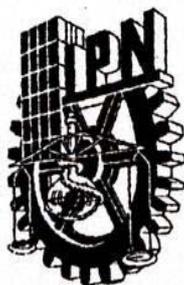
M. EN C. MARTHA CELINA  
GONZALEZ GUERECA

DRA. MARTHA GONZALEZ  
ELIZONDO

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO

DR. JOSE B. PROAL NAJERA





**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL**  
**SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

*CARTA CESION DE DERECHOS*

En la Ciudad de Durango el día 6 del mes Junio del año 2007, el (la) que suscribe ELI AMANDA DELGADO ALVARADO alumno (a) del Programa de MAESTRIA EN CIENCIAS EN GESTION AMBIENTAL con número de registro A050642, adscrito a CIIDIR-IPN-UNIDAD DURANGO, manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de Tesis bajo la dirección de DRA. NORMA ALMARAZ ABARCA y cede los derechos del trabajo intitulado “VALOR TAXONOMICO DE LOS PERFILES FENOLICOS DEL POLEN DE ALGUNAS ESPECIES DE LA FAMILIA CACTACEAE”, al Instituto Politécnico Nacional para su difusión, con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección [delgadoamanda@yahoo.com](mailto:delgadoamanda@yahoo.com) Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

ELI AMANDA DELGADO ALVARADO

---

Nombre y firma

ESTE TRABAJO SE REALIZO EN EL LABORATORIO DEL CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE INVESTIGACIÓN PARA EL DESARROLLO INTEGRAL REGIONAL DEL INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL, UNIDAD DURANGO, BAJO LA DIRECCIÓN DE LA DOCTORA NORMA ALMARAZ ABARCA.

## INDICE

	Página
GLOSARIO	i
RELACION DE CUADROS GRÁFICAS E ILUSTRACIONES	ii
RESUMEN	iii
ABSTRACT	iv
I.- INTRODUCCIÓN	3
II.- ANTECEDENTES	6
2.1.- LA FAMILIA CACTACEAE	6
2.1.1.- Características Morfológicas	7
2.1.2.- La familia Cactaceae en el Estado de Durango	8
2.1.3.- Importancia Ecológica, Económica y Cultural	10
2.1.4.- Aspectos taxonómicos de la familia Cactaceae	12
2.2.- Los Géneros <i>Mammillaria</i> , <i>Echinocereus</i> y <i>Stenocactus</i>	15
2.2.1. Aspectos taxonómicos del Género <i>Echinocereus</i>	15
2.2.1.1.- Aspectos taxonómicos de <i>Echinocereus pectinatus</i> subsp. <i>pectinatus</i>	16
2.2.1.2.- Aspectos taxonómicos de <i>Echinocereus enneacanthus</i> subsp. <i>enneacanthus</i>	17
2.2.2.- Aspectos taxonómicos del Género <i>Stenocactus</i> .	17
2.2.2.1.- Aspectos taxonómicos de <i>Stenocactus multicostatus</i> subs. <i>zacatecasensis</i>	21
2.2.3.- Aspectos taxonómicos del género <i>Mammillaria</i>	22
2.2.3.1.- Aspectos taxonómicos de <i>Mammillaria heyderi sensu lato</i>	24
2.3.- Compuestos Fenólicos	25
2.3.1.- Flavonoides y Ácidos Hidroxicinámicos	26
2.3.1.1.- Antocianinas	27
2.3.1.2.- Flavonoles	27
2.3.1.3.- Flavonas	28
2.3.1.4.- Flavanonas	28
2.3.1.5.- Isoflavonoides	29
2.3.1.6.- Ácidos Hidroxicinámicos	29
2.3.2.- Importancia Taxonómica de los Perfiles Fenólicos	30
2.3.3.- Compuestos Fenólicos del Polen	31
III.- JUSTIFICACIÓN	33
IV.- OBJETIVO	34
V.- MATERIALES Y MÉTODOS	35
5.1.- Obtención de muestras	35
5.2.- Preparación de Extractos Fenólicos de Polen	41
5.2.1.- Obtención de los Perfiles Fenólicos	41
5.2.2.- Identificación de los Tipos de Fenoles	42
5.2.3.- Análisis fenético	42
VI.- RESULTADOS	43
6.1.- Análisis fitoquímico	43
6.2.- Análisis taxonómico	52
VII.- ANÁLISIS DE RESULTADOS	59

---

7.1.- Análisis fitoquímico	59
7.2.- Análisis taxonómico	62
VIII.- CONCLUSIONES	68
IX .- RECOMENDACIONES	70
X .- SUGERENCIAS PARA TRABAJO FUTURO	71
XI .- BIBLIOGRAFÍA	72
XII .- ANEXO DE FIGURAS	85

---

## GLOSARIO

**Cromatografía líquida:** Técnica que permite la separación física de distintos compuestos de una mezcla para cualificar y cuantificar.

**HPLC/DAD:** Cromatografía líquida de alta resolución con detector de arreglo de diodos.

**Cromatograma:** Diagrama que resulta de la separación de cada uno de los componentes químicos de una muestra analizada. Se representa como una gráfica de absorbancia (ordenadas) vs. tiempo de retención (abscisas). Cada compuesto encontrado en la muestra dará como resultado un pico que se distingue de otros por su tiempo de retención. Cada compuesto posee su propio tiempo de retención, con un método dado, y es considerado como la huella “dactilar”.

**Perfiles fenólicos:** Composición de sustancias fenólicas representada en un cromatógrama.

**Espectro de absorción:** Intervalo de radiación electromagnética que absorbe una sustancia. Se representa por la gráfica de absorbancia (ordenadas) vs. Longitud de onda (abscisas). La forma de esa gráfica sirve para la identificación de una sustancia, de forma análoga a una huella “digital”.

## RELACIÓN DE CUADROS, GRAFICAS E ILUSTRACIONES

<b>Figura</b>		<b>Pag.</b>
1	Estructura básica de los flavonoides	26
2	Estructura química de flavonas y flavonoles	28
3	Estructura química de las isoflavonas	29
4	Flores herborizadas de <i>Stenocactus multicosatus</i> subsp. <i>zacatecasensis</i>	40
5	Perfiles fenólicos de cada individuo colectado de <i>Echinocereus enneacanthus</i> subs. <i>enneacanthus</i>	86 *
6	Perfiles fenólicos de los ocho ejemplares de <i>Echinocereus pectinatus</i> subsp <i>pectinatus</i> analizados	88*
7	Perfiles fenólicos de los 14 ejemplares de <i>Stenocactus multicosatus</i> subsp <i>zacatecasensis</i> analizados	90*
8	Perfiles fenólicos de los 12 ejemplares de <i>Mammillaria aff. gumífera</i> analizados	92*
9	Discriminación de taxa de acuerdo al análisis fenético de cluster	58

\* Estas figuras están ubicadas en el anexo de figuras.

<b>Cuadro</b>		<b>Pag.</b>
1	Localidad y características de las zonas de muestreo de las especies analizadas	36
2	Descripción espectrométrica de cada uno de los compuestos fenólicos encontrados en el polen de los taxa analizados	43
3	Composición fenólica del polen de cada uno de los 11 individuos identificados como <i>Echinocereus enneacanthus</i> subsp. <i>enneacanthus</i>	52
4	Composición fenólica del polen de cada uno de los 8 individuos identificados como <i>Echinocereus pectinatus</i> subsp. <i>pectinatus</i>	53
5	Composición fenólica del polen de cada uno de los 14 individuos identificados como <i>Stenocactus multicosatus</i> subsp. <i>zacatecasensis</i>	54
6	Composición fenólica del polen de cada uno de los 12 individuos identificados como <i>Mammillaria heyderi sensu lato</i> .	55
7	Matriz presencia/ausencia de cada uno de los 48 compuestos identificados vs cada uno de los individuos analizados	57
8	Propuesta de perfiles tipo para los taxa analizados	64

# VALOR TAXONÓMICO DE LOS PERFILES FENÓLICOS DEL POLEN DE ALGUNAS ESPECIES DE LA FAMILIA CACTACEAE

## RESUMEN

Se determinó la composición fenólica del polen de 45 individuos de la familia Cactaceae; los cuales se identificaron, de acuerdo a sus características morfológicas, como: *Echinocereus pectinatus* subsp. *pectinatus* (8), *Echinocereus enneacanthus* subsp. *enneacanthus* (11), *Stenocactus multicostatus* subsp. *zacatecasensis* (14) y *Mammillaria heyderi sensu lato* (12), con el objetivo de establecer su capacidad discriminativa y su valor como carácter taxonómico a niveles genérico y específico. La composición fenólica fue determinada por cromatografía líquida de alta resolución/detector de arreglo de diodos (HPLC/DAD). Los resultados mostraron una riqueza de flavonoles y ácidos fenólicos en el polen de esas especies, previamente no reportada para otros taxa vegetales. Los derivados glicósidos de canferol, quercetina y herbacetina fueron las estructuras predominantes en los cuatro taxa. El análisis fenético de los perfiles fenólicos del polen agrupó claramente, a pesar de la variabilidad intrapoblacional registrada, a cada uno de los individuos de acuerdo a la identificación morfológica. Esto último sugiere que los perfiles fenólicos del polen de las especies estudiadas son especie-específicos y representan una herramienta quimiotaxonómica valiosa.

## ABSTRACT

Pollen phenol composition of 45 individuals of Cactaceae (eight of *Echinocereus pectinatus* subsp. *pectinatus*, eleven of *Echinocereus enneacanthus* subsp. *enneacanthus*, fourteen of *Stenocactus multicostatus* subsp. *zacatecasensis* and twelve *Mammillaria heyderi sensu lato*) was determined with the goal to establish the discriminative capacity and the taxonomic significance at generic and specific levels. The phenolic composition was determined by high pressure liquid chromatography/detector of array of diodes (HPLC/DAD). The results showed a wealth of flavonols and phenolic acids in the pollen of the four species, wealth previously not reported for the pollen of other plant taxa. The kaempferol, quercetin and herbacetin glycosides derivatives were the predominant structures in the four analyzed taxa. The fenetic analysis of the pollen phenolic profiles clearly grouped, in spite of the registered intrapopulation variability, every individual according to the morphologic identification. This suggests that the pollen phenolic profiles of the studied species are species-specific and represent valuable chemotaxonomic markers.

## I.- INTRODUCCIÓN

Las primeras clasificaciones de las plantas, incluidos los elementos de la familia Cactaceae estuvieron fundamentadas en sus usos, debido a que la gran mayoría de ellas tuvo y ha tenido un papel importante en la vida del hombre, proporcionándole productos alimenticios y medicinales (Bravo-Hollis, 1978). Lo anterior reflejó la necesidad del hombre por conocer los distintos tipos de plantas y sus relaciones. La sistematización de ese conocimiento dio origen a la taxonomía.

La taxonomía clásica se ha enfrentado a la enorme tarea de clasificar a los distintos tipos de plantas con base en los caracteres morfológicos que éstas exhiben para tratar de establecer relaciones evolutivas. Esta tarea es muy difícil debido a la gran gama de características que se consideran. Las claves dicotómicas facilitan la identificación de los grupos de plantas. Sin embargo, en algunos casos (como en ciertos grupos de cactáceas) las claves han sido elaboradas con base en un solo individuo, con descripciones incompletas o con individuos no referenciados (Meyrán, 2003; Bravo-Hollis, 1978), lo que dificulta definir con claridad a qué grupo pertenecen los ejemplares en estudio. Esto según Stace (1980) es considerado un inconveniente, no solo por los biólogos y taxónomos, sino también por especialistas relacionados con estas áreas como genetistas, fitoquímicos y farmacólogos, quienes precisan de esta información para desarrollar investigaciones que conduzcan a un mejor entendimiento de los procesos evolutivos, las rutas metabólicas y el desarrollo de nuevos fármacos de procedencia vegetal.

Las técnicas analíticas actuales, permiten estudiar una gama muy diversa de atributos diferentes a los morfológicos (químicos, citológicos o moleculares) en los organismos, apoyados en clasificaciones taxonómicas (Stace 1980), con las que se pueden establecer relaciones evolutivas o filogenéticas entre ellos. La búsqueda de caracteres adicionales a los morfológicos en taxonomía vegetal ha sido una de las inquietudes de los investigadores desde hace varias décadas (Miller y Bohmt, 1982;

Cota, 1991; Cota y Wallace, 1997; Mauseth y Plemons-Rodríguez, 1998; Almaraz-Abarca, 2000).

La familia Cactaceae es originaria del Continente Americano y una de las más representativas de su flora, por la gran cantidad y diversidad de géneros y especies que la conforman y por su presencia en casi todos los ecosistemas, principalmente en los desérticos; pero también en los templados y tropicales. Esta amplia distribución y presencia en los diferentes ecosistemas es muestra de la importancia de esta familia. Las variadas estructuras que presentan muchas de sus especies, las ha convertido en plantas muy codiciadas por coleccionistas en todo el mundo.

Muchas de las especies de la familia Cactaceae presentan enorme variabilidad morfológica intra e inter poblacional como respuesta a las presiones ambientales y a su enorme plasticidad genética. Lo anterior, aunado a la gran capacidad de hibridación interespecífica e incluso intergenérica de los elementos de esta familia, además de las descripciones hechas considerando los caracteres de plantas juveniles y no de plantas adultas, que es lo más conveniente debido a que los caracteres morfológicos han alcanzado su completo desarrollo y las observaciones en ellos son menos variable (Bravo-Hollis, 1978), son factores que han creado controversias taxonómicas importantes y han llevado a muchos taxónomos a la elaboración de claves, que se diferencian entre sí por el valor taxonómico que dan a caracteres diferentes dentro de un mismo grupo. Muchas veces por falta de datos se hacen generalizaciones basadas en uno o en pocos individuos, lo que ha provocado mayor confusión que permitido vislumbrar una solución a dicha problemática.

No existe consenso acerca del número de géneros y especies de cactaceas que existen en México. Sin embargo, Arias (1997) sugiere que son alrededor de 58 géneros y 707 especies. En Durango, de acuerdo a González-Elizondo (2005) existen alrededor de 30 géneros y 150 especies distribuidas en los distintos ecosistemas del Estado, desde las zonas desérticas (Cornet, 1985) hasta las zonas templadas como la Sierra Madre Occidental donde se puede encontrar *Mammillaria*

*senilis*. Varios de esos géneros han sido considerados por diferentes autores como grupos taxonómicamente difíciles, entre ellos se encuentran *Mammillaria*, *Echinocereus* y *Stenocactus* (Bravo-Hollis, 1991; Meyran, 1979).

En el presente trabajo se consideraron individuos de *Stenocactus multicostatus* subsp. *zacatecasensis*, *Mammillaria heyderi sensu lato*, *Echinocereus pectinatus* subsp. *pectinatus* y *Echinocereus enneacanthus* subsp. *enneacanthus*, con el objetivo de determinar la composición o perfil fenólico del polen de cada taxa y establecer su valor taxonómico a nivel genérico y específico.

#### Organización de esta tesis

Además de la presente introducción ésta tesis incluye 11 capítulos. En el capítulo II, sobre antecedentes, se presentan los resultados de una revisión bibliográfica sobre diversos aspectos de la familia Cactaceae en general y de cada uno de los cuatro taxa seleccionados para este trabajo. En el mismo capítulo, se presenta una revisión sobre diferentes aspectos de los compuestos fenólicos, particularmente de flavonoides y ácidos fenólicos. Los capítulos III y IV son los referentes a la justificación y objetivo del presente trabajo. En el capítulo V, se describen los métodos utilizados para la colecta y el procesamiento del polen, para la preparación de los extractos fenólicos así como el método de HPLC/DAD al que se sometieron los extractos para la obtención de los perfiles fenólicos de las muestras. La información generada sobre el contenido de compuestos fenólicos en el polen de las especies de cactáceas analizadas y su análisis numérico se exponen en la sección de resultados correspondiente al capítulo VI. El análisis de los resultados se presenta en el capítulo VII. La enumeración de las conclusiones aparecen en el capítulo VIII. Los capítulos IX y X son los correspondientes a las recomendaciones y sugerencias para trabajos futuros; y el capítulo XI corresponde a la bibliografía.

## II.- ANTECEDENTES

### 2.1.- La familia Cactaceae

La Familia Cactaceae es originaria y exclusiva, de manera natural, del Continente Americano. Sus elementos presentan una alta diversidad morfológica. Se considera que los cactus ancestrales fueron árboles medianos, de hojas anchas y delgadas, de tronco leñoso, que se encontraban en lugares tanto áridos como templados. Las especies actuales presentan estructuras muy variadas, desde suculentas gigantes, de aspecto arbóreo hasta diminutas plantas enanas, y desde formas globosas hasta grandes trepadoras (Mauseth, 2001).

La Familia Cactaceae tiene un lugar significativo en la flora de América, entre otras razones, por el número de géneros y de especies que la conforman, por su amplia distribución, prácticamente en todo este continente, y por su capacidad de sobrevivencia y papeles ecológicos que desempeñan principalmente en las zonas áridas y semiáridas. El límite norte de la distribución de la familia en el Continente Americano es Canadá, en donde está representada por *Opuntia fragilis*. El límite sur es la Patagonia, en donde se encuentran *Austrocactus* spp. y *Opuntia* spp., entre otras. La familia Cactaceae también tiene presencia insular, por ejemplo en las islas Galápagos y las Antillas (Arias, 1997). No existe consenso con respecto al número de géneros y especies que forman esta Familia, pero de acuerdo a Bravo-Hollis y Arias (1999), estos son 100 y más de 1500, respectivamente.

En México los elementos de la familia Cactaceae están ampliamente distribuidos. Las plantas de esta familia crecen mayormente en zonas áridas y semiáridas, aunque también se pueden encontrar en lugares templados y tropicales. México, por sus condiciones de latitud, topografía y climas, es el país que alberga la mayor diversidad de cactáceas (Bravo-Hollis, 1978). Además es también el recinto de dos de los cinco centros de diversidad reconocidos para esta familia (Arias, 1997) y de una gran cantidad de géneros y especies que constituyen notables ejemplos de endemismo.

La estimación del número de géneros y de especies que habitan dentro del territorio nacional varía entre los diferentes autores. La estimación que hace Arias (2001) es de  $\pm 58$  géneros y  $\pm 707$  especies. Estas cifras a la fecha continúan aumentando. Por ejemplo, recientemente se publicó el descubrimiento de una nueva especie, que se ubicó dentro de también, un nuevo género (Velázco y Nevárez, 2002).

### **2.1.1.- Características Morfológicas**

Los “cactus”, nombre común con el que se conoce de manera general a las especies de la familia Cactaceae, son especies perennes con tallos carnosos, algunos pueden ser articulados. La corteza verde esta cubierta por una capa de cera que les ayuda a evitar la pérdida de agua. La presencia de areolas (estructuras homólogas a las yemas axilares de otras dicotiledoneas y que están formadas por tejido meristemático) es el atributo distintivo de las cactáceas. La turgencia de sus tallos son características comunes a ellas pero que comparten con otras familias, como las crasulaceas y las agavaceas, aunque con estas últimas también tiene en común la presencia de espinas. La mayoría de los miembros de la familia Cactaceae carecen de hojas, exceptuando géneros como *Pereskia*, *Pereskiopsis* y *Opuntia*. La familia Cactaceae también comparte algunas características, como tallos de apariencia espinosa, suculentos o semisuculentos, con algunos géneros de la familia Euphorbiacea. El desarrollo de esas características similares es ejemplo de lo que se conoce como convergencia evolutiva, es decir, plantas filogenéticamente y geográficamente distantes, pero desarrollandose en condiciones ambientales relativamente similares (Díaz *et al.*, 2002).

Las cactáceas son dicotiledóneas y en algunas especies las dos pequeñas hojas cotiledonares son evidentes en las plántulas al germinar (Paredes *et al.*, 2000).

La raíz de las cactáceas, al igual que en otras dicotiledóneas, se origina de la radícula del embrión. En algunas especies la raíz es adventicia. El meristemo de la yema cotiledonar apical forma los podarios o tubérculos (base hipertrofiada de las hojas), los cuales presentan un orden en series espiraladas acrópetas. En las plantas

ya desarrolladas, los tubérculos más viejos se encuentran en la base del tallo, en tanto que los juveniles están en el ápice, en la parte superior de estos órganos se encuentran las areólas. Esas yemas o areolas dan origen a hojas reducidas, flores, nuevos tallos y además a espinas, glóquidas, cerdas, pelos y a raíces adventicias. Las costillas también tienen su origen en los podarios. En los diferentes grupos, los tallos tienen distintas formas y en ellos se lleva a cabo la fotosíntesis; son suculentos y carnosos, pueden ser ramificados o reducidos a una sola rama o artículo, su altura, consistencia, tipo de ramificación y hábito ecológico varían de acuerdo a cada taxa (Bravo-Hollis, 1978).

Las flores en esta familia son hermafroditas, de tamaño variado (desde 0.5 hasta 40 cm de largo) y de colores vistosos. Las flores diurnas son blancas, púrpuras, amarillas, anaranjadas y verdes, en ocasiones se combinan colores provocando destellos tornasol. Las nocturnas generalmente son blancas con tonos amarillos o rojizos (Arreola, 1997).

### **2.1.2.- La familia Cactaceae en el Estado de Durango**

En México existe una diversidad altamente significativa de cactáceas, representando la mayor variedad florística para los países americanos (Arias, 1997). Prácticamente en todos los Estados de la República Mexicana se encuentran elementos de la familia Cactaceae. Son relevantes los estados de Baja California, Baja California Sur, Coahuila, Puebla y Oaxaca por su alto grado de endemismo (Arias, 1997).

El Estado de Durango cuenta con una diversidad considerable de géneros y especies de cactáceas. Tan solo para la Reserva de la Biosfera de Mapimí, que se localiza principalmente en territorio duranguense, se reportan 33 especies de esta familia, distribuidas dentro de los siguientes géneros: 11 especies de *Opuntia*; cuatro de *Coryphantha* y de *Mammillaria*; dos de *Echinocereus* y *Echinomastus* y una de *Peniocereus*, *Ariocarpus*, *Lophophora*, *Epithelantha*, *Hamatocactus*, *Ancistrocactus*, *Thelocactus*, *Echinocactus*, *Homalocephala*, y *Escobaria* (Cornet, 1985).

*Mammillaria theresae* y *M. mercadensis* son dos especies de cactáceas del Estado de Durango que ameritan una mención aparte, la primera porque representa un caso de microendemismo (su distribución geográfica se restringe al municipio de Coneto de Comonfort) y una especie en peligro de extinción (López-Enríquez *et al.*, 2003; González-Elizondo *et al.*, 2005); y la segunda porque, descrita inicialmente por Patoni en 1910 de el Cerro de Mercado en el municipio de Durango, actualmente se cuestiona su existencia en estado silvestre para este Estado, aunque Guzmán *et al.* (2003) la reporta para Zacatecas.

Otra especie con presencia en el Estado de Durango es *Stenocactus multicostatus*, misma que no está incluida en las listas oficiales de protección y conservación pero cuyas poblaciones, de acuerdo a observaciones obtenidas durante la realización de este estudio, parecen estar amenazadas por diversos factores, como el sobrepastoreo, que provoca el deterioro del suelo y el daño de las plantas por pisoteo.

Vóvides *et al.* (1997) mencionan 11 especies de cactáceas raras o en peligro de extinción para el Estado de Durango: *Coryphantha poselgeriana*, *Ferocactus pilosus*, *Mammillaria guelzowiana*, *M. longiflora*, *M. mercadensis*, *M. theresae*, *Peniocereus greggii*, *Sclerocactus uncinatus*, *S. unguispinus*, *S. unguispinus* var. *durangensis* y *Thelocactus heterochromus*.

De acuerdo a González-Elizondo (2005), en el Estado de Durango se encuentran 30 géneros de la familia Cactaceae. Esta autora menciona que el género *Mammillaria* está representado por 35 especies con 8 subespecies, el género *Echinocereus* por 18 especies con 10 subespecies y el género *Stenocactus*, que anteriormente se reconocía con el nombre de *Echinofossulocactus*, por dos especies (una con dos subespecies).

### 2.1.3.- Importancia Ecológica, Económica y Cultural

Las especies de la familia Cactaceae son elementos ecológicamente importantes de las zonas áridas. Estas plantas proveen de alimento y refugio a muchas especies de animales que cohabitan en su medio (murciélagos, colibríes, abejas y hormigas, entre otras), las que a su vez, forman parte fundamental en la polinización y dispersión de sus semillas, esto último permite el establecimiento de nuevas plántulas en lugares donde las condiciones de temperatura y humedad son propicias para ello (Valiente-Banuet y Arizmendi, 1997). Los estudios sobre las relaciones planta-polinizador son de los más abundantes entre los realizados en ecología de cactáceas (Holland y Fleming 1999, de Viana *et al* 2001, Hartmann *et al.* 2002; Ibarra-Cerdeña *et al* 2005).

Los elementos de la familia Cactaceae han estado asociados al desarrollo de las sociedades humanas del continente Americano desde épocas precolombinas, proveyendo alimento y material de construcción entre otras cosas, a las diferentes culturas americanas (Granados y Castañeda, 2000). Se estima que las relaciones de las sociedades humanas americanas y las cactáceas se establecieron hace de seis a diez mil años (Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995).

La familia Cactaceae posee elementos con propiedades medicinales conocidas por muchas personas en el ámbito rural de México, y elementos que por su aspecto y forma de vida, son muy buscadas, con fines ornamentales, por coleccionistas, principalmente europeos. Esto ha provocado el saqueo de muchas especies de sus lugares de origen. Lo anterior, junto con actividades humanas como la apertura de caminos y el cambio de uso de suelo, han tenido consecuencias graves sobre la abundancia de muchas especies de cactáceas, provocando que un gran número de ellas requieran actualmente protección, sobre todo las especies endémicas. Se estima que el 35% de las especies mexicanas de cactáceas se encuentran en algún grado de peligro (Hernández y Godínez, 1994). Ese peligro puede presentarse a diferentes niveles de acuerdo a su distribución ya sea regional, estatal o nacional

(Flores-Martínez y Manzanero-Medina, 2005). Los criterios que se utilizan para clasificar los taxa en alguna categoría de peligro son distintos. En México se considera a la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, en esta norma se presenta el Método de Evaluación del Riesgo de Extinción de las Especies Silvestres en México (MER). Este método evalúa la amplitud de la distribución de un taxón dado dentro de los límites geográficos del país, las condiciones del hábitat, la vulnerabilidad biológica intrínseca del taxón y el Impacto que sobre él han provocado las actividades humanas.

En la actualidad, las cactáceas representan elementos de subsistencia para los habitantes de las zonas áridas de nuestro país. Por ejemplo, en el desierto Sonorense se acostumbra el consumo de los frutos de la pitahaya agria y dulce (*Machaerocereus gumosus* y *Lemairocereus thurberi*, respectivamente); la cholla (*Opuntia cholla*) y el cardón (*Pachycereus pringlei*) son especies utilizadas como forraje; en el desierto Chihuahuense es colectado el tallo de la biznaga burra (*Echinocactus visnaga*) para la elaboración de dulce y como alimento se usa el botón floral de la biznaga colorada (*Ferocatus pringlei*). En la Mixteca, Valles Centrales (Oaxaca) y Valle del Mezquital (Hidalgo) se explotan principalmente tres especies de *Opuntia*: el nopal (*Opuntia spp*), el Nopal San Gabriel (*Opuntia tomentosa var. hernandezii*) y el nopal crinado (*Opuntia pilifera*), el primero con propósitos alimenticios y los dos últimos destinados al cultivo de la grana para la producción de colorantes. En estas regiones es también frecuente la elaboración de dulces y mermeladas a partir del fruto del pitayo (*Machaerocereus gumosus*), garambullo (*Myrtillocactus geometrizans*), chente (*Heliabravoa chende*) y la jiotilla (*Escontria chiotilla*) (Jiménez, 2004).

Actualmente existe una industria muy importante basada en la producción de nopal para fruta y para verdura, principalmente en el Valle de México, en donde la producción de nopal de verdura alcanza 1500 toneladas por año (Sánchez, 1980, citado por Granados y Castañeda, 2000). A nivel internacional, el interés por productos no convencionales o poco conocidos ha ido en aumento debido a que

representan una relativa estabilidad en el mercado, entre esos productos se puede mencionar a la tuna (Mendoza y Ramírez, 1997).

Las cactáceas son un grupo de plantas que han sido principalmente estudiadas desde los puntos de vista morfológico y fisiológico debido a las adaptaciones que presentan para su sobrevivencia en condiciones de estrés hídrico (Mauseth y Plamons-Rodríguez, 1998; Dubrovsky *et al.*, 1998), y desde el punto de vista ecológico para determinar las interrelaciones con animales polinizadores (Valiente-Banuet *et al.*, 1997; Casas *et al.* 1999). Los estudios sobre la composición química de cactáceas son más escasos. La aparición de técnicas químicas de análisis más resolutivas ha estimulado el desarrollo de nuevos estudios fitoquímicos en muchos grupos de plantas, incluidas las cactáceas. Generalmente ese tipo de estudios tienen como finalidad la búsqueda de compuestos químicos con actividad biológica. La presencia de alcaloides en cactus ha sido reconocida desde hace varias décadas (Bravo-Hollis, 1978) y estudios recientes se han llevado a cabo para determinar la presencia de alcaloides en un número mayor de especies de cactáceas (Oliveira y Machado, 2003; Ferrigni *et al.*, 1984; Brown *et al.*, 2001).

#### **2.1.4.- Aspectos taxonómicos de la familia Cactaceae**

La taxonomía es una de las ciencias biológicas más antiguas. Las culturas prehispánicas llegaron a conocer una gran cantidad de plantas a las que asignaron símbolos, dibujos y representaciones mixtas. Gracias a sus detalladas observaciones consiguieron ordenar sus conocimientos sobre las plantas por medio de un sistema de clasificación fundado en caracteres de afinidad morfológica, color y propiedades medicinales, entre otros caracteres (Bravo-Hollis, 1978).

El desconocimiento de la diversidad biológica puede llevar a prácticas de conservación deficientes o al uso incorrecto de algún taxón cuya identificación no haya sido la adecuada, poniendo en riesgo su existencia en algunos ecosistemas

(Elioisa y Navarro, 2005). Tal puede ser el caso de algunos elementos de la familia Cactaceae en la que se presentan importantes controversias taxonómicas.

Guzmán (1997) reconoce tres subfamilias dentro de la familia Cactaceae. De la subfamilia *Pereskioideae*, el género *Pereskia* está representado en el sur de México. La subfamilia *Opuntioideae*, de acuerdo a Guzmán *et al.* (2003), está representada en este país por los géneros *Opuntia* y *Peresklopsis*; mientras que de las nueve tribus de la subfamilia *Cactoideae*, seis de ellas están representadas en México: *Hylocereae*, *Rhipsalideae*, *Pachycereae*, *Cereeae*, *Echinocereae* y *Cactaceae*. De las tres subfamilias, la *Cactoideae*, a la que pertenecen los taxa que nos ocupan, ha sufrido continuos cambios en su clasificación debido a la problemática taxonómica surgida por la falta de consenso en la delimitación de los diferentes grupos que la componen.

Ha habido muchos intentos de clasificar a los elementos de la familia Cactaceae, basándose sobre todo en las características morfológicas (Britton y Rose, 1922; Bravo-Hollis, 1978; Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991; Guzmán *et al.*, 2003; Meyran, 1979 y Meyran, 2003 con el género *Stenocactus*; Craig 1979 con el género *Mammillaria*; por mencionar algunos). Sin embargo, debido a la gran plasticidad genética y morfológica, además de la alta capacidad de hibridación interespecífica e incluso intergenérica (Mauseth, 2001) que se presenta entre los miembros de esta familia, existe dificultad en la delimitación de algunos taxa a diferentes niveles (genérico, específico e infraespecífico) y en la ubicación de estos en un sistema de clasificación (Guzmán *et al.*, 2003). Esto hace que algunos géneros, como *Mammillaria* que comprende un número alto de especies, sea muy difícil de tipificar (Paredes *et al.*, 2000). Esa problemática taxonómica ha motivado la búsqueda de caracteres alternativos que apoyen a la sistemática tradicional a solucionar las grandes controversias taxonómicas que se presentan en esta familia (Cota y Wallace, 1997).

Los caracteres químicos han sido utilizados como una alternativa a los morfológicos para realizar estudios taxonómicos, por ejemplo la presencia de alcaloides, flavonoides y terpenos en hojas y frutos de *Xylopiya emarginata*, Annonaceae (Moreira *et al.*, 2003); la composición de aceites esenciales en el género *Lomatium* de la familia Apiaceae (Asuming *et al.*, 2005); la composición de alcanos en el género *Ficus* de la familia Moraceae (Sonibare *et al.*, 2005); los alcaloides en la tribu Datureae (Doncheva *et al.* 2006); los perfiles de flavonoides foliares en la sección Leiophyllae del género *Pinus*, para discriminar entre sus elementos y proponer la ubicación de los mismos al mismo nivel específico (Almaraz-Abarca, 2000); la composición de flavonoides para la discriminación entre especies en gramíneas como *Muhlenbergia* (Herrera y Bain, 1991); los perfiles de flavonoides como marcadores quimiotaxonómicos en *Stachys swainsonii*, Lamiaceae (Skaltsa *et al.*, 2007); la variación de flavonoides inter e intra específica en algunas especies de *Ficus* (Greenham *et al.* 2007); el contenido de flavonoles glicosados y agliconas en tépalos de cinco especies de cactáceas (Iwashina *et al.*, 1986), por mencionar solo algunos trabajos de la enorme cantidad que actualmente exploran esos caracteres.

En cactáceas, entre los caracteres alternativos más estudiados se encuentran los marcadores moleculares de DNA nuclear y cloroplástico (Butterworth *et al.*, 2002; Butterworth y Wallace, 2004) y los marcadores químicos como la composición de alcaloides (Flores *et al.*, 2002; Štarha, 1996; Štarha *et al.* 1997; Štarha *et al.* 1999). Rebman y Pinkava (2001) consideran también a los caracteres químicos como relevantes en el área taxonómica para cactáceas como *Opuntia*. La validez taxonómica de los perfiles de flavonoides como marcadores taxonómicos dentro de la familia Cactaceae ha sido poco evaluada, entre los reportes existentes está el de Miller (1988, citado por Cota, 1991; Miller *et al.* 1982) que hace referencia a la composición de flavonoles en los pétalos de *Echinocereus sp.* el de Clark *et al.* (1980) en el que se determina la composición fenólica de los pétalos del subgénero *Cylindropuntia* del género *Opuntia*.

## **2.2.- Los Géneros *Mammillaria*, *Echinocereus* y *Stenocactus***

Previo a la descripción de cada taxon estudiado en este trabajo, se presenta información sobre el o los autores que lo describieron, en qué año, en qué publicación apareció dicha descripción y sobre su sinonimia, es decir, los nombres que ha recibido por autores diferentes.

### **2.2.1.- Aspectos taxonómicos del Género *Echinocereus*. Engelmann in Wislizenus, Mem. Tour. North. Mex. 91, 1848.**

*Cereus* Miller, 1786. *p.p.*

*Cereus* Miller, Subg. *Echinocereus* (Eng.) Berger, Rep. Mis. Bot. Gard. 16:79, 1905.

El género *Echinocereus* agrupa, de acuerdo a Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), plantas simples o cespitosas, bajas, perennes, erectas o postradas, en ocasiones pendulosas. Los tallos de las especies de este género presentan costillas, de consistencia casi siempre suave, los hay desde globosos hasta cilíndricos en ocasiones muy alargados. Aréolas vegetativas y floríferas semejantes. Las flores se presentan en las aréolas maduras cercanas al ápice, ocasionalmente en las laterales, por lo general éstas son diurnas, y permanecen abiertas durante varios días, generalmente grandes, campanuladas o infundibuliformes, de color escarlata, rosa purpúreo, amarillo o amarillo verdoso; areolas del pericarpelo y tubo receptacular con escamas pequeñas, espinas y a veces lana; estambres numerosos, los primeros inseros cerca de la base del tubo por encima del corto anillo nectarial; estilo más o menos grueso, lóbulos del estigma de color verde esmeralda. Fruto carnoso, con pericarpio delgado, colorido, con aréolas espinosas, caducas cuando madura el fruto; pulpa azucarada y comestible; semillas negras, con testa más o menos reticulada o tuberculada; hilo basal amplio; embrión casi recto, con cotiledones pequeños e incumbentes.

Arias (1997) señala que el género *Echinocereus* esta integrado por más de 49 especies, de las cuales se conocen 40 en México, principalmente distribuidas en los desiertos Chihuahuense y Sonorense.

Britton y Rose (1922) reconocen para este género 60 especies. Esos mismos autores consideran el color de la flor como el carácter más importante.

Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) a diferencia de Britton y Rose (1922) dividen en seis secciones al género *Echinocereus*: (*Subinermes*, *Scheera*, *Triglochidiati*, *Prostrati*, *Echinocereus* y *Erecti*).

Guzmán *et al.* (2003) reconocen 56 especies de *Echinocereus* para México. Posiblemente en un intento más por facilitar la clasificación de especies de la familia Cactaceae, estos autores hacen una recopilación y proponen complejos en los que algunos de los taxa infraespecíficos previamente reconocidas, son llevados a nivel de subespecie.

#### **2.2.1.1- Aspectos taxonómicos de *Echinocereus pectinatus* subsp. *pectinatus*:**

La sección *Echinocereus* según Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) es señalada como un grupo de plantas cuya mayoría esta caracterizada por presentar aréolas largas y muy angostas, además de tener espinas más o menos pectinadas, tan numerosas que por lo general ocultan el tallo. Esos mismos autores dividen la sección *Echinocereus* en las series *Viridiflori* y *Pectinati* y reconocen dentro de la serie *pectinati* 11 especies (*E. weinbergii*, *E. adustus*, *E. palmeri*, *E. reichenbachii*, *E. pectinatus*, *E. floresii*, *E. scopulorum*, *E. stoloniferus*, *E. websterianus*, *E. sciurus* y *E. grandis*), de las cuales *E. reichenbachii* forma un complejo con cuatro variedades (var. *reichenbachii*, *perbellus*, *fitchii* y *chisoensis*) y *E. pectinatus* forma, a su vez, un complejo con cinco variedades (*rigidissimus*, *wenigeri*, *pectinatus*, *minor* y *neomexicanus*). Guzmán *et al.* (2003) manifiestan que *pectinatus* es un complejo y esta compuesto de las subespecies *pectinatus* y *wenigeri*.

### **2.2.1.2.- Aspectos taxonómicos de *Echinocereus enneacanthus* subsp. *enneacanthus*:**

Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) ubican a *Echinocereus enneacanthus* subsp. *enneacanthus* dentro de la sección *Erecti* y describen a esta sección como plantas cespitosas de tallos gruesos, de forma ovoide hasta cilíndricos, de aspecto erguido o en ocasiones levemente postrados, las costillas son más o menos tuberculadas, sus espinas por lo general son largas y frecuentemente entrecruzadas con las de las aréolas vecinas, esto provoca que el tallo este oculto. Las flores tienen un tubo corto de color amarillo o purpúreo. Estos mismos autores dividen esta sección en dos series; la serie *Longiseti* y la serie *Fasciculati*. En la serie *Fasciculati* agrupan 18 especies entre las que se encuentra *E. enneacanthus*.

Guzmán *et al.* (2003) reconocen para *E. enneacanthus* las subespecies *brevispinus* y *enneacanthus*.

De acuerdo con Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991), la especie *E. enneacanthus* subsp. *enneacanthus* posee la característica de desarrollar hasta 100 tallos en una planta, esos tallos son cilíndricos y largos (hasta de 70 cm de longitud) y de un diámetro de 5 a 10 cm, con frecuencia postrados, de consistencia suave y color verde claro. De 7 a 10 costillas prominentes, marcadamente tuberculadas. Aréolas distantes entre sí, circulares con fieltro gris cuando jóvenes. Espinas rígidas, desde delgadas hasta medianamente gruesas. Espinas radiales de 7 a 12. Flor de 5 a 7.5 cm de largo y de color púrpura rojizo. Fruto globoso de unos 25 mm de longitud, verdoso a castaño o purpúreo con aréolas que llevan espinas setosas, caducas.

### **2.2.2.- Aspectos taxonómicos del Género *Stenocactus* (Schumann)**

Backeberg *et* Knuth, Kaktus ABC 353 1935

*Echinocactus* Link *et* Otto Subgen. *Stenocactus* Schum., Gesamtb. Kakt. 359, 1898

*Echinofossulocactus* Lawrence sensu Britton *et* Rose, Cactaceae 3: 109, 1922

*Brittonrosea* Spegazzini, An. Soc. Cient. Argent. 96: 69, 1923, *nom. illeg.*

*Efossus* Orcutt, Cactography 5, 1926, *nom. illeg.*

*Stenocactus* (Schum.) Berger ex Bravo, Cactáceas Méx. 394, 1937

*Ferocactus* Br. et R. Subgen. *Stenocactus* (Schum.) N.P. Taylor, Cact. Succ. J. G.B  
42:108, 1980.

Con base en la descripción de Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) los elementos de este género son de apariencia simple o cespitosa, presentan tallo globoso o globoso aplanado, por lo general pequeño, no mayor de 12 cm. de diámetro, con el ápice algo hundido, lanoso y ocasionalmente oculto por las espinas. Presentan numerosas costillas, casi siempre entre 25 y 55 (a veces menos de 25, otras veces hasta cerca de 120), muy delgadas, casi laminares (excepto en *Stenocactus coptonogonus*) de apariencia ondulada y sinuada, alrededor de las aréolas son un poco más anchas. El número de aréolas que poseen estas plantas es escaso, en su hábitat generalmente sólo 2 o 3 en cada costilla, rara vez más, muy separadas entre sí, con lana blanca a grisácea solo cuando jóvenes. El número de espinas varía desde escasas hasta más o menos numerosas, éstas se diferencian en centrales y radiales. Las espinas centrales generalmente son de 3 a 4, en algunas especies solo 1 o 2 y en otras hasta 9, ocupando por lo general la parte superior de la aréola siendo la de en medio, por lo común, más ancha y larga; cuando son 4, una tiende a ocupar el centro de la aréola y las otras tres la parte superior, todas ellas muestran una gran variación en su consistencia, tamaño, forma y color; las espinas radiales varían dependiendo de si son escasas (de 2 a 6 u 8) o abundantes (de 10 a 25), las primeras dispuestas en la parte inferior de la aréola y las segundas alrededor de ella, éstas son subuladas o aciculares, cortas, blancas o algo vítreas. Las flores de estas plantas brotan de las aréolas jóvenes del ápice, son pequeñas, de 2 a 4.5 cm. de longitud, campanuladas y con el tubo receptacular ancho y corto (como en *S. dichroacanthus*) o infundibuliformes y con el tubo largo y angosto (como en *S. wippermannii*); presentan escamas más o menos abundantes en el pericarpelo y tubo receptacular, imbricadas o distantes, semicirculares o cordiformes, con el ápice obtuso o apiculado y el margen papiráceo, lacerado o más o menos ciliado, blanquecino con axilas desnudas; segmentos del perianto lanceolados, anchos o angostos, con el ápice obtuso o acuminado, a menudo mucronado, con el margen

más o menos entero u ocasionalmente algo dentado, su color es blanquecino, amarillento o más o menos purpúreo hacia los bordes y presenta una flanja media rojiza o purpúrea de intensidad y anchura variable, estambres numerosos; anteras amarillos; polen tricolpado; filamentos blanquecinos o con tinte purpúreo; estilo más o menos largo; cámara nectarial corta. El fruto va desde globoso hasta oblongo, con escamas de apariencia papirácea, son verdosos, secos y dehiscentes por ruptura de sus paredes. Las semillas son pequeñas, con testa negra gruesamente reticulada; hilo basal amplio y truncado. Las plántulas, en las primeras etapas de su desarrollo, son tuberculadas y a veces con espinitas plumosas más o menos pectinadas; más tarde, los tubérculos paulatinamente se integran en costillas y las espinas se diferencian en radiales y centrales. La floración de la mayor parte de las especies tiene lugar de diciembre a marzo; las flores son diurnas y persisten durante varios días (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991).

La forma y tamaño de los individuos del género *Stenocactus* es similar con excepción de algunos ejemplares de *Stenocactus anfractuosus* en el estado de Hidalgo, que son los que presentan el mayor tamaño de éste género (Meyrán, 2003).

Este género ha presentado una gran dificultad taxonómica desde sus primeros intentos de clasificación hasta la fecha, donde la controversia taxonómica se destaca por la gran variabilidad morfológica que presentan los individuos de éste taxón, además de la gran cantidad de nombres que se le ha dado desde los orígenes de su clasificación, propiciando con esto una gama de sinónimos que aumentan la confusión taxonómica alrededor de este taxón. Sánchez–Mejorada (1981) en la revisión histórica que hace de éste género, refiere a Schumann 1898 como el que estableció a *Stenocactus* como subgénero dentro del género *Echinocactus* Link et Otto, además de haber considerado el número de costillas como el principal carácter de importancia. Sánchez-Mejorada (1981) señala que posteriormente en 1922 Britton y Rose hacen una división más amplia de *Echinocactus* Link et Otto, cambiando el estatus de varias especies a nivel de nuevos géneros, entre los que se encuentra el conocido como *Echinofossulocactus* Lawrence in London, Gard. Mag. 17:317. 1841,

(reconocido como *Stenocactus* por otros autores), mismo que hace alusión a 35 especies y variedades que componen este género.

Britton y Rose reconocen 22 especies pertenecientes al género *Echinofossulocactus* (*E. coptonogonus*, *E. hastatus*, *E. multicosatus*, *E. wippermannii*, *E. heteracanthus*, *E. albatus*, *E. lloydii*, *E. Zacatecasensis*, *E. lamellosus*, *E. grandicornis*, *E. arrigens*, *E. violaciflorus*, *E. obvallatus*, *E. pentacanthus*, *E. crispatus*, *E. dichroacanthus*, *E. anfraactuusus*, *E. tricuspidatus*, *E. phyllacanthus*, *E. lancifer*, *E. gladius* y *E. confusus*) y señalan que muchas especies de este género han sido descritas como *Echinocactus*.

Posteriormente menciona Sánchez-Mejorada (1981) que en 1923, Spegazzini propone reemplazar el nombre *Echinofossulocactus* por el de *Brittonrosea*, propuesta que es rechazada por el poco apoyo de los taxónomos de la época además de la confusión que produciría el empleo de este nombre, en consecuencia no es usado salvo en los escritos del mismo Spegazzini. Es, según Sánchez-Mejorada (1981) hasta 1929 que Berger rechaza el uso de *Echinofossulocactus* y retoma *Stenocactus* Schuman aunque con reservas, es en 1936 que Backeberg y Knuth usan este nombre para el género en forma inequívoca, seguidos de Bravo (1937) y Borg (1937).

Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) reconocen para el género *Stenocactus* 21 especies (*S. coptonogonus*, *S. multicosatus*, *S. phyllacanthus*, *S. pentacanthus*, *S. dichroacanthus* con su variedad *dichroacanthus* y *violaciflorus*, *S. sulphureus*, *S. lamellosus*, *S. lancifer*, *S. anfractuosos*, *S. obvallatus*, *S. crispatus*, *S. arrigens*, *S. vaupelianus*, *S. zacatecasensis*, *S. lloydii*, *S. wippermannii*, *S. albatus*, *S. heteracanthus*, *S. tetrayphus*, *S. ochoteranianus* y *S. boedekerianus*) y más de 30 especies dudosas donde mencionan *Echinocactus*, *Stenocactus*, *Echinofossulocactus* reportados por otros trabajos que no aportan suficientes datos para una óptima clasificación.

Guzmán *et al.* (2003) registran para México 18 especies del género *Stenocactus*, entre ellas reconocen a *S. multicostatus* con dos subespecies, siendo una de ellas *Stenocactus multicostatus* subsp. *zacatecasensis*.

Meyran en 1979 publica un artículo sobre *Echinofossulocactus* en el que presenta una clave para identificación, que incluye 18 especies. Posteriormente, en 2003 el mismo autor publica otra clave de identificación de *Stenocactus* (llamando así a *Echinofossulocactus*), donde reconoce 19 especies. Algunas de las diferencias entre ambas claves son la exclusión en la segunda clave, de *E. lancifer*, considerada, en la primera, dentro de un complejo en el que también incluye a *E. obvalatus* y *E. lamellosus*, las cuales presenta como dos especies, (*S. obvallatus* y *S. lamellosus*) en la clave de 2003. *E. vaupellanus*, presente en la primera, desaparece en la segunda clave. *E. lloydii*, que es presentada de manera dubitativa como *E. wippermannii* en la clave de 1979, es presentada como *S. lloydii* en la de 2003. *E. heteracanthus* se encuentra en ambas claves, aunque en la del 2003 es presentada como *S. heteracanthus*, con dos formas (*bustamantei* y *lexarzae*), ambas del Estado de Hidalgo. *S. spinosus* es mencionada sólo en la clave de 2003. Finalmente, la especie *E. tetraxiphus* o ¿*E. ochoterenaus?*, como menciona ese autor, las reconoce como dos especies diferentes de *Stenocactus* en la segunda clave. Otra de las diferencias entre ambas claves es que la primera es más general respecto a las características morfológicas que la del 2003. Meyran (2003) además señala reiteradamente la importancia del trabajo taxonómico basado en estudios de poblaciones y no en uno o pocos individuos

#### **2.2.2.1- Aspectos taxonómicos de *Stenocactus multicostatus* subsp. *zacatecasensis* (Britton & Rose) U. Guzmán & Vázquez-Benitez, comb. *et stat. nov.***

Para la descripción de *Stenocactus multicostatus* subs. *zacatecasensis* que aquí se presenta se tomó como base la de Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) para *S. zacatecasensis* como una especie distinta y no como subespecie de *S. multicostatus*; además se consideraron las características compartidas por ambas especies según

las descripciones de los mismos autores así como observaciones de campo que se hicieron en la colecta del material vegetal para el presente trabajo:

Plantas simples con tallo globoso y ápice aplanado, de 6 a 10 cm de diámetro, éste varía de acuerdo a la edad de la planta, costillas generalmente entre 55 (en ocasiones menos) hasta más de 100, muy delgadas, de color verde pálido, el número de espinas radiales varía de 8 a 12, de 8 a 10 mm de longitud, aciculares, blancas, exendidas, situadas en torno a la areola. . Espinas centrales, casi siempre 3, rara vez 4, situadas en la parte superior de la areola; la de en medio aplanada, de 2.5 a 8 (o hasta 12) cm. de longitud, erecta o connivente, más larga que las laterales, muchas de ellas presentan estrías, su color va desde crema en la base, hasta color marrón en la punta; las dos laterales de sección circular. Flores de 2.5 a 3 cm. de longitud, casi blancas con una franja media color guinda; escamas del pericarpelo anchamente ovadas, apiculadas escaropsas; segmentos interiores del perianto linear-oblongos, apiculados, de 15 mm de longitud, con tinte de color lavanda; estilo delgado, lóbulos del estigma bífidus.

**2.2.3.- Aspectos taxonómicos del género *Mammillaria*.** Hawort, Syn. Pl. 177, 1812. [*non* Stackhouse, 1809], *nomen senservandum* C.I.B. 1950

*Cactus* Linné, Sp. Pll. 1753. p.p.

*Bartschella* Br. et R., Cactaceae 4:57, 1923

*Phellosperma* Br. et R., Cactaceae 4:60, 1923

*Solista* Br. et R., Cactaceae 4: 64, 1923

*Neomammillaria* Br. et R., Cactaceae 65, 192, *nomen novum* para  
*Mammillaria* Haworth.

*Haagea* Frič in Moeller, Deits- Gaert. Zeits. 1925 [*non* Agrardh, 1854],  
*nom. nud.*

*Chilita* Orcutt, Cactography 2, 1926, *nom. subnud.*

*Porfiria* Boedeker, Zeits. Sukk. 210, 1926.

*Krainzia* Backeberg, Blätt. Sukk. 6: 18, 1938

*Mammilloidia* Buxbaum, Oesterr. Bot. Zeits. 98:44, 1951

*Ebnerella* Buxb., Oesterr. Bot. Zeits. 98:88, 1951

*Leptocladia* Buxb., Oesterr. Bot Zeits. 98:82, 1951 [*non* Agardh, *nom. nud*]

*Pseudomammillaria* Buxb., Oesterr. Bot. Zeits. 98:84, 1951

*Leptocladodia* Buxb., Oesterr. Bot. Zeits. 101:601, 1954, *nom. nov.* para *Leptocladia* Buxb.

*Chilita* Orc. *Emend.* Buxb., Sukk. Jahrb. Schw. 5:4, 1954.

Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) señalan que a este género lo integran plantas que en general son pequeñas, simples o cespitosas; sus tallos con forma globosa a globosa-aplanada, cortamente cilíndricos o hasta ocasionalmente cilíndricos, por lo general erectos, rara vez rastreros o pendulosos, su ramificación es por brotes laterales o basales, ocasionalmente por dicotomía apical, presentan jugo acuoso, semilechoso o lechoso. Los tubérculos de estas plantas son cónicos, cónico-cilíndricos cónico-piramidales, piramidales o poliédricos, duros o suaves, no presentan surco areolar ni glándulas y están dispuestos en series espiraladas de 3 y 5, 5 y 8, 8 y 13, 13 y 21 o 21 y 34, más o menos numerosas. Estas plantas poseen dos formas de areolas: las espiníferas situadas en el ápice de los tubérculos, dotadas de lana cuando jóvenes, con o sin cerdas; y las floríferas, situadas en la axila de los tubérculos, que pueden ó no tener lana ó cerdas. Las espinas en las plantas de este género se diferencian en centrales y radiales, con ambas clases en la mayoría de las especies, pero ocasionalmente se presentan unas u otras, variables en número, forma, dimensiones y color; aciculares, tubuladas o aplanadas; rectas, curvas, retorcidas o en ocasiones, con la punta uncinada; dispuestas en las aréolas en formas diversas. Flores generalmente dispuestas en forma de corona cerca del ápice de la planta, las hay desde pequeñas hasta algo grandes; infundibuliformes o campanuladas, de color blanco, amarillo, rosado, rojo o púrpura; pericarpelo normalmente sin escamas; tubo receptacular corto en la mayoría de los casos, normalmente también sin escamas, pero ocasionalmente con algunas cuantas muy pequeñas; segmentos del perianto escasos, dispuestos en una o varias series; anillo nectarial más o menos corto; la cantidad de estambres es escaso, éstos nacen a del límite superior del anillo nectarial hasta la garganta; estilo delgado, incluido; lóbulos del estigma lineares. El fruto es una baya pequeña, semi claviforme o claviforme, normalmente sin escamas, con el pericarpelo delgado, de color rosado puerpúreo hasta escarlata, a veces verdoso, es visible que los restos secos del perianto se

conservan adheridos. La semilla es pequeña, más o menos globosa, ovoide o piriforme; la estructura de la testa es reticulada y de color castaño, más o menos oscuro hasta foveolada y de color castaño rojizo oscuro hasta negro; embrión ovoide o algo cilíndrico, muy succulento, con cotiledones reducidos; perisperma reducido hasta ausente.

Este género es de especial importancia debido a que en México se encuentra su centro de diversificación con más de 150 especies. Las especies de este género se pueden encontrar en muy distintos tipos de vegetación, por ejemplo *M. senilis* y *M. discolor* crecen en bosques de pino-encino, entre dos y tres mil metros de altitud; *M. karwinskiana* en pastizales y *M. beneckeii* en selvas bajas caducifolias entre cero a mil metros de altitud (Arias, 1997).

Diferentes autores (Britton y Rose, 1922, Butterworth y Wallace, 2004, entre otros) coinciden en que *Mammillaria* es uno de los géneros de la familia Cactaceae más complicados en términos taxonómicos. Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) mencionan que este género parece ser una entidad bastante heterogénea. Su extraordinaria plasticidad morfológica y su alta capacidad de hibridación son de los principales factores que contribuyen a que alrededor de este género existan controversias taxonómicas con respecto a la delimitación específica e infraespecífica.

### **2.2.3.1- Aspectos taxonómicos de *Mammillaria heyderi sensu lato***

La descripción que proporciona Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991) de esta especie es la siguiente: plantas con tallos simples, hemisféricos a subglobosos-aplanados, de 8 a 20 (o hasta 30) cm de diámetro y 3 a 10 cm de altura. Tubérculos por lo general, acomodados entre 13 y 21 series espiraladas, aunque también en 8 y 13 ó 21 y 34 series; subcónicos hasta subpiramidales y con base más o menos cuadrangular y ápice siempre redondeado, con jugo lechoso. Las axilas se presentan generalmente desnudas aunque en ocasiones, cuando jóvenes, son lanosas, no exhiben cerdas. Estas plantas presentan aréolas redondeadas, al principio

escasamente lanosas, pronto desnudas. El número de espinas radiales varía de 7 a 22 (hasta 24), delgadamente aciculares de menos de 0.5 mm de diámetro, dispersas en forma radial, desde casi horizontales hasta más o menos ascendentes, las de la parte superior más cortas que las de la parte inferiores, los colores de éstas varían; blanquecino, amarillento, encarnado pálido o castaño claro con la punta más oscura, de parda a negruzca. Por lo general es evidente solo una espina central, en ocasiones 2 o ninguna, éstas son gruesas y de forma acicular hasta delgadamente tubuladas, rígidas, lisas, sus colores van desde castaño hasta amarillentas, con la punta muy oscura o negra. Las flores de las plantas de este género son campanuladas, de una longitud de 25 a 35 mm.

### **2.3.- Compuestos Fenólicos**

Los compuestos fenólicos, caracterizados por tener al menos un grupo fenol en su estructura química, son, junto con los terpenos y algunos compuestos nitrogenados, componentes del metabolismo secundario de las plantas. Los compuestos fenólicos son los metabolitos secundarios más abundantes y diversos en el reino vegetal (Taiz y Zeiger, 1991).

Los fenoles son un grupo de compuestos de tamaño molecular muy variable. En las plantas se pueden encontrar fenoles de muy bajo peso molecular, como los ácidos caféico y ferúlico, con polaridades diferentes, hasta grandes polímeros no polares como las ligninas y los taninos condensados. Harborne (1989) divide a los fenoles vegetales en 11 grupos, de acuerdo al número de átomos de carbono presentes en su estructura molecular, a saber: fenoles simples y benzoquinonas (6 átomos de carbono); ácidos fenólicos (7 átomos de carbono); acetofenonas y ácidos fenilacéticos (8 átomos de carbono); ácidos hidroxicinámicos, fenilpropanos, cumarinas, isocumarinas y cromonas (9 átomos de carbono); naftoquinonas (10 átomos de carbono); xantonas (13 átomos de carbono); estilbenos y antroquinonas (14 átomos de carbono); flavonoides e isoflavonoides (15 átomos de carbono); lignanos y neolignanos (18 átomos de carbono); biflavonoides (30 átomos de

carbono); y ligninas, catecol-melaninas y flavolanos o taninos condensados ( $n$  átomos de carbono).

### 2.3.1.- Flavonoides y Ácidos Hidroxicinámicos

De la diversidad de compuestos fenólicos vegetales, los flavonoides (C<sub>6</sub>-C<sub>3</sub>-C<sub>6</sub>) son los que presentan una distribución mayor dentro del reino vegetal (Markham, 1982) y algunas clases de ellos se encuentran sólo en grupos particulares de plantas (Schijlen *et al.* 2006). Los flavonoides son compuestos que presentan dos anillos aromáticos, el anillo A y el anillo B unidos entre sí por un anillo heterocíclico, llamado anillo C (figura 1).

Existen varios tipos de flavonoides, los cuales se diferencian entre sí por el grado de oxidación presente en el anillo heterocíclico C, los más ampliamente distribuidos son las antocianinas, los flavonoles, las flavonas, las flavanonas y las isoflavanonas (Almaraz-Abarca, 2000).

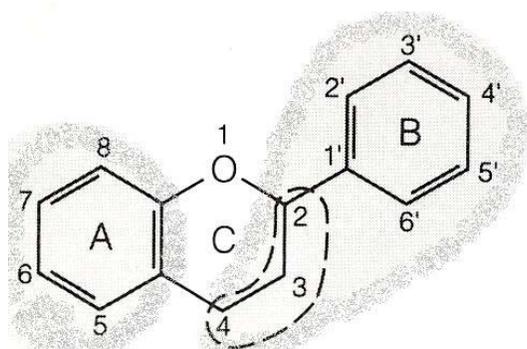


Figura 1.- Estructura básica de los flavonoides

Los flavonoides llevan a cabo funciones muy importantes en diversos procesos fisiológicos y en el establecimiento de las diferentes relaciones ecológicas, principalmente de defensa, de las plantas. Esta amplia gama de funciones es el

resultado de su diversidad química estructural y de la variedad de sustituciones de grupos funcionales (Anzellotti e Ibrahim, 2004).

### **2.3.1.1.- Antocianinas**

Este es un grupo de compuestos ampliamente distribuido entre las diferentes especies de plantas. Son compuestos conspicuos porque son coloridos, responsables del color rojo, rosa, púrpura y azul de flores, frutos y semillas. Se considera que las antocianinas actúan como atrayentes de polinizadores y de dispersores de semillas debido precisamente a la coloración que dan a las flores y frutos (Taiz y Zeiger, 1991). Las antocianinas se encuentran comúnmente como 3-monosidos, 3-biosidos y 3-triosidos, así como 3,5-diglicósidos y más raramente 3,7-diglicósidos. Los azúcares asociados más comunes son la glucosa, galactosa, ramnosa, arabinosa y la xylosa (Strack y Wray, 1994).

### **2.3.1.2.- Flavonoles**

Los flavonoles representan un grupo de flavonoides generalmente incoloros, que se encuentran con mayor frecuencia en las flores, actuando como copigmentos de las antocianinas, aunque también están presentes en las hojas de todas las plantas verdes (Harborn y Turner 1984). Absorben a longitudes de onda corta, en la región del ultravioleta, lo que los hace imperceptibles al ojo humano, pero no al de los insectos que ven dentro del intervalo ultravioleta del espectro de radiación. Por esta razón también se les considera como atrayentes de polinizadores y dispersores de semillas (Taiz y Zeiger, 1991). Kliebenstein (2004) menciona que según Fiscus *et al.* (1999) y Britt (2003), los flavonoles tienen relación directa con la protección de las plantas haciéndolas resistentes al daño por los rayos UV-B. Este tipo de flavonoides presentan relevantes actividades biológicas, entre otras como sustancias antioxidantes (Campos, 1997; Almaraz-Abarca *et al.*, 2004).

### 2.3.1.3.- Flavonas

Las flavonas poseen características similares a las de los flavonoles, la diferencia entre ellos radica en la ausencia en éstas, de un grupo hidroxilo en la posición 3, el cual está presente en los flavonoles (figura 2). Las flavonas son flavonoides que tienen máximos de absorción en la región ultravioleta del espectro de radiación y a las que se les reconocen papeles importantes como mecanismos de defensa de las plantas contra el ataque de herbívoros (Echeverri *et al.*, 1991; Almaraz-Abarca *et al.*, 1998; Hadacek, 2002) y patógenos (Ryals *et al.*, 1994).

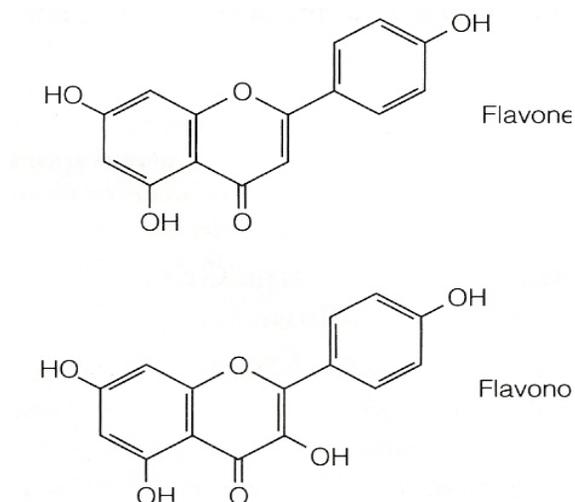


Figura 2.- Estructura química de flavonas y flavonoles

### 2.3.1.4.- Flavanonas

. Las flavanonas son un tipo de flavonoides que carecen de un doble enlace en el anillo C. Su distribución dentro del reino vegetal es más restringida que la de las antocianinas, flavonoles y flavonas. Las flavanonas y las chalconas son interconvertibles entre sí, de ahí que no es raro encontrarlas juntas, aunque esporádicamente las flavanonas se presentan en las plantas sin su chalcona análoga (Harborn y Turner, 1984).

### 2.3.1.5.- Isoflavonoides

Este tipo de flavonoides se caracteriza por tener el anillo aromático B en la posición dos (figura 3). Está formado, entre otros, por las isoflavonas y las isoflavanonas, derivados respectivamente de las flavonas y las flavanonas. La distribución que presenta este grupo en el reino vegetal es muy limitada, casi son exclusivos de la familia Leguminosae (Dewick, 1994).

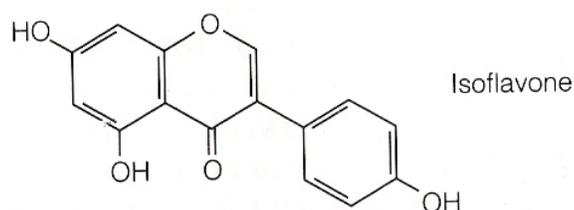


Figura 3.- Estructura química de las isoflavonas

### 2.3.1.6.- Ácidos Hidroxicinámicos

Los ácidos hidroxicinámicos son compuestos fenólicos más sencillos que los flavonoides. Su fórmula química condensada es C6-C3. Son ejemplos de éstos ácidos el caféico y el ferúlico. Junto con los flavonoides, estos compuestos son los fenoles que más comúnmente se encuentran en el polen de las plantas. El perfil de ambos en el esporofito tiene una tendencia especie-específica, por lo que se les considera como una herramienta taxonómica importante (Campos, 1997; Almaraz-Abarca *et al.*, 2004).

### 2.3.2.- Importancia taxonómica de los perfiles fenólicos

De acuerdo a Markhan (1989) los flavonoides son compuestos útiles para estudios quimiotaxonómicos debido a que su distribución es prácticamente global dentro del reino vegetal, pero con patrones o perfiles que tienden a ser especie-específicos; por ser sustancias relativamente fáciles de analizar, por ser compuestos químicos relativamente estables y; por ser sustancias cuya biosíntesis y acumulación son prácticamente independientes de influencias ambientales; esta última característica es de fundamental importancia para las comparaciones con fines taxonómicos.

La importancia taxonómica de los perfiles de flavonoides a nivel de familia se ha considerado más bien limitada por la amplia distribución de estos compuestos en todo el reino vegetal. Sin embargo, son muchas las familias que han sido revisadas con un interés quimiotaxonómico, entre ellas están la familia de las palmas (Williams *et al.*, 1973) y las familias Araliaceae, Umbeliferaceae y Rhizophoraceae del orden Cornales (Bate-Smith *et al.*, 1975).

En contraste, los perfiles de flavonoides se reconocen como caracteres taxonómicos valiosos a nivel genérico y específico. Algunos de los muchos estudios al respecto son los de Reid y Bohm (1994) con cuatro especies del género *Cassinia*; el de Abdala y Seeligmann (1995) a nivel de especie con *Tagetes zipaquirensis*; el de Del Pero *et al.* (1997) con 59 especies del género *Ilex* y; el de Almaraz-Abarca *et al.* (2006) con tres especies del género *Pinus*. En todos esos estudios los perfiles de

Los estudios quimiotaxonómicos y fitoquímicos enfocados a determinar la composición fenólica de los elementos de la familia Cactaceae son escasos. Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1978) citan varios autores que encontraron diferentes flavonoides en algunos géneros de cactáceas. *Echinocereus*, *Cephalocereus* y *Echinocactus* son algunos de los géneros de ésta familia que han sido estudiados por su composición de flavonoides, para el establecimiento de relaciones filogenéticas en el primero de los casos; para determinar el perfil específico en el

segundo, en el cual se encontraron dos flavonoides previamente no reportados; y para establecer el estatus de dos taxa infragenéricos en el tercero (Miller 1988 citado por Cota 1991, Liu *et al.*, 1993 y Chamberland, 1997). En todos esos estudios, la composición de flavonoides se determinó en tejidos somáticos, esto implicó el uso de métodos destructivos de las plantas y dado el nivel de riesgo en el que se encuentran muchas de las especies de la familia Cactaceae, sería deseable contar con métodos no destructivos de estudios fitoquímicos. Los perfiles fenólicos del polen tienen una tendencia especie-específica (Campos, 1997; Almaraz-Abarca *et al.*, 2004) y no implican métodos destructivos, por lo que podrían representar una alternativa en estudios quimiotaxonómicos de grupos de plantas que, como la Cactaceae, deben tener protección especial.

### **2.3.3.- Compuestos Fenólicos del Polen**

El polen de las flores es considerado un sitio importante de acumulación de flavonoides glicósidos (Wiermann y Vietch, 1983) y de ácidos hidroxicinámicos (Campos *et al.*, 1996). Aunque la presencia de flavonoides glicósidos es la más común, también se han encontrado raramente los flavonoles agliconas, como en el polen de *Eucalyptus globulus* (Campos, 1997).

Dentro de los flavonoides, los tipos que se han encontrado más comúnmente en el polen son los flavonoles 3-di y 3-triglicósidos (Styles y Ceska, 1981), predominando el tipo de enlace glicosídico 1'→ 2' entre los azúcares de los flavonoles 3-O-diglicósidos, el cual se considera exclusivo de los flavonoides del polen pues no se ha encontrado en los tejidos somáticos (Vogt y Taylor, 1995). Otros tipos de flavonoides encontrados en el polen en menor cantidad son las flavonas y las chalconas.

Los flavonoles que se encuentran más frecuentemente en el polen son los derivados de quercetina, isoramnetina y canferol (Campos, 1997; Almaraz-Abarca *et al.*, 2004; Almaraz-Abarca *et al.*, 2007). Los derivados de herbacetina han sido encontrados en

menor número de especies (Markham *et al.*, 1997). Entre las flavonas más comunes se hallan los derivados de apigenina, luteolina y tricetina (Campos 1997).

La tendencia especie-específica y por lo tanto la importancia taxonómica de los perfiles fenólicos del polen ha sido reportada por Campos (1997) para especies como *Eucalyptus globulus*, *Salix atrocinernea*, *Ranunculus sardus* y *Cistus ladanifer*, entre otras y por Almaraz-Abarca *et al.* (2004), quienes manifiestan la relevancia de los perfiles fenólicos del polen para determinar el origen botánico de especies vegetales de importancia apícola, como *Zea mays*, *Amaranthus hybridus* y *Bidens odorata*, entre otras.

Los perfiles fenólicos del polen además de ser herramientas valiosas para la determinación del origen botánico del polen de abeja (Almaraz-Abarca *et al.*, 2004) han sido propuestos como indicadores del control de calidad de este producto apícola y de la miel con relación a su procedencia botánica (Serra *et al.*, 2001).

Hasta donde fue posible investigar para la realización de este trabajo, no se encontraron reportes sobre la validez taxonómica de los perfiles del polen para elemento alguno de la familia Cactaceae.

### III.- JUSTIFICACIÓN

Los perfiles fenólicos del polen, por tener una tendencia especie-específica, se han propuesto como caracteres químicos alternativos a los morfológicos, con valor taxonómico a nivel específico en un número considerable de especies vegetales. Por tal motivo, se considera importante estimar su validez, en ese sentido, en las especies *Mammillaria heyderi sensu lato*, *Stenocactus multicostatus* subs. *zacatecasensis*, *Echinocereus enneacanthus* subsp. *enneacanthus*, *Echinocereus pectinatus* subs. *pectinatus*, de la familia Cactaceae, en los cuales existe controversia taxonómica importante a nivel de delimitación de taxa y de ubicación de los mismos en un sistema de clasificación. La determinación de la composición fenólica del polen contribuiría a profundizar en el conocimiento de la familia con respecto a los tipos de compuestos fenólicos presentes en ella. Es importante señalar que el análisis de los perfiles fenólicos del polen no representa un método destructivo de la planta, aspecto relevante cuando las especies vegetales a analizar están bajo algún estatus de peligro.

#### IV.- OBJETIVO

Determinar los perfiles fenólicos del polen de *Mammillaria heyderi sensu lato*, *Stenocactus multicostatus* subsp. *zacatecasensis*, *Echinocereus enneacanthus* subsp. *enneacanthus* y *Echinocereus pectinatus* subsp. *pectinatus*, de los Municipios de Durango, Mapimí y Cuencamé para establecer su especificidad, su variabilidad intra e inter-poblacional y su valor taxonómico a nivel genérico y específico.

## V.- MATERIALES Y MÉTODOS

### 5.1.- Obtención de muestras

Se estudió la composición de flavonoides del polen de un total de 45 individuos, de los cuales 8 se identificaron, con base en sus características morfológicas, como *Echinocereus pectinatus* subsp. *pectinatus*; 11 como *Echinocereus enneacanthus* subsp. *enneacanthus*; 14 como *Stenocactus multicostatus* subsp. *zacatecasensis* y 12 como *Mammillaria heyderi sensu lato*.

Las muestras de polen se obtuvieron de individuos colectados en diferentes municipios del Estado de Durango. De cada localidad se registró información sobre las condiciones ambientales en las que se desarrolla cada taxon (Cuadro 1).

La composición de flavonoides del polen se interpretó considerando las identificaciones realizadas previamente, con base en caracteres morfológicos de cada individuo.

En los casos en que la abundancia de individuos se consideró suficiente, se colectaron ejemplares de referencia que se mantienen vivos en el laboratorio de biotecnología del CIIDIR. En todos los casos se tomaron fotografías de los individuos de los cuales se colectaron flores para obtener el polen. Las fotografías se depositaron en el Herbario CIIDIR. Las flores de donde se obtuvo el polen fueron herborizadas (figura 4) y depositadas en el mismo Herbario CIIDIR como ejemplares de referencia.

Cuadro 1. Localidad y características de las zonas de muestreo de las especies analizadas

No. de Ref.	Identificación Morfológica	Latitud N	Longitud O	Altitud (m)	Localidad	Descripción	Fecha
559	<i>Stenocactus multicostatus</i> subsp. <i>zacatecasensis</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	13-03-05
560	<i>Stenocactus multicostatus</i> subsp. <i>zacatecasensis</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	13-03-05
561	<i>Stenocactus multicostatus</i> subsp. <i>zacatecasensis</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	13-03-05
562	<i>Stenocactus multicostatus</i> subsp. <i>zacatecasensis</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	13-03-05
563	<i>Stenocactus multicostatus</i> subsp. <i>zacatecasensis</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	13-03-05
564	<i>Stenocactus multicostatus</i> subsp. <i>zacatecasensis</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	13-03-05
565	<i>Stenocactus multicostatus</i> subsp. <i>zacatecasensis</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	13-03-05
566	<i>Stenocactus multicostatus</i> subsp. <i>zacatecasensis</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	13-03-05
568	<i>Stenocactus multicostatus</i> subsp. <i>zacatecasensis</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	13-03-05
569	<i>Stenocactus multicostatus</i> subsp. <i>zacatecasensis</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	13-03-05

Continuación cuadro 1.

571	<i>Stenocactus multicostatus subsp. zacatecasensis</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	13-03-05
572	<i>Stenocactus multicostatus subsp. zacatecasensis</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	13-03-05
573	<i>Stenocactus multicostatus subsp. zacatecasensis</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	13-03-05
574	<i>Stenocactus multicostatus subsp. zacatecasensis</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	13-03-05
567	<i>Mammillaria heyderi sensu lato</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	13-03-05
576	<i>Mammillaria heyderi sensu lato</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	17-03-05
577	<i>Mammillaria heyderi sensu lato</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	17-03-05
578	<i>Mammillaria heyderi sensu lato</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	17-03-05
579	<i>Mammillaria heyderi sensu lato</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	17-03-05
580	<i>Mammillaria heyderi sensu lato</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	17-03-05

Continuación Cuadro 1.

581	<i>Mammillaria heyderi sensu lato</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	17-03-05
582	<i>Mammillaria heyderi sensu lato</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	17-03-05
583	<i>Mammillaria heyderi sensu lato</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	17-03-05
584	<i>Mammillaria heyderi sensu lato</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	17-03-05
585	<i>Mammillaria heyderi sensu lato</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	17-03-05
586	<i>Mammillaria heyderi sensu lato</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	17-03-05
630	<i>Echinocereus pectinatus subsp. pectinatus</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	8-04-05
631	<i>Echinocereus pectinatus subsp. pectinatus</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	8-04-05
632	<i>Echinocereus pectinatus subsp. pectinatus</i>	24°07'16.5"	104°45'00.1"	1969	Cañón las Huertas, San Vicente Chupaderos, Durango.	Bosque de encino y pastizal	8-04-05
634	<i>Echinocereus pectinatus subsp. pectinatus</i>	24°05'00"	104°40'30"	1940	Durango-Parral km. 1.7	Bosque bajo espinoso	8-04-05

Continuación cuadro 1.

635	<i>Echinocereus pectinatus</i> subsp. <i>pectinatus</i>	24°05'00"	104°40'30"	1940	Carretera Durango-Parral km. 1.7	Bosque bajo espinoso	8-04-05
636	<i>Echinocereus pectinatus</i> subsp. <i>pectinatus</i>	24°05'00"	104°40'30"	1940	Carretera Durango-Parral km. 1.7	Bosque bajo espinoso	8-04-05
637	<i>Echinocereus pectinatus</i> subsp. <i>pectinatus</i>	24°05'00"	104°40'30"	1940	Carretera Durango-Parral km. 1.7	Bosque bajo espinoso	8-04-05
658	<i>Echinocereus pectinatus</i> subsp. <i>pectinatus</i>	25°01'19.6	103°35'44.5"	1550	Cuencamé, Durango	Matorral Xerofilo	25-04-05
609	<i>Echinocereus enneacanthus</i> subsp. <i>enneacanthus</i>	25°01'19.6	103°35'44.5"	1550	Cuencamé, Durango	Matorral Xerofilo	18-03-05
610	<i>Echinocereus enneacanthus</i> subsp. <i>enneacanthus</i>	25°01'19.6	103°35'44.5"	1550	Cuencamé, Durango	Matorral Xerofilo	18-03-05
611	<i>Echinocereus enneacanthus</i> subsp. <i>enneacanthus</i>	25°01'19.6	103°35'44.5"	1550	Cuencamé, Durango	Matorral Xerofilo	18-03-05
612	<i>Echinocereus enneacanthus</i> subsp. <i>enneacanthus</i>	25°01'19.6	103°35'44.5"	1550	Cuencamé, Durango	Matorral Xerofilo	18-03-05
638	<i>Echinocereus enneacanthus</i> subsp. <i>enneacanthus</i>	26°41'17.7"	103°44'50.5"	1160	Reserva de la Biosfera de Mapimí	Matorral Xerofilo	9-04-05
639	<i>Echinocereus enneacanthus</i> subsp. <i>enneacanthus</i>	26°41'17.7"	103°44'50.5"	1160	Reserva de la Biosfera de Mapimí	Matorral Xerofilo	9-04-05
641	<i>Echinocereus enneacanthus</i> subsp. <i>enneacanthus</i>	26°41'17.7"	103°44'50.5"	1160	Reserva de la Biosfera de Mapimí	Matorral Xerofilo	9-04-05

## Continuación cuadro 1

643	<i>Echinocereus enneacanthus</i> subsp. <i>enneacanthus</i>	26°42'06.1"	103°38'04.5"	1150	Reserva de la Biosfera de Mapimí	Matorral Xerofilo	9-04-05
644	<i>Echinocereus enneacanthus</i> subsp. <i>enneacanthus</i>	26°41'17.7"	103°44'50.5"	1160	Reserva de la Biosfera de Mapimí	Matorral Xerofilo	9-04-05
645	<i>Echinocereus enneacanthus</i> subsp. <i>enneacanthus</i>	26°41'17.7"	103°44'50.5"	1160	Reserva de la Biosfera de Mapimí	Matorral Xerofilo	9-04-05
646	<i>Echinocereus enneacanthus</i> subsp. <i>enneacanthus</i>	26°41'17.7"	103°44'50.5"	1160	Reserva de la Biosfera de Mapimí	Matorral Xerofilo	9-04-05

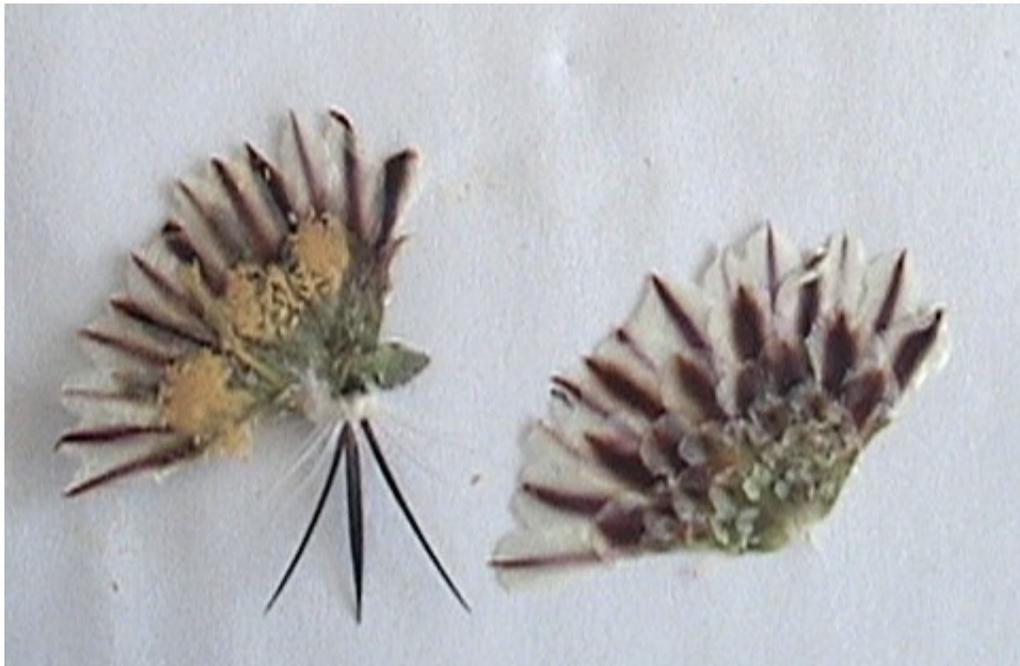


Figura 4. Flores herborizadas de *Stenocactus multicostatus* subsp. *zacatecasensis*

## **5.2.- Preparación de Extractos Fenólicos de Polen**

Las muestras de polen se obtuvieron de las anteras de las flores colectadas. Se almacenaron de manera individual en desecador con silica y en obscuridad hasta su uso.

Se prepararon extractos etanólicos de cada una de las muestras de polen, de acuerdo a lo descrito por Campos (1997). De manera individual, se tomaron 10 mg de polen y se resuspendieron en 1 ml de una solución de etanol al 50% (V/v). Las suspensiones resultantes se sonicaron durante una hora y se centrifugaron a 6000 rpm durante 5 minutos a temperatura ambiente. Los sobrenadantes constituyeron los extractos fenólicos crudos. Veinte microlitros de cada extracto fueron utilizados directamente para su análisis en Cromatografía Líquida de Alta Resolución/Detector de Arreglo de Diodos (HPLC/DAD).

### **5.2.1.- Obtención de los Perfiles Fenólicos**

Los perfiles fenólicos del polen se obtuvieron con un equipo de HPLC marca Gilson modelo 305. La columna utilizada fue Waters Spherisorb S50D52 (4.6X250 mm). Los análisis se realizaron de acuerdo a Campos (1997) en la condición de gradiente, con agua acidificada (pH 2.6) como solvente A y acetonitrilo como solvente B. La velocidad de flujo fue de 0.8 ml/min y el tiempo de análisis fue de 60 minutos. Los cromatogramas estándar se registraron a  $\lambda_{\max}$  260 y 340 nm. Los datos espectrales para cada pico se registraron en el intervalo de 220-400 nm, usando un detector de arreglo de diodos Gilson 170. El perfil fenólico de cada muestra individual estuvo constituido por todos los compuestos resueltos en el respectivo cromatograma de HPLC. Cada compuesto fue considerado como un carácter químico presente.

### **5.2.2.- Identificación de los Tipos de Fenoles**

La identificación de los tipos de fenoles se hizo con base en los espectros UV obtenidos simultáneamente con los cromatogramas en el sistema HPLC/DAD, interpretando los espectros de acuerdo a lo descrito por Mabry *et al.* (1970) y Campos y Markham (2007).

### **5.2.3.- Análisis fenético**

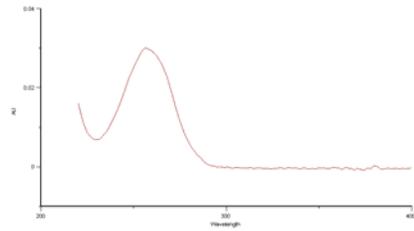
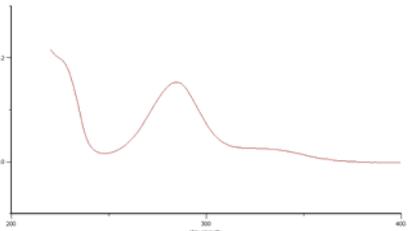
Con los datos obtenidos de los compuestos presentes en cada muestra se elaboró una matriz de presencia (1)/ausencia (0). Estos resultados se sometieron a un análisis de similitud en el Software NTSYSpc (versión 2.02j) utilizando el coeficiente de Jacard para datos doble estado.

## VI.- RESULTADOS

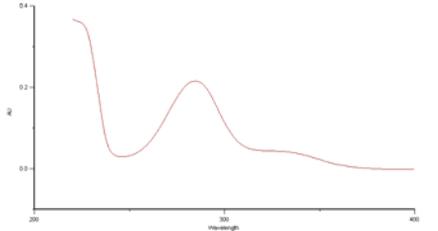
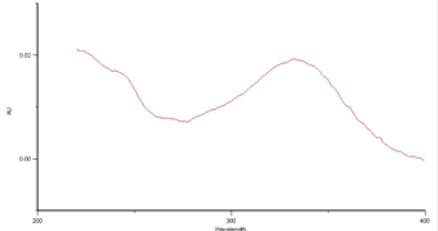
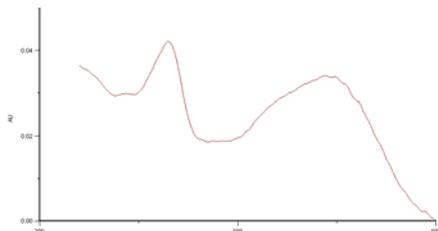
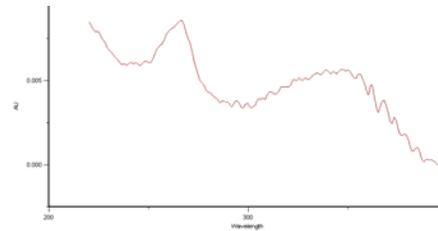
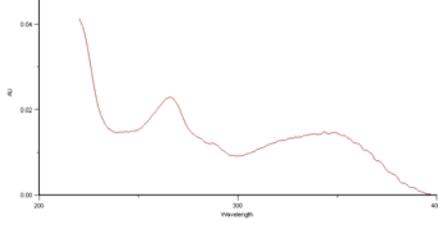
### 6.1.- Análisis fitoquímico

Se determinaron las composiciones fenólicas del polen de las cuatro especies estudiadas. A partir de los cromatogramas individuales obtenidos en el sistema de HPLC/DAD, se identificó un total de 48 compuestos diferentes. Cada compuesto se numeró desde 1 hasta 48. La identificación de cada uno de los 48 compuestos estuvo basada en los tiempos de retención y en las características espectrales proporcionadas por el detector de arreglo de diodos del mismo sistema de HPLC/DAD de acuerdo a lo descrito por Mabry *et al.* (1970) y Campos y Markham (2007). El espectro de absorción UV de cada compuesto se presenta en la Cuadro 2.

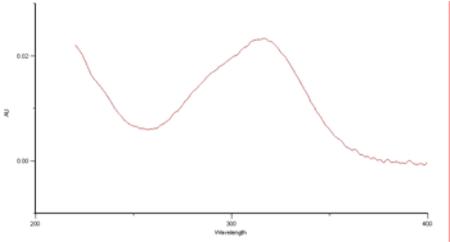
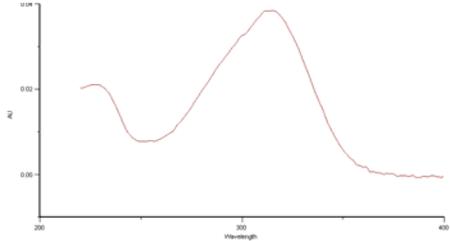
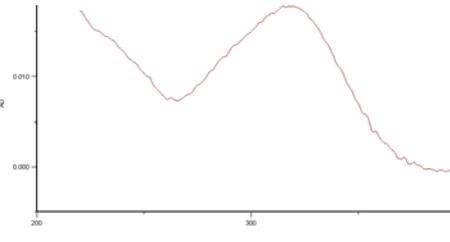
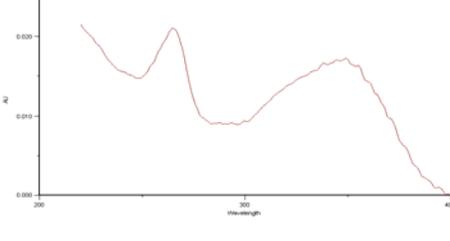
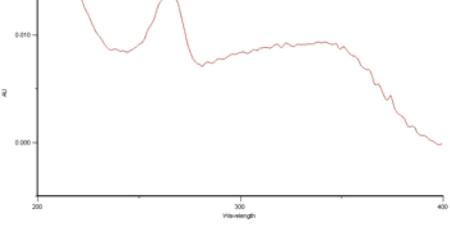
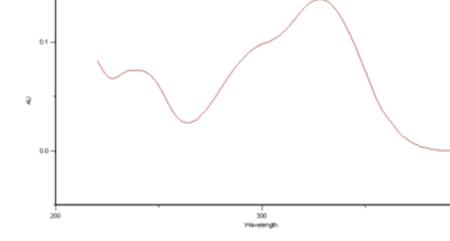
Cuadro 2. Descripción espectrométrica de cada uno de los compuestos fenólicos encontrados en el polen de los taxa analizados.

Número de compuesto	Tiempo de Retención (min.) X ± DS	Identificación Química del Compuesto	Espectro del compuesto
1	13.66 ± 0.000	No identificado	
2	25.70 ± 0.000	No identificado	

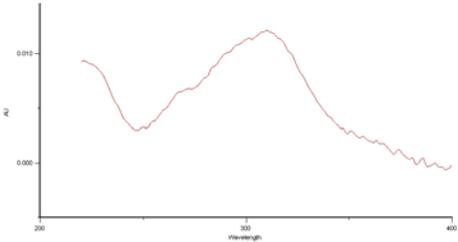
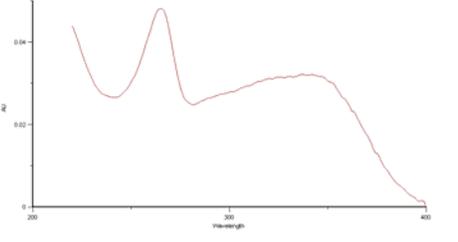
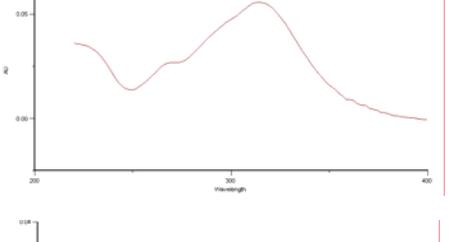
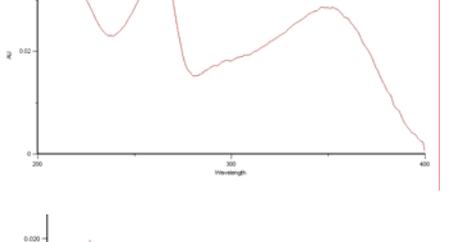
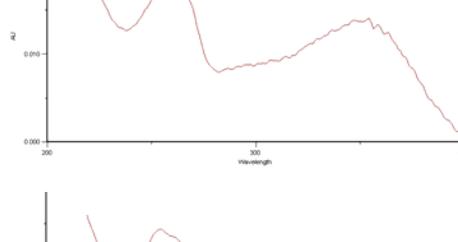
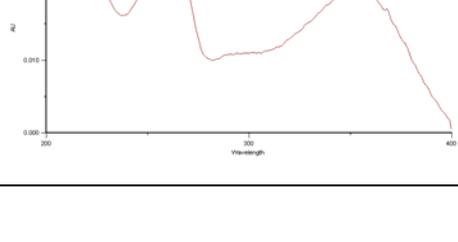
## Continuación Cuadro 2.

3	$29.94 \pm 0.015$	No identificado	
4	$30.63 \pm 0.00$	No identificado	
5	$32.21 \pm 0.015$	3-O-Glicosilcanferol 7-O-sustituido	
6	$32.50 \pm 0.018$	3-O-Glicosilcanferol	
7	$32.56 \pm 0.033$	3-O-Glicosilcanferol 7-O-sustituido	

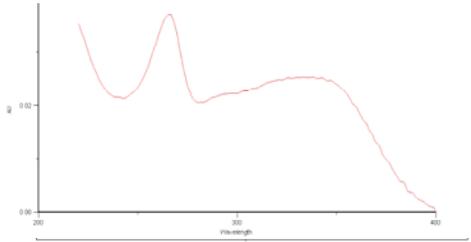
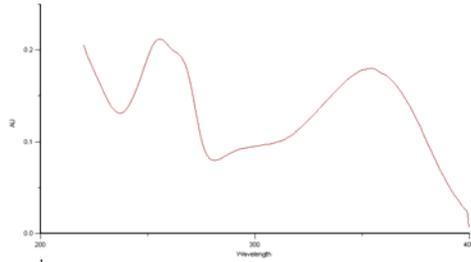
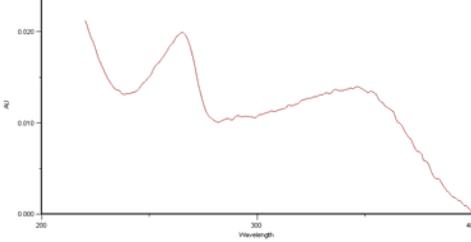
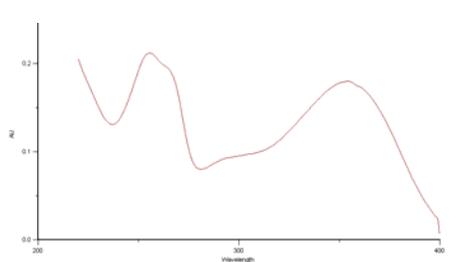
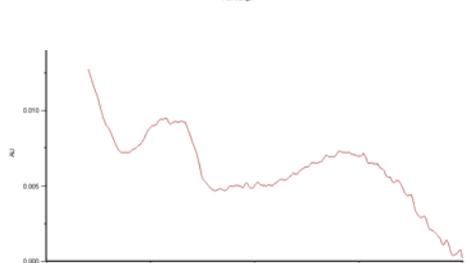
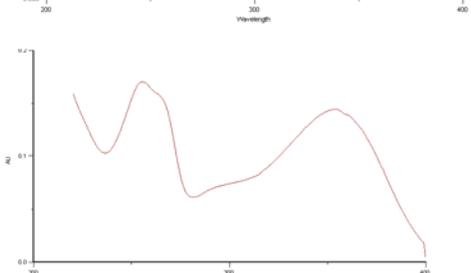
## Continuación cuadro 2

8	$32.68 \pm 0.000$	No identificado	
9	$32.98 \pm 0.009$	Ácido fenólico	
10	$33.09 \pm 0.048$	Ácido fenólico	
11	$33.98 \pm 0.00$	3-O-Glicosilcanferol	
12	$34.16 \pm 0.016$	3-O-Glicosilherbacetina	
13	$34.51 \pm 0.0125$	Ácido fenólico	

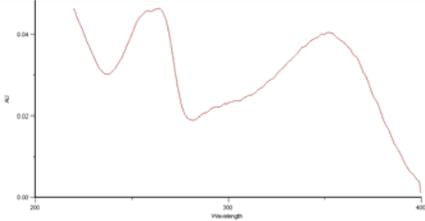
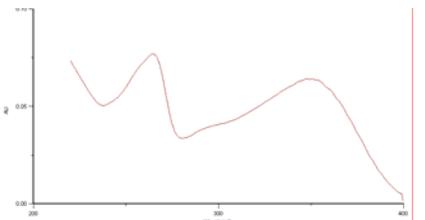
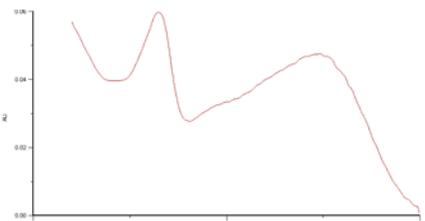
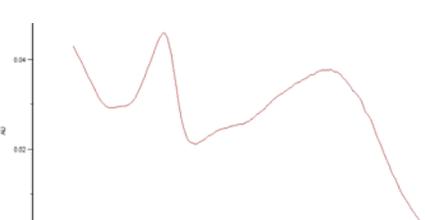
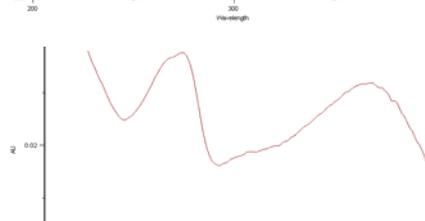
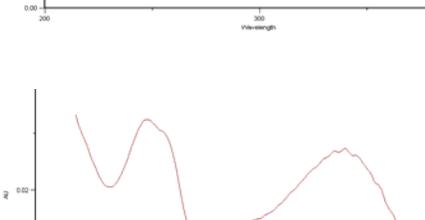
Continuación cuadro 2.

14	$35.77 \pm 0.000$	Ácido fenólico	
15	$36.35 \pm 0.039$	3-O-glicosilherbacetina	
16	$36.38 \pm 0.00$	Acido fenólico	
17	$36.53 \pm 0.000$	3-O-Glicosilcanferol	
18	$36.81 \pm 0.034$	No identificado	
19	$37.29 \pm 0.063$	3-O-Glicosilquercetina	

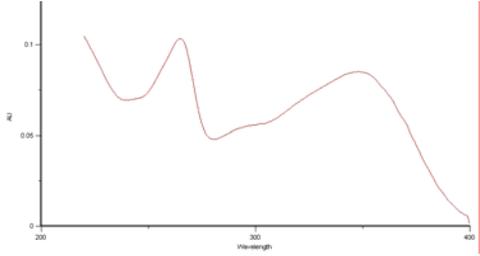
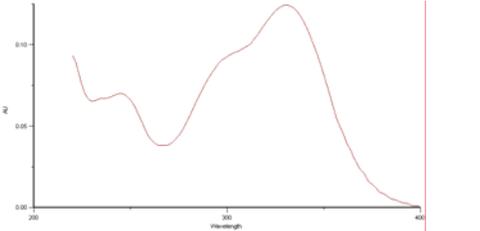
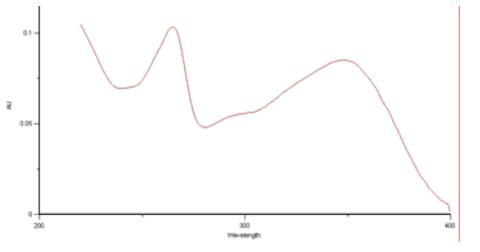
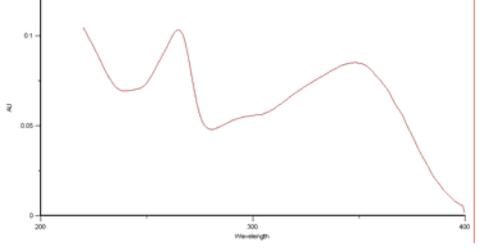
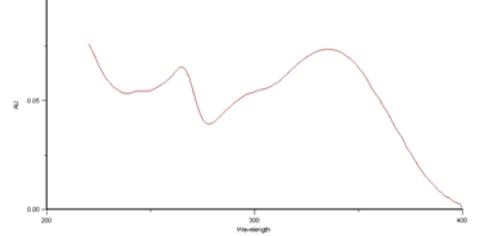
Continuación cuadro 2.

20	$37.53 \pm 0.026$	3-O-Glicosilherbacetina	
21	$37.72 \pm 0.00$	3-O-Glicosilquercetina	
22	$37.76 \pm 0.000$	3-O-Glicosilherbacetina	
23	$37.81 \pm 0.062$	3-O-glicosilquercetina	
24	$37.80 \pm 0.023$	No identificado	
25	$37.86 \pm 0.040$	3-O-glicosilquercetina	

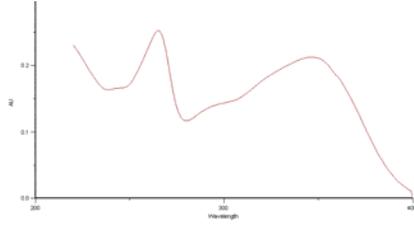
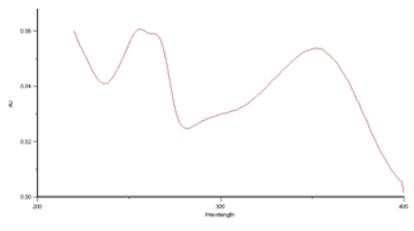
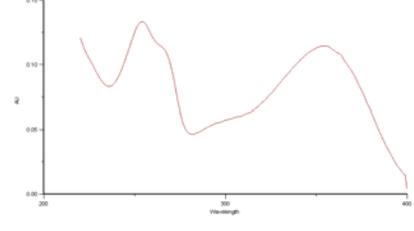
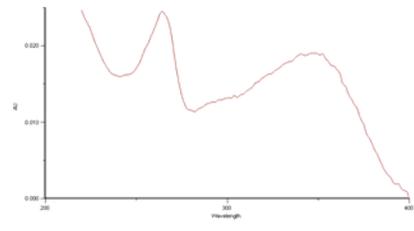
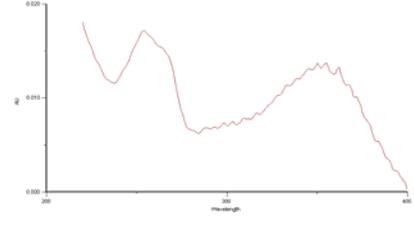
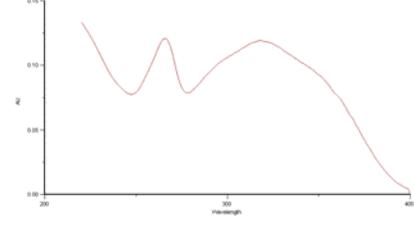
Continuación cuadro 2.

26	$38.15 \pm 0.000$	No identificado	
27	$38.21 \pm 0.029$	3-O-Glicosilcanferol	
28	$38.22 \pm 0.000$	3-O-Glicosilcanferol	
29	$38.89 \pm 0.111$	3-O-Glicosilcanferol	
30	$38.91 \pm 0.052$	No identificado	
31	$38.93 \pm 0.053$	3-O-Glicosilquercetina	

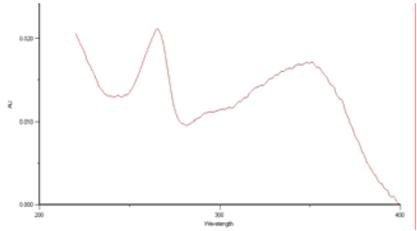
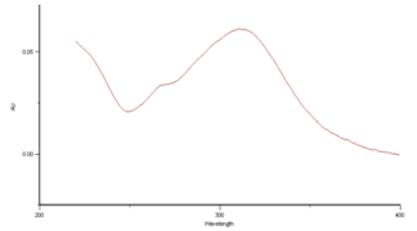
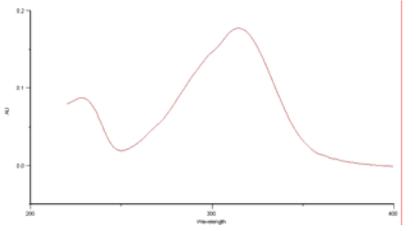
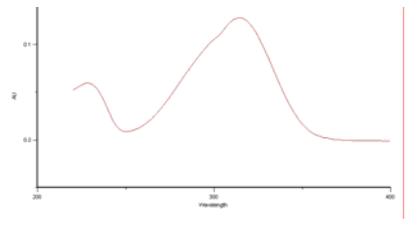
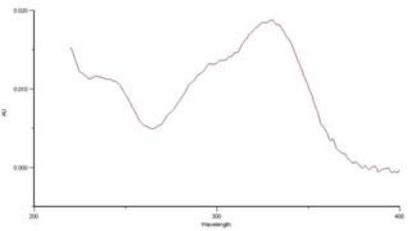
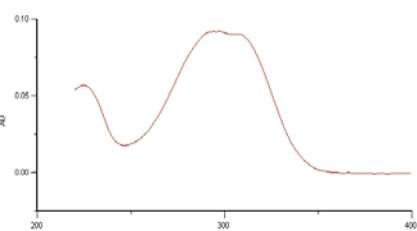
Continuación Cuadro 2.

32	$39.09 \pm 0.056$	3-O-glicosilcanferol	
33	$39.10 \pm 0.000$	Acido fenólico	
34	$39.13 \pm 0.03$	3-O-Glicosilcanferol	
35	$39.26 \pm 0.042$	3-O-Glicosilcanferol	
36	$39.40 \pm 0.028$	No identificado	

## Continuación Cuadro 2.

37	$39.95 \pm 0.063$	3-O-Glicosilcanferol	
38	$40.14 \pm 0.038$	No identificado	
39	$40.42 \pm 0.064$	Quercetina metilada (isoramnetina)	
40	$41.15 \pm 0.051$	3-O-Glicosilcanferol	
41	$41.57 \pm 0.012$	3-O-Glicosilquercetina	
42	$42.52 \pm 0.020$	3-O-Glicosilcanferol C8 sustituido	

Continuación Cuadro 2.

43	$42.53 \pm 0.060$	3-O-Glicosilcanferol	
44	$42.54 \pm 0.000$	Acido fenólico	
45	$43.11 \pm 0.104$	Acido fenólico	
46	$43.90 \pm 0.048$	Acido fenólico	
47	$44.15 \pm 0.026$	Acido fenólico	
48	$53.31 \pm 0.061$	Acido fenólico	

## 6.2.- Análisis taxonómico

La composición fenólica del polen de cada uno de los individuos identificados, con una base morfológica, como *Echinocereus enneacanthus* subsp. *enneacanthus* se observan en la Cuadro 3 y en el anexo de figuras en la figura 5; los de *Echinocereus pectinatus* subsp. *pectinatus* en la Cuadro 4 y en el anexo de figuras en la figura 6; los de *Stenocactus multcostatus* subsp. *zacatecasensis* se muestran en la Cuadro 5 y en el anexo de figuras en la figura 7. Los correspondientes a los individuos identificados como *Mammillaria heyderi sensu lato* se presentan en la Cuadro 6 y en el anexo de figuras en la figura 9.

Cuadro 3. Composición fenólica del polen de cada uno de los 11 individuos identificados como *Echinocereus enneacanthus* subsp. *enneacanthus*

Número de compuesto	Compuesto	Tiempo de Retención (min) ( $\bar{x} \pm DS$ )*	<i>Echinocereus enneacanthus</i> subsp. <i>enneacanthus</i>										
			609	610	611	612	638	639	641	643	644	645	646
1	No identificado	13.66 ± 0.000	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
12	3-O-glicosilherbacetina	34.16 ± 0.016	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
17	3-O-glicosilcanferol	36.53 ± 0.000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
20	3-O-glicosilherbacetina	37.53 ± 0.026	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
23	3-O-glicosilquercetina	37.81 ± 0.062	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
27	3-O-glicosilcanferol	38.21 ± 0.029	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
31	3-O-glicosilquercetina	38.93 ± 0.053	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
37	3-O-glicosilcanferol	39.95 ± 0.063	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
40	3-O-glicosilcanferol	41.15 ± 0.051	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
43	3-O-glicosilcanferol	42.53 ± 0.060	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Número total de compuestos		10	6	6	6	6	6	6	6	7	8	7	8

\*Valores promedio con su desviación estandar; 1= Presencia; 0= Ausencia

Cuadro 4. Composición fenólica del polen de cada uno de los 8 individuos identificados como *Echinocereus pectinatus* subsp. *pectinatus*

Número de compuesto	Compuesto	Tiempo de Retención (min) ( $\bar{x} \pm DS$ )*	<i>Echinocereus pectinatus</i> subsp. <i>pectinatus</i>							
			630	631	632	634	635	636	637	658
2	No identificado	25.70 $\pm$ 0.000	0	0	0	0	1	1	0	0
3	No identificado	29.94 $\pm$ 0.015	0	0	0	0	1	1	1	1
4	No identificado	30.63 $\pm$ 0.000	0	0	0	0	1	1	0	0
5	3-O-glicosilcanferol 7-O-sustituido	32.21 $\pm$ 0.015	0	0	0	0	1	1	1	1
11	3-O-glicosilcanferol	33.98 $\pm$ 0.000	0	0	0	0	0	0	1	0
12	3-O-glicosilherbacetina	34.16 $\pm$ 0.016	1	1	1	1	0	0	0	1
14	Ácido fenólico	35.77 $\pm$ 0.000	1	1	1	1	0	0	0	1
15	3-O-glicosilherbacetina	36.35 $\pm$ 0.039	1	1	1	1	0	1	1	1
20	3-O-glicosilherbacetina	37.53 $\pm$ 0.026	1	1	1	1	0	0	1	1
21	3-O-glicosilquercetina	37.72 $\pm$ 0.000	0	0	0	0	0	0	1	0
23	3-O-glicosilquercetina	37.81 $\pm$ 0.062	0	0	0	0	1	1	1	0
27	3-O-glicosilcanferol	38.21 $\pm$ 0.029	1	1	1	1	1	0	1	1
31	3-O-glicosilquercetina	38.93 $\pm$ 0.053	0	0	0	0	0	0	1	1
32	3-O-glicosilcanferol	39.09 $\pm$ 0.056	0	0	0	0	1	1	0	0
37	3-O-glicosilcanferol	39.95 $\pm$ 0.063	1	1	1	1	1	1	1	1
40	3-O-glicosilcanferol	41.15 $\pm$ 0.051	1	1	1	1	1	1	1	1
43	3-O-glicosilcanferol	42.53 $\pm$ 0.060	1	1	1	1	1	1	1	1
Número total de compuestos		17	8	8	8	8	10	10	12	11

\*Valores promedio con su desviación estandar; 1= Presencia; 0= Ausencia

El 39.58% del total de los compuestos fenólicos encontrados corresponden al género *Echinocereus*, de ese porcentaje, el 37.04% pertenecen a la especie *E. enneacanthus* subsp. *enneacanthus* y el 62.96% a *E. pectinatus* subsp. *pectinatus*. Tanto *E. enneacanthus* subsp. *enneacanthus* como *E. pectinatus* subsp. *pectinatus* presentaron en sus perfiles fenólicos compuestos especie-específicos (10.52% y 16.66% respectivamente, del total de compuestos para el género *Echinocereus*).

Cuadro 5. Composición fenólica del polen de cada uno de los 14 individuos identificados como *Stenocactus multicosatus* subsp. *zacatecasensis*

Número de compuesto	Compuesto	Tiempo de Retención (min) ( $\bar{X} \pm DS$ )*	<i>Stenocactus multicosatus</i> subsp. <i>zacatecasensis</i>														
			559	560	561	562	563	564	565	566	568	569	571	572	573	574	
7	3-O-glicosilcanferol 7-O-sustituido	32.56 ± 0.033	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
15	3-O-glicosilherbacetina	36.35 ± 0.039	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	
16	Ácido fenólico	36.38 ± 0.000	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
19	3-O-glicosilquercetina	37.29 ± 0.063	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	
20	3-O-glicosilherbacetina	37.53 ± 0.026	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	
25	3-O-glicosilquercetina	37.86 ± 0.040	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
26	No identificado	38.15 ± 0.000	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
27	3-O-glicosilcanferol	38.21 ± 0.029	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
29	3-O-glicosilcanferol	38.89 ± 0.111	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
30	No identificado	38.91 ± 0.052	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	
31	3-O-glicosilquercetina	38.93 ± 0.053	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	
33	Ácido fenólico	39.10 ± 0.000	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
35	3-O-glicosilcanferol	39.26 ± 0.042	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	
36	Flavonoide no identificado	39.40 ± 0.028	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
37	3-O-glicosilcanferol	39.95 ± 0.063	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
40	3-O-glicosilcanferol	41.15 ± 0.051	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
42	3-O-glicosilcanferol C8 sustituido	42.52 ± 0.020	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	
43	3-O-glicosilcanferol	42.53 ± 0.060	1	1	1	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	
44	Ácido fenólico	42.54 ± 0.000	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
45	Ácido fenólico	43.11 ± 0.104	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	
46	Ácido fenólico	43.90 ± 0.048	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	
47	Ácido fenólico	44.15 ± 0.026	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	
48	Ácido fenólico	53.31 ± 0.061	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	
Número total de compuestos			23	10	9	10	11	11	9	9	10	10	11	10	13	10	13

\*Valores promedio con su desviación estandar; 1= Presencia; 0= Ausencia

El género *Stenocactus* presentó el 47.91% del total de compuestos fenólicos encontrados, de ese porcentaje, los compuestos que tuvieron presencia específica en *Stenocactus multicosatus* subsp. *zacatecasensis* representarán el 69.56%.

Cuadro 6. Composición fenólica del polen de cada uno de los 12 individuos identificados como *Mammillaria heyderi sensu lato*.

Número de compuesto	Compuesto	Tiempo de Retención (min) ( $\bar{x} \pm DS$ )*	<i>Mammillaria heyderi sensu lato</i>												
			567	576	577	578	579	580	581	582	583	584	585	586	
6	3-O-glicosilcanferol	32.50 ± 0.018	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	
8	No identificado	32.68 ± 0.000	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	
9	Ácido fenólico	32.98 ± 0.009	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	
10	Ácido fenólico	33.09 ± 0.048	0	1	0	1	1	1	1	0	0	1	1	1	
13	Ácido fenólico	34.51 ± 0.125	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
15	3-O-glicosilherbacetina	36.35 ± 0.039	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
18	No identificado	36.81 ± 0.034	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	
20	3-O-glicosilherbacetina	37.53 ± 0.026	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
22	3-O-glicosilherbacetina	37.76 ± 0.000	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	
24	No identificado	37.80 ± 0.023	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	
27	3-O-glicosilcanferol	38.21 ± 0.029	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
28	3-O-glicosilcanferol	38.22 ± 0.000	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
34	3-O-glicosilcanferol	39.13 ± 0.03	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	
37	3-O-glicosilcanferol	39.95 ± 0.063	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
38	No identificado	40.14 ± 0.038	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	
39	Quercetina metilada (isoramnetina)	40.42 ± 0.064	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
40	3-O-glicosilcanferol	41.15 ± 0.051	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
41	3-O-glicosilquercetina	41.57 ± 0.012	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	
43	3-O-glicosilcanferol	42.53 ± 0.060	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Número total de compuestos			19	11	14	12	12	15	16	16	15	14	16	15	18

\*Valores promedio con su desviación estandar; 1= Presencia; 0= Ausencia

El género *Mammillaria* tuvo una presencia de 39.58% del total de compuestos encontrados en este estudio, de ese porcentaje, el 68.42 % solo se encontro en ejemplares de ese género.

Para realizar el análisis fenético de cluster se elaboró una matriz de datos considerando la presencia/ausencia de cada uno de los 48 compuestos encontrados vs cada uno de los individuos analizados. La matriz se presenta en la Cuadro 7. La discriminación de taxa proporcionada por el análisis fenético de cluster (programa NTSYSpc versión 2.02j), basada en la composición de fenoles del polen de cada individuo, se muestra en la figura 9.



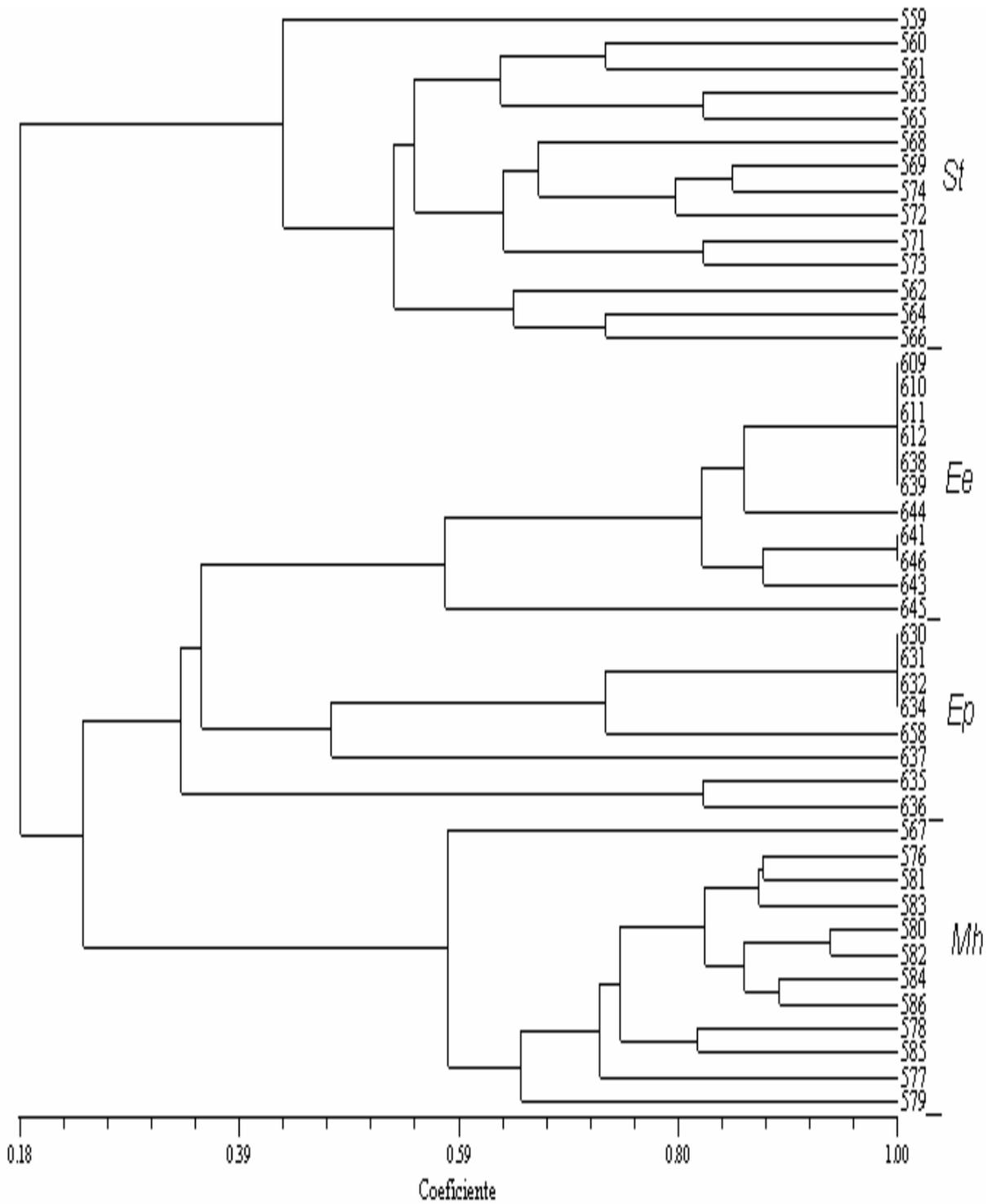


Figura 9. Discriminación de taxa de acuerdo al análisis fenético de cluster.

## VII.- ANÁLISIS DE RESULTADOS

### 7.1.- Análisis Fitoquímico

Las diferentes clases de flavonoides presentan espectros UV que son característicos a cada una de ellas. Uno de los primeros trabajos que sistematizaron la información sobre la relación de las características espectrales asociadas a cada clase o tipo de flavonoide es el de Mabry *et al.* (1970). Esos autores publicaron 325 figuras de espectros de absorción UV de diferentes compuestos flavonoides. De acuerdo a ellos y otros autores (Jurd, 1962; Grayer, 1989; Campos y Markham, 2007) el espectro UV de un compuesto flavonoide contiene información suficiente para diferenciar entre flavonas y flavonoles de flavanonas, dihidroflavonoles e isoflavonas, debido a que el espectro UV de los primeros presenta dos bandas, la banda I localizada entre los 300 y 380 nm y la banda II localizada a longitudes de onda más cortas, entre 240 y 280 nm; mientras que el espectro UV de los tres últimos presenta una sola banda, llamada banda II, entre 245 y 295 nm.

Las flavonas y los flavonoles se pueden distinguir entre sí porque la banda I del espectro de absorción de las primeras presenta un valor máximo de absorción entre 304 y 350 nm, mientras que la banda I de los flavonoles presenta un valor de máxima absorción entre 352 y 385 nm (Mabry *et al.*, 1970).

Los espectros UV también permiten diferenciar las isoflavonas de las flavanonas y dihidroflavonoles porque la banda II de las primeras presenta un valor de máxima absorción entre 245 y 270 nm, mientras que los segundos lo presentan entre 270 y 295 nm (Mabry *et al.*, 1978; Grayer, 1989).

Las diferencias entre flavonoides glicósidos y flavonoides agliconas también pueden apreciarse en los espectros de absorción UV de cada compuesto. Información sistematizada sobre la forma de esos espectros, considerando además de los máximos de absorción de las bandas I y II, el número y tipo de inflexiones, y la forma

general de los espectros de absorción para distinguir entre la condición de glicósido o aglicona de un flavonoide ha sido presentada por Campos y Markham (2006). Considerando lo anterior, se identificó un total de 48 compuestos fenólicos diferentes presentes en las cuatro especies de cactáceas analizadas.

Entre las clases de flavonoides que se encontraron en las especies analizadas, los flavonoles fueron los más abundantes, de ellos se identificaron 22 diferentes estructuras basadas en dos agliconas ampliamente distribuidas en el reino vegetal, que son el canferol y la quercetina. De entre estos últimos, 15 fueron los derivados glicósidos de canferol y 7 fueron derivados de quercetina. Además se identificaron 4 derivados glicósidos de herbacetina. Los 3-O-glicósidos fueron las estructuras dominantes entre esos flavonoles.

La quercetina y el canferol son compuestos a los que se les reconoce un espectro muy amplio de actividad biológica (Formica y Regelson, 1995; Campos, 1997; Rice-Evans, 1999), particularmente una alta capacidad para inhibir la peroxidación lipídica *in vitro* e *in vivo* (Almaraz-Abarca *et al.*, 2007). Estos dos compuestos son abundantemente encontrados en el polen apícola (Campos, 1997; Almaraz-Abarca *et al.*, 2004), el cual está formado generalmente por un número variable de cargas polínicas de diferente origen botánico. El polen de las cuatro especies de cactáceas analizadas en este estudio es rico en quercetina y canferol, por lo cual puede ser considerado como una fuente importante de sustancias antioxidantes, este hecho cobra relevancia porque en las zonas áridas y semiáridas y en los periodos de secas es común encontrar polen de cactáceas en el polen apícola que se usa para consumo humano.

Los flavonoides están presentes en el polen de muchas especies de angiospermas y gimnospermas y en las esporas de helechos y musgos (Ylstra *et al.*, 1992). En particular los flavonoles canferol y quercetina son fundamentales en especies como tabaco (Ylstra *et al.*, 1992), petunia y maíz (Mo *et al.*, 1992) para que el desarrollo y la germinación del tubo polínico ocurran. Sin embargo, en especies como

*Arabidopsis* no se ha encontrado una función semejante para estos dos flavonoles (Burbulis *et al.*, 1996). Dada la abundancia de derivados de canferol y quercetina en el polen de las especies de cactáceas estudiadas, se podría especular que esos flavonoles son también importantes para asegurar la fertilización en esos *taxa*.

Los derivados de ácidos fenólicos fueron más abundantes en el polen de *Stenocactus multicostatus subsp. zacatecasensis* (7 estructuras) (Cuadro 5). En *Mammillaria heyderi sensu lato* se presentaron tres estructuras derivadas de ácidos fenólicos (Cuadro 6), en *Echinocereus pectinatus subsp. pectinatus* solo una estructura y en *E. enneacanthus subsp. enneacanthus* no hubo presencia de este tipo de compuesto (Cuadros 4 y 3 respectivamente).

Los perfiles fenólicos del polen de las cuatro especies de cactáceas analizadas son relativamente complejos (23 componentes fenólicos, representando el 47.9% de *Stenocactus multicostatus subsp. zacatecasensis*; 10 en *Echinocereus enneacanthus subsp. enneacanthus*, representado por el 35.4%, de los cuales el 4.6% solo se presentó en esa especie; 17 en *E. pectinatus subsp. pectinatus*, representando el 35.4% de los que el 16.6% se presentaron solo en esa especie y 19 en *Mammillaria heyderi sensu lato*, representando el 39.58% y exclusivos solo de esta última especie fue el 27.08% del total de compuestos) si se comparan con lo reportado para el polen de *Zea mays*, en el que se encontraron seis compuestos fenólicos; el de *Bidens odorata*, tres compuestos (Almaraz-Abarca *et al.*, 2004); *Eucalyptus globulus*, siete; y *Erica australis*, dos (Campos, 1997). De las especies analizadas, el perfil fenólico más complejo lo presentó el polen de *Stenocactus multicostatus subs. zacatecasensis* (Cuadro 5), con 23 estructuras: un flavonoide no identificado, dos flavonoles no identificados, siete derivados de ácidos fenólicos y 13 flavonoles glicósidos de los cuales dos son derivados de herbacetina, tres de quercetina y ocho de canferol. El perfil más sencillo se encontró en *Echinocereus enneacanthus* (Cuadro 3), con 10 estructuras, dos derivados glicósidos de herbacetina, dos de quercetina, cuatro de canferol, un flavonoide no identificado y un

flavonol no identificado. En esta especie de cactus no se detectó la presencia de derivados de ácidos fenólicos en el polen.

## 7.2.- Análisis taxonómico

En los perfiles fenólicos individuales se puede observar la existencia de una variación natural intrapoblacional en todos los *taxa* analizados en este trabajo (Cuadros del 3 al 6), esto es, que existen individuos que en una misma población pueden expresar o no un compuesto dado dentro de un perfil tipo. Reportes de variación semejante han sido presentados para los fenoles foliares de *Aspalathus linearis* (van Heerden *et al.*, 2003) y para los de cinco especies de *Pinus* (Almaraz-Abarca, 2000; Almaraz-Abarca *et al.*, 2006). En cada uno de esos casos fue posible identificar un perfil fenólico tipo y esos perfiles fueron considerados como caracteres quimiotaxonómicos valiosos por permitir la delimitación de *taxa*.

*Mammillaria heyderi sensu lato* es un grupo taxonómico muy difícil por su elevado polimorfismo y su capacidad de hibridación (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada 1991). Este *taxon* y *Echinocereus pectinatus* subsp. *pectinatus* tienen una distribución geográfica muy amplia y prácticamente continua dentro del Estado de Durango, es posible encontrarlos tanto en zonas áridas como en zonas templadas de bosques de pino-encino. Una situación contrastante se presenta en el caso de *Stenocactus multicostatus* subsp. *zacatecasensis*, cuyas poblaciones son pocas y disyuntas (Almaraz-Abarca *et al.*, 2004). Estas tres especies se pueden encontrar como poblaciones simpátricas en zonas de bosque de encino con pastos escasos y afloramientos rocosos, como son las áreas de crecimiento de *Stenocactus multicostatus* subsp. *zacatecasensis*. La amplia distribución de *Mammillaria heyderi sensu lato* y *E. pectinatus* subsp. *pectinatus* pueden explicar la, a su vez, alta variabilidad relativa encontrada en el perfil fenólico del polen (de 11 a 18 compuestos, cuadro 6) en *M. heyderi* y en *E. pectinatus* (8 a 12 comp, cuadro 4), ya que de acuerdo a Sosa *et al.* (2002) el incremento en la variabilidad morfológica y genética está asociado con el incremento en el área de distribución.

La alta variabilidad encontrada para *Stenocactus multicostatus* subs. *zacatecasensis* (9 a 14 compuestos, Cuadro 5), semejante a la de *Mammillaria heyderi sensu lato* y a la de *Echinocereus pectinatus* subsp. *pectinatus*, no parece estar asociada a una amplia distribución geográfica, sino a una variabilidad genética poblacional elevada, que se refleja también en una gran variabilidad morfológica. La variación química encontrada para *Stenocactus multicostatus* subs. *zacatecasensis* podría apoyar la propuesta de que este taxón se encuentra en un proceso de evolución actual (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991). *E. enneacanthus* subsp. *enneacanthus* presentó una menor variación en cuanto al número de compuestos fenólicos expresados en el polen (6 a 8, Cuadro 3).

Individuos de *Echinocereus enneacanthus* subsp. *enneacanthus* provenientes de dos diferentes poblaciones, separadas una de la otra por una distancia de alrededor de 200 Km en línea recta y por barreras geográficas como la Sierra El Rosario, que tiene elevaciones que alcanzan los 2240 m., y la Presa Francisco Zarco, mostraron perfiles muy homogéneos entre sí (Cuadro 3). Esto sugiere que hay poca variación en la expresión fenólica del polen entre individuos de las dos poblaciones.

A pesar de la variabilidad interpoblacional en la composición fenólica del polen de los cuatro taxa de cactáceas analizados, es posible observar un perfil tipo para cada uno de ellos. A partir de los Cuadros 3, 4, 5 y 6, se pueden proponer los siguientes perfiles tipo para cada taxón como se muestra en el cuadro 8.

Cuadro 8. Propuesta de perfiles tipo para los taxa analizados

Compuesto	<i>Echinocereus</i> <i>enneacanthus</i> subsp. <i>enneacanthus</i>	<i>Echinocereus</i> <i>pectinatus</i> subsp. <i>pectinatus</i>	<i>Stenocactus</i> <i>multicostatus</i> subsp. <i>zacatecasensis</i>	<i>Mammillaria</i> <i>heyderi</i> sensu <i>lato</i>
1	+	-	-	-
2	-	+/-	-	-
3	-	+/-	-	-
4	-	+/-	-	-
5	-	+/-	-	-
6	-	-	-	+/-
7	-	-	+	-
8	-	-	-	+/-
9	-	-	-	+/-
10	-	-	-	+/-
11	-	+/-	-	-
12	+/-	+/-	-	-
13	-	-	-	+
14	-	+/-	-	-
15	-	+/-	+/-	+
16	-	-	+/-	-
17	+/-	-	-	-
18	-	-	-	+/-
19	-	-	+/-	-
20	+/-	+/-	+/-	+
21	-	+/-	-	-
22	-	-	-	+/-
23	+/-	+/-	-	-
24	-	-	-	+/-
25	-	-	+	-
26	-	-	+/-	-
27	+/-	+/-	+/-	+
28	-	-	-	+/-
29	-	-	+	-
30	-	-	+/-	-
31	+	+/-	+/-	-
32	-	+/-	-	-
33	-	-	+/-	-
34	-	-	-	+/-
35	-	-	+/-	-
36	-	-	+/-	-
37	+	+	+	+
38	-	-	-	+/-

Continuación Cuadro 8.

39	-	-	-	+
40	+	+	+/-	+/-
41	-	-	-	+/-
42	-	-	+/-	-
43	+	+	+/-	+
44	-	-	+/-	-
45	-	-	+/-	-
46	-	-	+/-	-
47	-	-	+/-	-
48	-	-	+/-	-

Del total de 48 compuestos fenólicos encontrados, cinco (20, 27, 37, 40 y 43, representando el 10.41% del total) estuvieron presentes en todos los taxa analizados. Estos compuestos comunes para todos los géneros, a reserva de investigaciones más extensas y detalladas considerando un mayor número de géneros dentro de Cactaceae y de géneros dentro de familias relacionadas, podrían sugerirse como marcadores taxonómicos a nivel de familia. Sólo un compuesto (el 4.16% del total) fue común para todos los individuos analizados, el compuesto 37, correspondiente a 3-O-glicosilcanferol (TR = 39.95).

Los compuestos 7, 3-O-glicosilcanferol, tiempo de retención 32.56; el 25, 3-O-glicosilquercetina, tiempo de retención 37.86; el 29, 3-O-glicosilcanferol, tiempo de retención 38.89; y el 37, 3-O-glicosilcanferol, tiempo de retención 39.95, que representan el 17.39% de los compuestos presentes *Stenocactus multicosatus subsp. zacatecasensis* y el 8.33% del total de compuestos, se encontraron en todos y cada uno de los individuos de este taxon.

La composición de flavonoides del polen de los individuos de las poblaciones de *Echinocereus enneacanthus* subs. *enneacanthus* no manifiesta una variabilidad que pueda asociarse a diferencias en las condiciones ambientales ya que los individuos provenientes de una población con características de zonas áridas como Mapimí que presenta, de acuerdo a la nomenclatura del INEGI, un clima muy seco semicalido, con una precipitación media anual de entre 100 y 300 mm, una temperatura media

anual entre 18° a 22°C, con sustrato arcilloso y tipo de vegetación de matorral, y provenientes de Cuencamé, que presenta un tipo de clima seco semicalido con una precipitación media anual de 300 a 400 mm y una temperatura media anual entre 18° y 22°C, y sustrato arcilloarenoso y tipo de vegetación de matorral, de acuerdo al dendrograma resultante del análisis de cluster (figura 9) no forman grupos asociados con la altitud, latitud o sitio particular. Esto confirma lo manifestado por otros autores (Harborne y Turner, 1984; Kaundun *et al.*, 1998; Almaraz-Abarca, 2000) acerca de la poca influencia de las condiciones ambientales sobre la expresión de los flavonoides. Este hecho también sugiere que los perfiles fenólicos del polen no son marcadores útiles para discriminar a nivel interpoblacional.

En apoyo a los caracteres morfológicos, los perfiles fenólicos respaldan la existencia de una estrecha relación entre las especies pertenecientes al mismo género (*Echinocereus pectinatus* subsp. *pectinatus* y *Echinocereus enneacanthus* subs. *enneacanthus*), ya que de 10 compuestos que forman el perfil de *E. enneacanthus*, ocho son comunes al perfil de *E. pectinatus*, esto es casi el 50% de los compuestos presentes en el polen de este último *taxon*.

El análisis fenético de cluster basado en la composición fenólica del polen de las cuatro especies de cactáceas analizadas en este estudio y mostrado en la figura 9 discrimina claramente a cada una de ellas. En la figura 9 se pueden observar dos grupos principales claramente separados a (coeficiente de relación fenética de entre 0.24 y 0.43). Uno de ellos está formado por todos los individuos identificados como *Stenocactus multcostatus* subsp. *zacatecasensis* y el otro por los individuos identificados como *Mammillaria heyderi sensu lato*, *Echinocereus pectinatus* subs. *pectinatus* y *Echinocereus enneacanthus* subs. *enneacanthus*, siendo estos dos últimos pertenecientes a la misma tribu.

La clara delimitación de cada una de las especies analizadas indica que esas especies pueden ser distinguidas o caracterizadas por el perfil fenólico del polen,

sugiriendo que estos perfiles son una herramienta taxonómica valiosa a nivel específico.

Contrariamente a lo esperado de acuerdo a la clasificación con base en caracteres morfológicos, de acuerdo a la composición fenólica del polen, *Mammillaria heyderi sensu lato* (tribu *Echinocactaeae*) es agrupada más cercanamente con *Echinocereus pectinatus* subs. *pectinatus* y con *Echinocereus enneacanthus* subs. *enneacanthus* (tribu *Echinocereae*), que con *Stenocactus multicostatus* subsp. *zacatecasensis*, que pertenece a la misma tribu *Echinocactaeae* (Figura 9). Sin embargo, para poder considerar la sugerencia de una mayor cercanía taxonómica entre *Mammillaria* y *Echinocereus*, que entre *Mammillaria* y *Stenocactus*, sería necesario estudiar la composición fenólica y las relaciones taxonómicas que se establecen, de un número mayor de especies y de poblaciones de esos tres géneros.

Estudios fitoquímicos poblacionales permitirían detectar la variabilidad en la síntesis y acumulación de compuestos secundarios dentro y entre poblaciones y esa variabilidad proporcionaría una herramienta más para caracterizar y delimitar diferentes *taxa* dentro de los elementos de la familia Cactaceae.

## VIII.- CONCLUSIONES

El polen de *Stenocactus multicostatus* subsp. *zacatecasensis*, *Mammillaria heyderi sensu lato*, *Echinocereus pectinatus* subsp. *pectinatus* y *Echinocereus enneacanthus* subsp. *enneacanthus* son ricos en compuestos fenólicos. La composición de flavonoides/ácidos fenólicos del polen de esas especies se encuentra entre las más complejas que se han reportado. Los fenoles más abundantes fueron los derivados 3-O-glicósidos de canferol y de quercetina, ambos, compuestos con una importante actividad como sustancias antioxidantes. El polen de *Stenocactus multicostatus* subsp. *zacatecasensis* fue el más rico en ácidos fenólicos, mientras que la ausencia de estos compuestos fue característica del polen de *Echinocereus enneacanthus* subsp. *enneacanthus*.

La composición fenólica del polen de *Stenocactus multicostatus* subsp. *zacatecasensis*, *Mammillaria heyderi sensu lato*, *Echinocereus pectinatus* subsp. *pectinatus* y *Echinocereus enneacanthus* subsp. *enneacanthus* presenta cierto grado de variabilidad natural intrapoblacional, sin embargo, a pesar de esa variación es posible reconocer perfiles tipo y una tendencia especie-específica para cada uno de esos grupos.

El análisis fenético de los perfiles del polen de *Stenocactus multicostatus* subsp. *zacatecasensis*, *Mammillaria heyderi sensu lato*, *Echinocereus pectinatus* y *Echinocereus enneacanthus* separa claramente. Esto permite reconocer a los perfiles fenólicos del polen de estas especies como marcadores quimiotaxonómicos valiosos a nivel específico.

El mismo análisis fenético no separa a los individuos de *Echinocereus enneacanthus* originarios de la población de Cuencamé de los procedentes de la población de Mapimí, todos forman un solo grupo. Esto sugiere una independencia de la composición fenólica del polen con respecto a condiciones ambientales.

Dado que el análisis fenético de los perfiles fenólicos del polen de *Echinocereus enneacanthus* no separa de manera clara a los individuos de poblaciones diferentes, estos caracteres no se consideran con capacidad discriminativa al nivel infraespecífico interpoblacional.

La uniformidad entre poblaciones de una misma especie y la independencia de la expresión cualitativa de los perfiles de flavonoides del polen con relación a las condiciones ambientales apoyan la opinión de otros autores de considerar a la composición fenólica como caracteres taxonómicos útiles a nivel de especie.

## IX.- RECOMENDACIONES

Los resultados obtenidos en este trabajo sugieren que *Stenocactus multicostatus* subsp. *zacatecasensis*, *Echinocereus enneacanthus* subsp. *enneacanthus*, *E. pectinatus* subsp. *pectinatus* y *Mammillaria heyderi sensu lato* tienen cada uno, a pesar de la variación intrapoblacional, un perfil fenólico del polen que tiende a ser especie-específico. Sin embargo, estudios adicionales sobre la diversidad química en un número mayor de poblaciones y de taxa, sobre todo en los de distribución geográfica amplia, son necesarios para corroborar que los perfiles fenólicos del polen son caracteres que podrían contribuir a la delimitación de grupos a nivel específico e infraespecífico en cactáceas. Ese tipo de estudios además podrían permitir la identificación de compuestos desconocidos para ayudar a entender las rutas bioquímicas asociadas a la diversificación de poblaciones de ese grupo de plantas.

## **X.- SUGERENCIAS PARA TRABAJO FUTURO**

La realización de estudios sobre la composición fenólica del polen como marcadores taxonómicos en grupos de la familia Cactaceae que se encuentran en algún grado de peligro y/o en los que existe una controversia taxonómica importante, se considera relevante debido a que, para determinar esa composición no se requiere la destrucción de una parte considerable o incluso de toda la planta y a que, como un gran número de estudios ha comprobado, esa composición tiende a ser especie-específica.

La elaboración de una base de datos podría proporcionar información disponible acerca de los perfiles fenólicos de los géneros y las especies de esta familia. Esto sería una importante aportación al conocimiento de los compuestos fenólicos presentes y de su distribución dentro de esta familia. Información de este tipo podría ser importante para comprender las relaciones filogenéticas y ecológicas en torno a estas plantas, además de servir de referencia y fundamento para otros trabajos de investigación.

## XI.- BIBLIOGRAFÍA

Abdala, L. R., Seeligmann, P. 1995. Flavonoids in *Tagetes zipaquirensis* and their chemosystematic significance. *Biochemical Systematics and Ecology* 23(7/8): 871-872.

Almaraz-Abarca, N., J. A. Ávila-Reyes, J. Herrera-Corral, N. Naranjo-Jiménez, L. S. González-Valdez y R. González-Laredo (1998), "The feeding deterrent effect of a flavonol and a flavanone on the mexican bean beetle (*Epilachna varivestis* Mulsant)", UBAMARI 44, 33-42.

Almaraz-Abarca N., M. da G. Campos, J. A. Ávila-Reyes, N. Naranjo-Jiménez, J. Herrera Corral, L. S. González-Valdez. 2007. Antioxidant activity of polyphenolic extract of monofloral honeybeecollected pollen from mesquite (*Prosopis juliflora*, Leguminosae). *Journal of Food Composition and Analysis*, 20: 119–124

Almaraz-Almaraz. N. 2000. Estudio Quimiotaxonómico de *Pinus* Sección *Leiophyllae* (Pinaceae). Tesis de Doctorado. Instituto Politécnico Nacional. México.

Almaraz-Abarca, N., M. G. Campos, J. A. Ávila-Reyes, N. Naranjo-Jiménez, J. Herrera-Corral, L. S. González-Valdez. 2004. Variability of antioxidant activity among honeybee-collected pollen of different botanical origin. *Interciencia* 29 (10): 574-582.

Almaraz-Abarca, N., M. S. González-Elizondo, J. A. Tena-Flores, J. A. Ávila-Reyes, J. Herrera-Corral, N. Naranjo-Jiménez. 2006. Foliar flavonoids distinguish *Pinus leiophylla* and *Pinus chihuahuana* (Coniferales: Pinaceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 119 (3): 426-436.

Anzellotti, D., R. Ibrahim. 2004. Molecular characterization and functional expression of flavonol 6-hydroxylase. *BMC Plant Biology* 4:20. doi: 10.1186/1471-2229-4-20

Arias, M. S. 1997 Distribución General. En: Suculentas Mexicanas/Cactáceas. SEMARNAP, UNAM, CONABIO. México. pp. 17-25

Arias, M. S. 2001. Sistemática y conservación de la familia Cactaceae en México. Memorias del XV Congreso Mexicano de Botánica.

Arreola, N. J. H. 1997, Formas de vida y características morfológicas. En: Suculentas Mexicanas/Cactáceas, SEMARNAP, UNAM, CONABIO. México. pp.27-41.

Asuming, W. A., P. S. Beauchamp, J. T. Descalzo, B. C. Dev, V. Dev, S. Frost, W. M. Catherine. 2005. Essential oil composition of four *Lomatium* Raf. species and their chemotaxonomy. *Biochemical Systematics and Ecology* 33: 17–26.

Bate-Smith, E. C., I. K. Ferguson, K. Hutson, S. R. Jensen, B. J. Nielsen, T. Swain. 1975. Phytochemical interrelationships in the Cornaceae. *Biochemical Systematics and Ecology* 3: 79-89.

Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Bravo-Hollis, H., H. R. Sánchez-Mejorada. 1991. Las cactáceas de México. Vol. II Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Bravo-Hollis, H., H. R. Sánchez-Mejorada. 1991. Las cactáceas de México. Vol. III Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Bravo-Hollis, H., S. Arias. 1999. Sinopsis de la familia Cactaceae en Mesoamérica. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 44(1): 4-19

Britton, N. L., J. N. Rose. 1922 THE CACTACEAE, Descriptions and Illustrations of Plants of the Cactus Family. Volumen III, The Carnegie Institution of Washington.

Brown, S. D., J. L. Jr. Massingill, J. E. Hodkins. 2001. Cactus alkaloids. *Phytochemistry* 7(11): 2031-2036.

Burbulis, I. E., M. Iacobucci, B. W. Shirley. 1996. A null mutation in the first enzyme of flavonoid biosynthesis does not affect male fertility in *Arabidopsis*. *Plant Cell* 8(6):1013-25.

Butterworth, C. A., J. H. Cota-Sanchez, R. S. Wallace, R. S. 2002. Molecular systematics of Tribe Cacteeae (Cactaceae: Cactoideae): a phylogeny based on rpl16 Intron sequence variation. *Systematic Botany* 27 (2): 257-270

Butterworth, C. A., R. S. Wallace, 2004. Phylogenetic studies of *Mammillaria* (Cactaceae) - insights from chloroplast sequence variation and hypothesis testing using the parametric bootstrap. *American Journal of Botany* 91:1086–1098

Campos, R. M. G. 1997. Caracterização do Pólen Apícola Pelo seu Perfil em compostos Fenólicos e Pesquisa de Algumás Actividades Biológicas. Tesis de Doutoramento, Universidade de Coimbra, Portugal.

Campos, M. G., K. R. Markham. 2007. Structure information from HPLC and on-line measured absorption spectra – Flavone, Flavonols and Phenolic Acids. Ed. Coimbra University Press. Portugal.

Campos, M. G., K. R. Markham, A. da Cunha. 1996. Quality of bee-pollens using flavonoid/phenolic acids profiles. *Bulletin du Group Polyphenols* 18: 54-55

Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez, P. Dávila. 1999. Reproduction biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central México. *American Journal of Botany* 86: 534-542

Chamberland M. 1997. Systematics of the *Echinocactus polycephalus* Complex (Cactaceae). *Systematic Botany* 22(2): 303-313.

Clark, W. D., G. K. Brown, R. L. Mays. 1980. Flower flavonoids of *Opuntia* subgenus *Cylindropuntia*. *Phytochemistry* 19(9): 2042-2043.

Craig, R. T. 1979. The *Mammillaria* Handbook, with descriptions, illustrations, and key to the species off the genus *Mammillaria* of the Cactaceae. Scolar Press, Ilkley, Yorkshire, Great Britain.

Cornet, A. 1985. Las Cactáceas de la Reserva de la Biosfera de Mapimí. Instituto de Ecología. México. pp. 53.

Cota J. H., 1991. Karyotype Evolution in the Genus *Echinocereus* (Cactaceae), Master of Arts. Claremont University. California. pp. 89.

Cota, J. H., R. S. Wallace. 1997. Chloroplast DNA evidence for divergence in *Ferocactus* and its relationships to North American columnar Cacti (Cactoidae). *Systematic Botany* 22(3): 529-542

Dewick, P. M. 1994. Isoflavonoids. In: The Flavonoids. Advances in Research since 1986. (Editor: Harborne, J. B.). Chapman & Hall. London. pp 117-238.

Díaz, S., D. E. Gurvich, N. P. Harguindeguy, M. Cabido. 2002. ¿Quién Necesita Tipos Funcionales de Plantas?. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 37 (1-2): 135 - 140

Doncheva, T., S. Berkov, S. Philipov. 2006. Comparative study of the alkaloids in tribe Datureae and their chemosystematic significance. *Biochemical Systematics and Ecology*, 34(6): 478-488

Dubrovsky, J. G., L. Contreras-Burciaga, V. B. Ivanov. 1998. Cell cycle duration in the root meristem of Sonoran Desert Cactaceae as estimated by cell-flow and rate-of-cell-production methods. *Annals of Botany* 81: 619-624.

Echeverri, F., G. Cardona, F. Torres, C. Q. Pelaez, W. Quiñoes, E. Rentería 1991. Ermanin: an insect deterrent flavonoid from *Pasiflora foetida* resin. *Phytochemistry* 30, 153-155.

Evans, W. C., 1991. Trease y Evans Farmacognosia, 13 edición Interamericana Mc. Graw – Hill.

Eliosa L. H., C. M. Navarro, 2005. La sistemática en México. *Ciencia y Cultura Elementos* 57(12): 13

Ferrigni, N. R., S. A. Sweetana, J. L. McLaughlin, K. E. Singleton, R. G. Cooks. 1984. Identification of new cactus alkaloids in *Backebergia militaris* by tandem mass spectrometry. *Journal of Natural Products* 47(5): 839-945.

Flores-Martínez, A., G. I. Manzanero-Medina. 2005. Método de evaluación de riesgo de extinción de *Mammillaria huitzilopochtli* D. R. Hunt.. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 1(1): 15-26

Flores, O. C. M., P. Dávila, L. B. H. Portilla. 2002. Alkaloids from *Neobuxbaumia* species (Cactaceae). *Biochemical Systematics and Ecology* 31(6): 581-585.

Fornica J.V., W. Regelson. 1995. Review of the biology of Quercetin and related bioflavonoids. *Food and Chemical Toxicology* 33(12): 1061-80.

González-Elizondo, M., 2005, Lista Florística de Durango, Versión Revisada y Actualizada (inedita).

González-Elizondo, M.S., L. López-Enriquez, M. González-Elizondo, J. Tena. 2005. Modificación a la lista de especies en riesgo de México de la NOM-059-SEMARNAT-2001. Cambio de Categoría de *Mammillaria theresae* Cutak: de Amenazada, a en Peligro de Extinción. Documento inédito.

Granados, S. D., P. A. D. Castañeda. 2000. El nopal, historia, fisiología, genética e importancia Frutícola. Trillas. México. pp 228

Grayer, R. J. 1989. Flavanoids. In P. M. Dey and J. B. Harborne (eds.). Methods in Plant Biochemistry 1. London. Academic Press.

Greenham, J.R., R. J. Grayer, J. B. Harborne, V. Reynolds. 2007. Intra- and interspecific variations in vacuolar flavonoids among *Ficus* species from the Budongo Forest, Uganda. Biochemical Systematics and Ecology, 35(2): 81-90

Guzmán, C. L. U. 1997. Grupos Taxonómicos. En: Suculentas mexicanas/Cactáceas. SEMARNAP, UNAM, CONABIO. México. pp. 37-41.

Guzmán U., S. Arias. P. Dávila. 2003. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.

Hadacek, F. 2002. Secondary metabolites as plant traits: current assessment and future perspectives. Critical Reviews in Plant Science 21: 273-322.

Harborne, J. B. 1989. General procedures and measurement of total phenolics. In: Methods in Plant Biochemistry. Vol. 1. Academic Press. pp. 1-27.

Harborne, J. B., B. L. Turner. 1984. Plant Chemosystematics. Academic Press. London. pp.146-149

Hartmann, S., J. D. Nason, D. Bhattacharya. 2002. Phylogenetic origins of *Lophocereus* (Cactaceae) and the *Senita cactus-senita* moth pollination mutualism. American Journal of Botany 89: 1085-1092

Herden van, F.R., B.E. van Wyk, A.M. Viljoen, P.A. Steenkamp. 2003 Phenolic variation in wild populations of *Aspalathus linearis* (rooibos tea). Biochemical Systematics and ecology 31: 885-895

Hernández, H. M., H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. Acta Botánica Mexicana 26: 33-52.

Herrera, Y., J. F. Bain. 1991, Flavonoids of the *Muhlenbergia Montana* Complex. Biochemical Systematics and Ecology, 19(8): 665-672

Holland, J. N., T. H. Fleming. 1999. Mutualistic interactions between *Upiga virescens*, a pollinating seed-consumer, and *Lophocereus schottii* - Pyralidae - Cactaceae - statistical data included. Ecology, 80(6): 2074-2084

Ibarra-Cerdeña, C. N., L. I. Iñiguez-Dávalos, V. Sánchez-Cordero. 2005. Pollination ecology of *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae), a chiropterophilous columnar cactus, in a tropical dry forest of Mexico. American Journal of Botany, 92: 503-509

INEGI. Climas: <http://mapserver.inegi.gob.mx/geografia/espanol/estados/dgo/clim.cfm>  
Sistemas Nacionales Estadísticos y de Información Geografica INEGI. Mapa de climas. <http://mapserver.inegi.gob.mx/geografia/espanol/estados/dgo/clim.cfm>

Iwashina, T., S. Ootani, K. Hayashi. 1986. Determination of minor flavonol-glycosides and sugar-free flavonols in the tepals of several species of cactoideae (Cactaceae). *Journal of Plant Research*, 99(1): 53-62

Jiménez V. I. A. 2004. Las Plantas Útiles de las Zonas Áridas. En: Tópicos Selectos de Botánica. Ed. Foroughbakhch P. R., C. T. E. Torres, V. M. A. Alvarado. Universidad Autónoma de Nuevo León. pp. 24-30

Jurd, L. 1962. Spectral Properties of flavonoids compounds. The McMillan Company. New York.

Kaundun S.S., P. Lebreton, B. Fady. 1998. Genetic variation in the needle flavonoid composition of *Pinus brutia* var. *brutia* populations - repartition et caracteres ecologiques generaux, sa dynamique recente en France mediterraneenne. Elsevier, *Biochemical Systematics and Ecology*. 26(5): 485-494

Kliebenstein, D. J. 2004. Secondary metabolites and plant-environment interactions: a view through *Arabidopsis thaliana* Tinged Glasses. *Plant, Cell and Environment* 27(6): 675.

Liu Q., M. Liu, T. J. Mabry, R. A. Dixon. 1993. Flavonol glycosides from *Cephalocereus senilis*. *Phytochemistry* 36(1): 229-231.

López-Enriquez, I. L., M. S. González-Elizondo, M. González-Elizondo, J. Tena-Flores. 2003. Aspectos ecológicos y estado de conservación de *Mammillaria theresae* Cutak (Cactaceae). *Sida* 20(4): 1665-1675.

Mabry, T.J., K. R. Markham, M. B. Thomas. 1970. The Systematic Identification of Flavonoids. Springer-Verlag. New York.

Markham, K. R. 1982. Techniques of flavonoid identification. Academic Press. London.

Markham, K. R. 1989. Flavones, flavonols and their glycosides. In: Methods in Plant Biochemistry Vol 1. Academic Press. pp. 197-235.

Markham, K., K. A. Mitchel, M. Campos. 1997. An unusually lipophilic flavonol glycoside from *Ranunculus Sardous* pollen. *Phytochemistry* 45(1): 203-204

Mauseth, J. D., B. J. Plemons-Rodríguez. 1998. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: a study of nine lines in Cactaceae. *American Journal of Botany* 85: 209-218.

Mauseth, J. D. 2001. Enfoques Anatómicos para el Estudio de la Biodiversidad: la Diversificación de las Cactaceas. En: Enfoques Contemporáneos para el Estudio de la Biodiversidad. (Compiladores: Hernández, H. M., A. A. N. García, F. Álvarez, M. Ulloa). Fondo de Cultura Económica. México. pp. 115-127.

Mendoza, Z. J. A., F. L. Ramírez. 1997. Pequeños Productores, Grandes Negocios, El Potencial Económico de los Productos Agropecuarios Comercialmente no Tradicionales. Memoria de la Primera Exposición Nacional, SAGAR. México.

Meyrán G. J. 1979. Discusión sobre *Echinofossulocactus*. *Cactaceas y Suculentas Mexicanas*, 24: 90-94

Meyrán G. J. 2003. Clave de Identificación de las especies de *Stenocactus*. Consideraciones sobre sus características. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*, 48(3): 90-95

Miller, J. M., B. A. Bohmt. 1982. Flavonol and dihydroflavonol glycosides of *Echinocereus triglochidiatus* var. *Gurneyi*. *Phytochemistry*, 21(4): 951-952

Mo, Y., C. Ángel, L.P. Taylor. 1992. Biochemical complementation of chalcone synthase mutants defines a role for flavonols in functional pollen. *Proceedings of the National Academy of Science*, Vol 89: 7213-7217.

Moreira, I.S., J. H. G. Lago, N. F. Roque. 2003. Alkaloid, flavonoids and terpenoids from leaves and fruits of *Xylopia emarginata* (Annonaceae). *Biochemical Systematics and Ecology*, 31(5): 535-537.

NOM-059-ECOL-2001. 2002. Norma Oficial Mexicana, Protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión-exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*.

Oliveira, A. J., M. F. Machado. 2003. Alkaloid production by callous tissue cultures of *Cereus peruvianus* (Cactaceae). *Applied Biochemistry and Biotechnology* 104(2): 149-155.

Paredes, A. R., T. R. van Devender, R. S. Felger. 2000. *Cactáceas de Sonora, México: su diversidad, uso y conservación*. IMADES, Desert Museum Y Gobierno del Estado de Sonora, México.

Pero Del, M. M. A., J. P. Pelotto, N. Basualdo. 1997. Distribution of flavonoid aglicones in *Ilex* species (Aquifoliaceae). *Biochemical Systematics and Ecology* 25(7): 619-622.

Rebman, J.P., D. J. Pinkava. 2001. *Opuntia* cacti of North America, an overview. *Florida Entomologist* 84(4): 474

Reid, A. R., B. A. Bohm. 1994. Vacuolar and exudates flavonoids of New Zealand *Cassinia* (Asteraceae: Gnaphalieae). *Biochemical Systematics and Ecology* 22(5): 501-505.

Rice-Evans, C. 1999. Implications of the mechanisms of action of tea polyphenols as antioxidants in vitro for chemoprevention in humans. *Proc.Soc.Exp Biol.Med* 220, 262-266.

Rohlf, F.J., 1993, NTSyS-pc. Versión 1.80. Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System.

Ryals, J., S. Ukness, E. Ward. 1994. Systemic acquired-resistance. *Plant Physiology* 104: 1109-1112.

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

Schijlen E., C. H. Ric de Vos, H. Jonker, H. van den Broeck, A. van Tunen, S. Martens, A. Bovy. 2006. Pathway engineering for healthy phytochemicals leading to the production of novel flavonoids in tomato fruit. *Plant Biotechnology Journal* 4(4):433

Serra, B. J., Soliva, T. M., Centelles, L. E. 2001. Evaluation of polyphenolic and flavonoid compounds in honeybee-collected pollen produced in Spain. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 49: 1848-1853.

Skaltsa, H., P. Georgakopoulos, D. Lazari, A. Karioti, J. Heilmann, O. Sticher, Th. Constantinidis. 2007. Flavonoids as chemotaxonomic markers in the polymorphic *Stachys swainsonii* (Lamiaceae). *Biochemical Systematics and Ecology* 35(5): 317-320

Sonibare, M. A., A. A. Jayeola, A. Egunyomi. 2005. Chemotaxonomic significance of leaf alkanes in species of *Ficus* (Moraceae). *Biochemical Systematics and Ecology* 33: 79-86.

Sosa, P.A., F.J. Batista, M.A.G. Pérez, N. Bouza. 2002. La conservación genética de las especies vegetales amenazadas. Biología de la conservación de plantas amenazadas. Técnicas de diagnóstico del estado de conservación. Bañares A. (Edt). Organismo Autónomo de Parques Nacionales. Ministerio de Medio Ambiente. España.

Stace, C.A. 1980, Plant Taxonomy and Biosystematics. Editorial Edward Arnold. London.

Štarha, R. 1996. Alkaloids from the cactus genus *Gymnocalycium* (Cactaceae). Biochemical Systematics and Ecology, 24(1): 85-86

Štarha, R. , A. Chybidziurová, Z. Lacný. 1999. Alkaloids of the genus *Turbincarpus* (Cactaceae). Biochemical Systematics and Ecology, 27(8): 839-841

Štarha, R., K. Urbánková, J. Kuchyňa. 1997. Alkaloids from the genus *Gymnocalycium* (Cactaceae)—II. Biochemical Systematics and Ecology, 25(4): 363-364

Strack D., V. Wray. 1994. The Antocyanins. In: The Flavonoids. Advances in Research Since 1986. (Ed. Harborne, J.B). Chapman & Hall. London. pp. 1-22.

Styles, E. D., O. Ceska. 1981. Genotypes affecting the flavonoid constituents of maize pollen. Maydica 26:141-152.

Taiz L., E. Zeiger. 1991. Plant Physiology. The Benjamín/Cummings Publishing California.

Viana De, M. L., B. P. Ortega, M. Saravia, E. I. Badano, B. Schlumpberger. 2001. Biología floral y polinizadores de *Trichocereus pasacana* (Cactaceae) en el Parque Nacional Los Cardones, Argentina. Revista de Biología Tropical. 49(1): 279-285

Velazco M. C. G., M. R. Nevárez. 2002. Nuevo género de la familia Cactaceae en el Estado de Nuevo León, México: *Digitostigma caput-medusae* Velazco et Nevárez sp. nov. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 47(4):76-86

Valiente-Banuet, A., M. C. Arizmendi. 1997. Interacción entre Cactáceas y Animales: polinización, dispersión de semillas y nuevos individuos. *Suculentas Mexicanas/Cactáceas*. SEMARNAP, UNAM, CONABIO. pp. 61-67.

Vogt, T., L. P. Taylor. 1995. Flavonol 3-O-glycosyltransferases associated with petunia pollen produce gametophyte-specific flavonol diglycosides. *Plant Physiology* 108: 903-911.

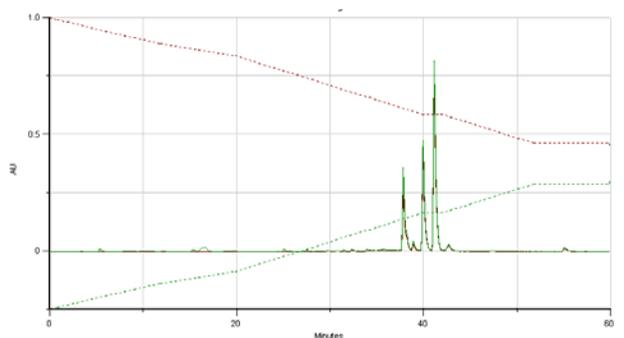
Vovides, A. P., V. Luna, G. Medina, G. 1997. Relación de algunas plantas y hongos mexicanos raros, amenazados o en peligro de extinción y sugerencias para su conservación. *Acta Botánica Mexicana* 39: 1-42.

Wiermann, R., K. Vietch. 1983. Outer pollen wall, an important accumulation site for flavonoids. *Protoplasma* 118: 230-233.

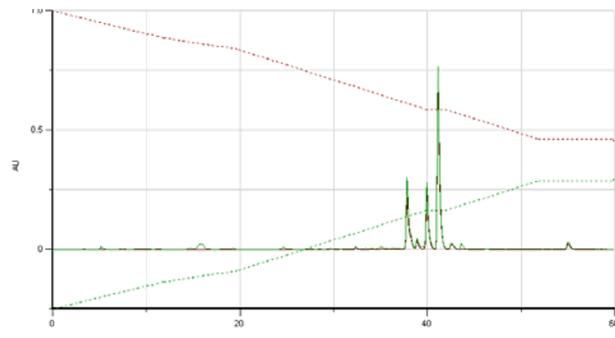
Williams, Ch. A., J. B. Harborne, H. T. Clifford. 1973. Negatively charged flavones and tricin as chemosystematic markers in the Palmae. *Phytochemistry* 12: 2417-2430.

Ylstra, B., A. Touraev, R.M. B. Moreno, E. Stoger, A.J. van Tunen, O. Vicente, J. N. M. Mol, E. Heberle-Bors. 1992. Flavonols stimulate Development, germination, and tube growth of tobacco pollen. *Plant Physiology* 100: 902-907.

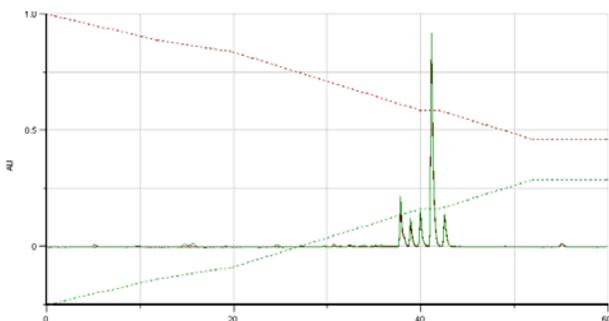
## XII.- ANEXO DE FIGURAS



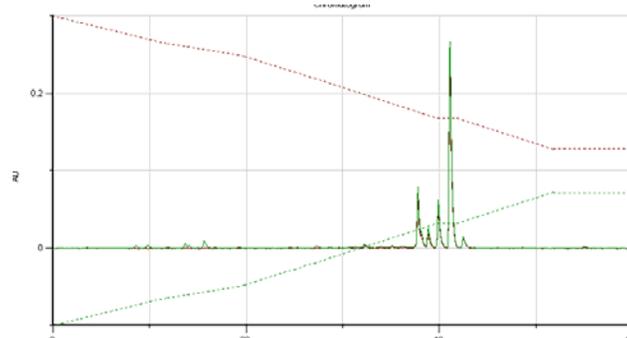
Ejemplar 609



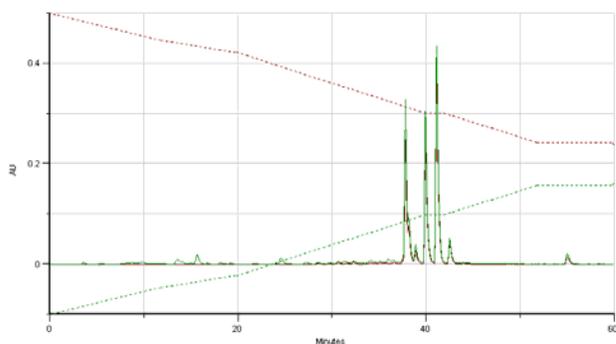
Ejemplar 610



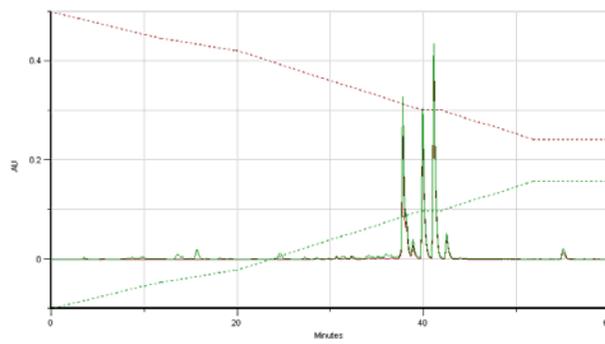
Ejemplar 612



Ejemplar 638

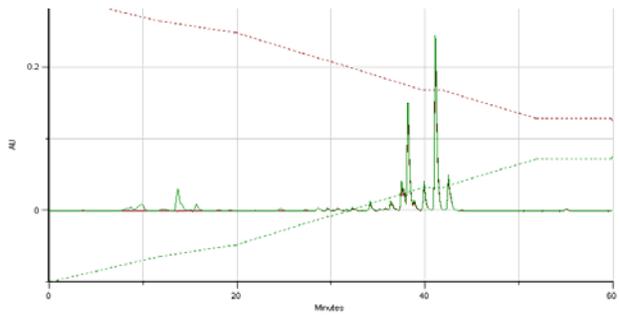


Ejemplar 639

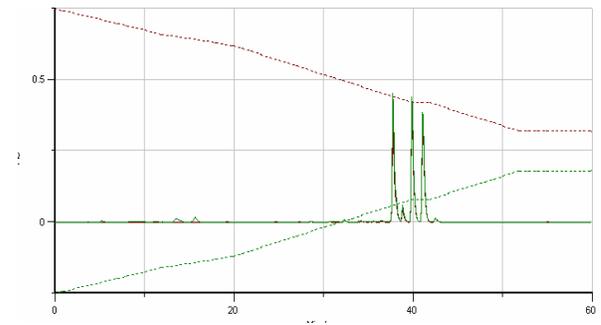


Ejemplar 641

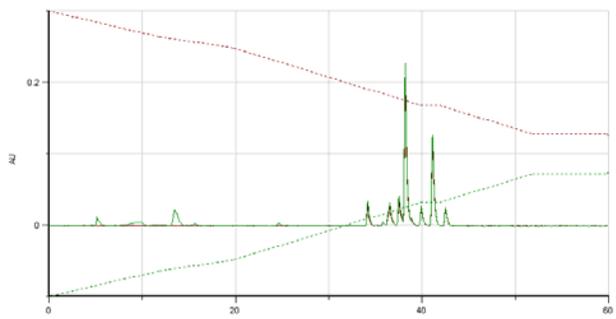
Figura 5. Perfiles fenólicos de cada individuo colectado de *Echinocereus enneacanthus* subs. *enneacanthus*



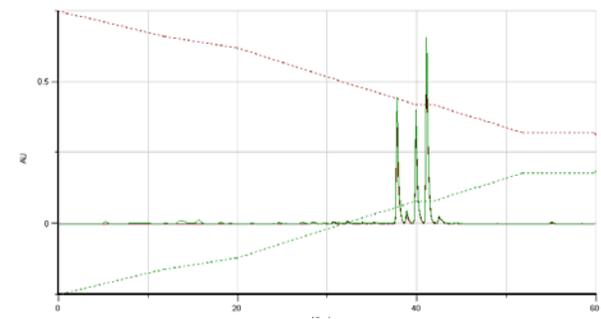
Ejemplar 643



Ejemplar 644

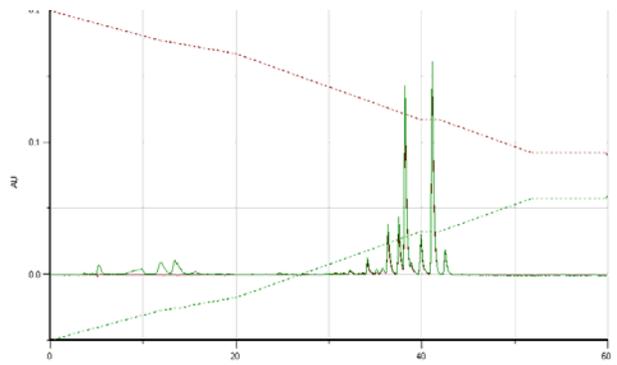


Ejemplar 645

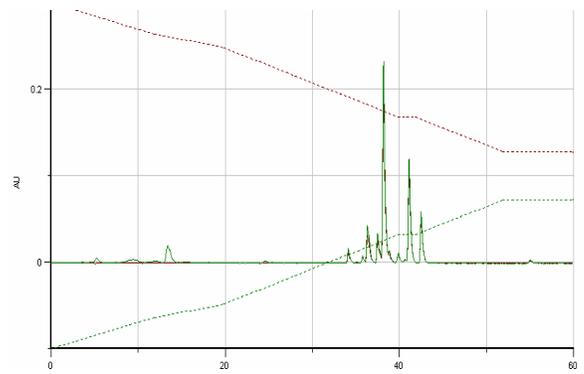


Ejemplar 646

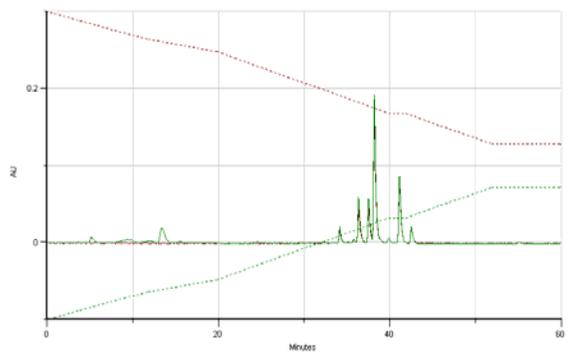
Continuación figura 5.



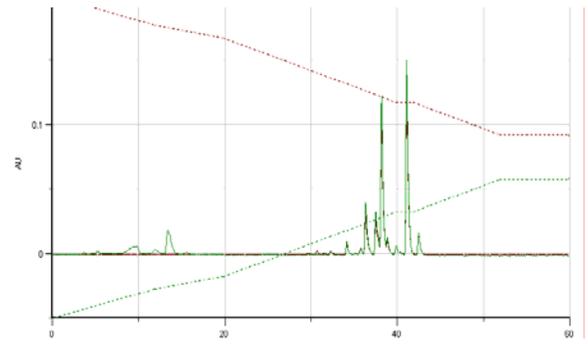
Ejemplar 630



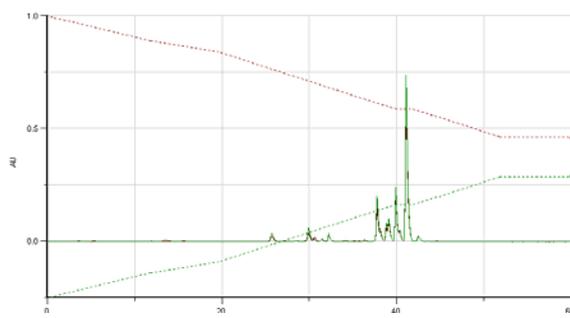
Ejemplar 631



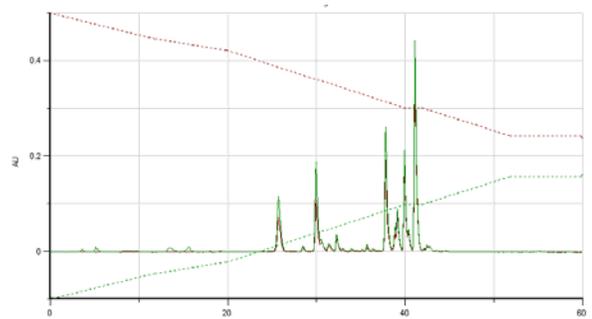
Ejemplar 632



Ejemplar 634

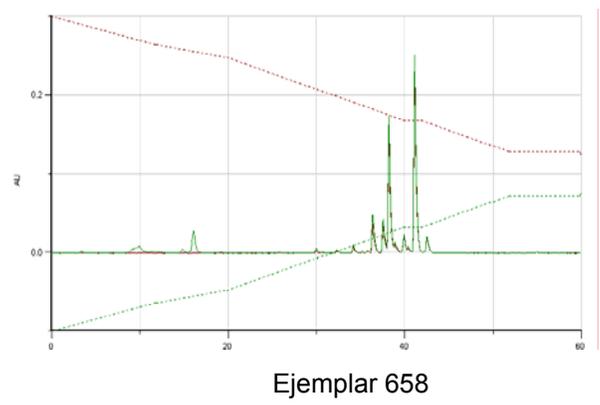
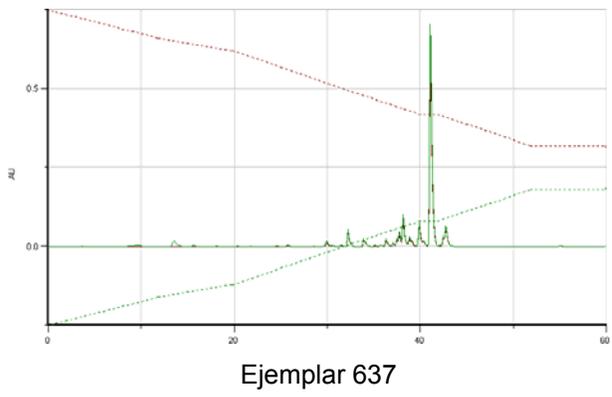


Ejemplar 635

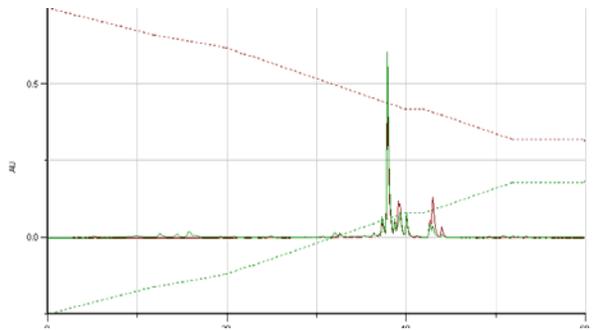


Ejemplar 636

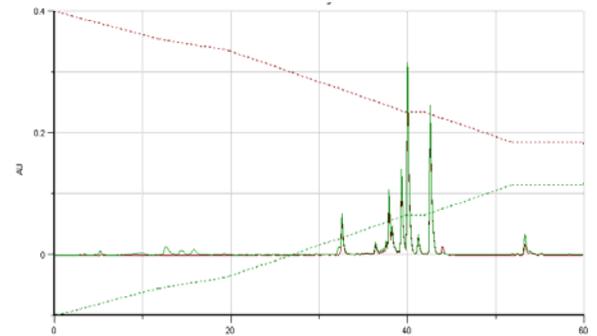
Figura 6. Perfiles fenólicos de los ocho ejemplares de *Echinocereus pectinatus* subsp *pectinatus* analizados



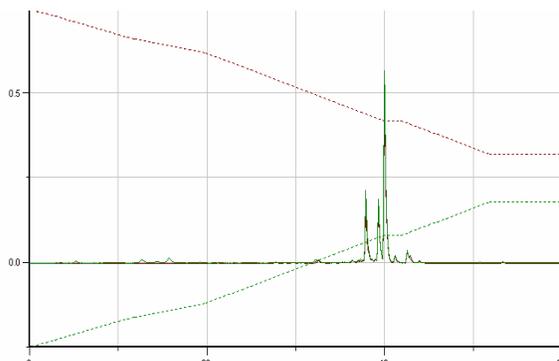
Continuación figura 6.



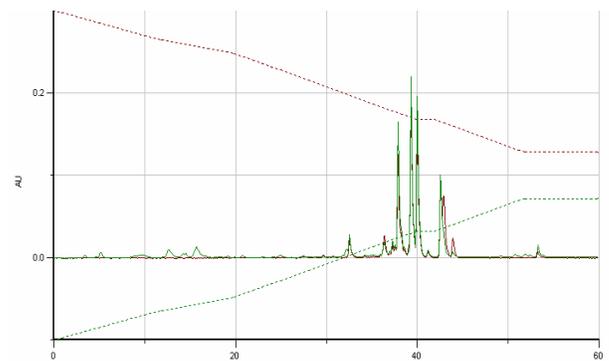
Ejemplar 559



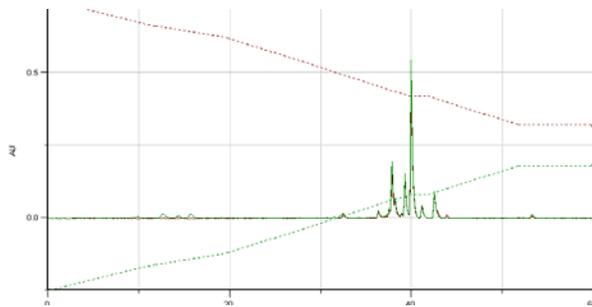
Ejemplar 560



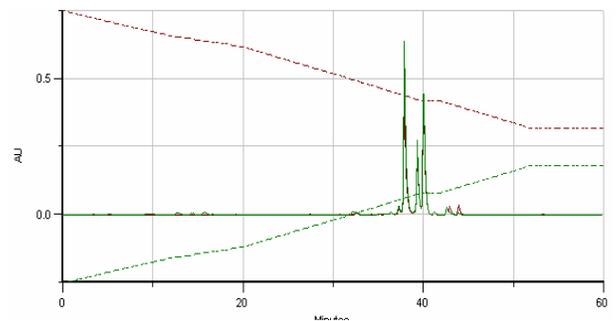
Ejemplar 561



Ejemplar 562

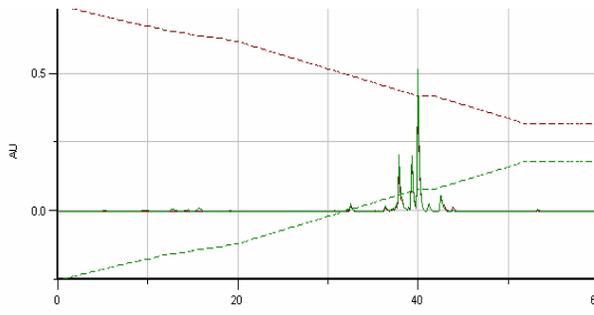


Ejemplar 563

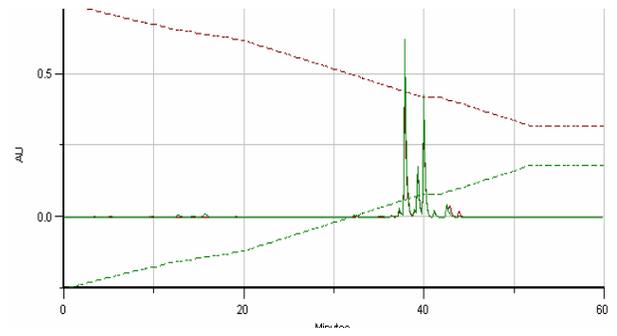


Ejemplar 564

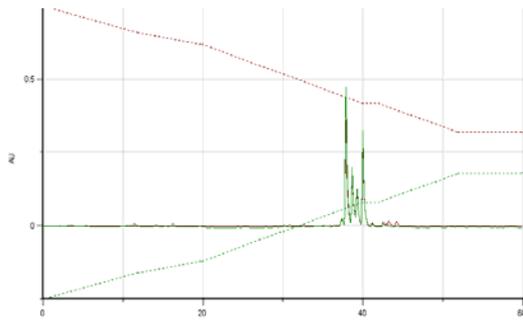
Figura 7. Perfiles fenólicos de los 14 ejemplares de *Stenocactus multicosatus* subsp *zacatecasensis* analizados



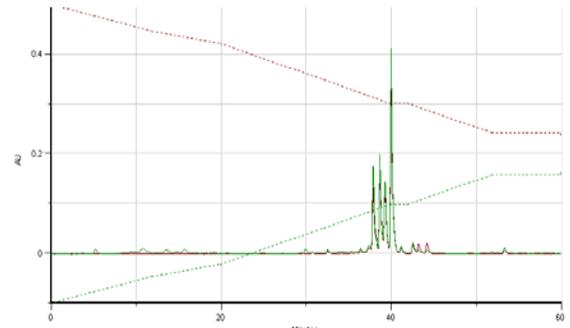
Ejemplar 565



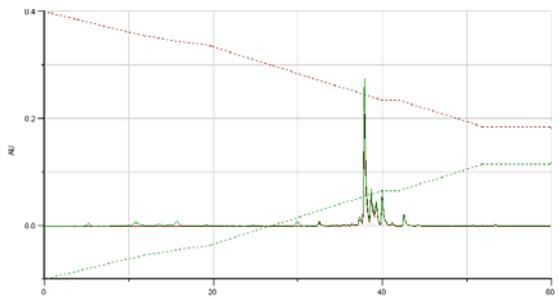
Ejemplar 566



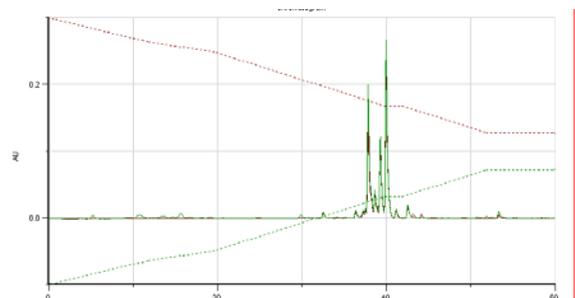
Ejemplar 568



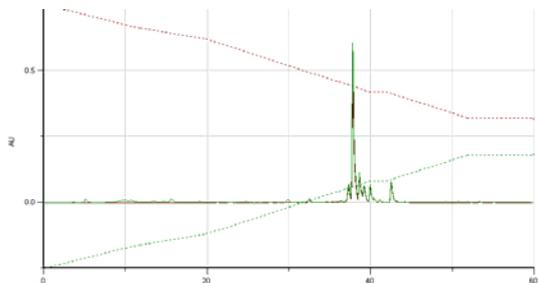
Ejemplar 569



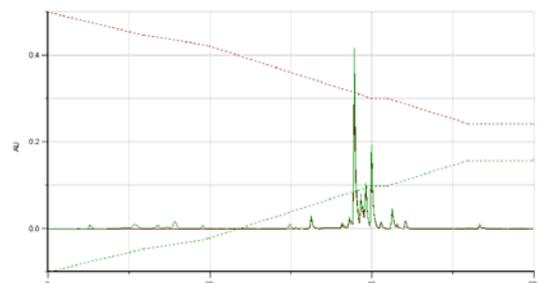
Ejemplar 571



Ejemplar 572



Ejemplar 573



Ejemplar 574

Continuación figura 7.

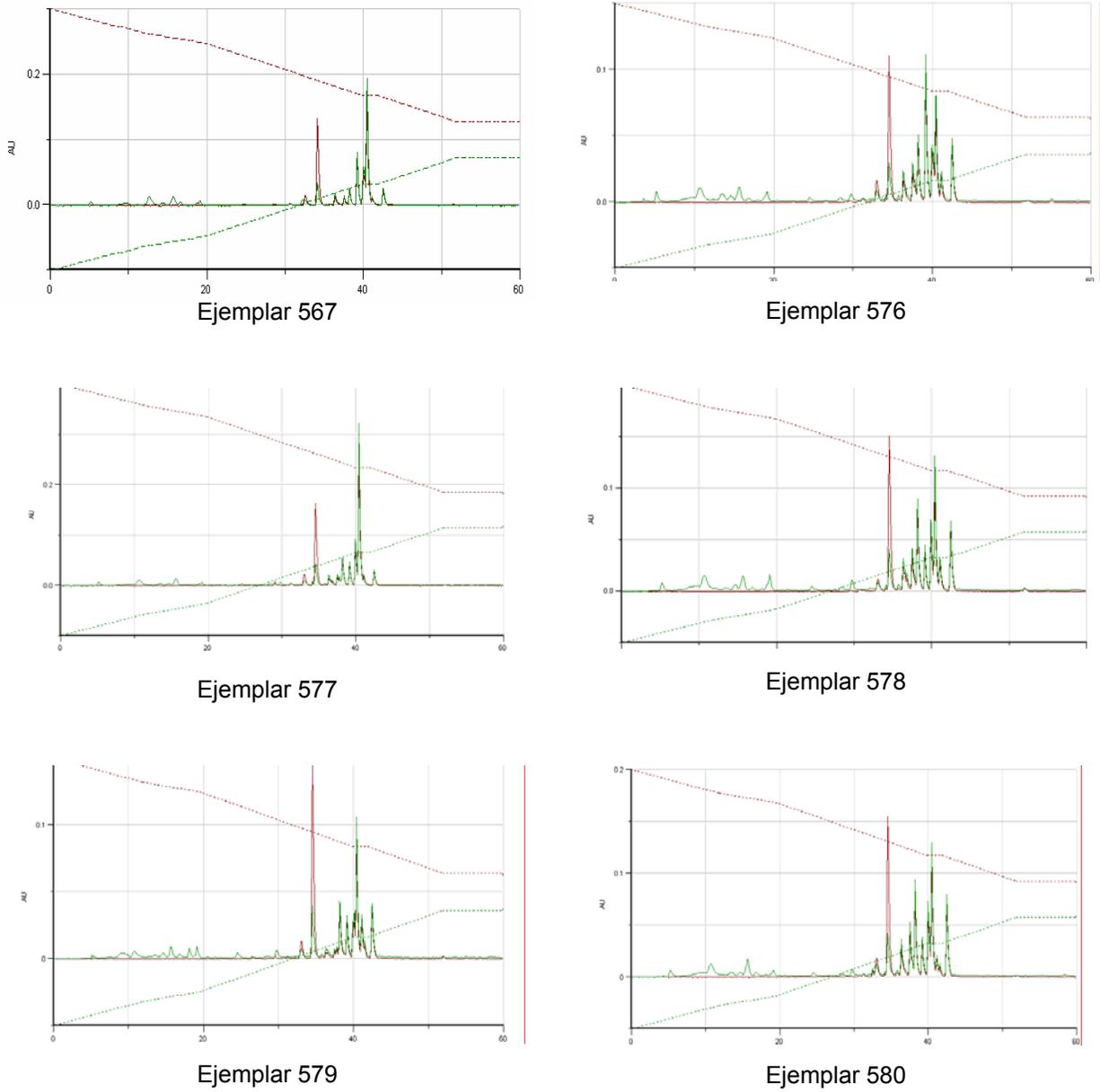
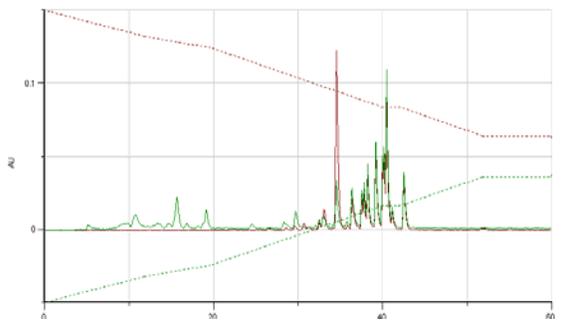
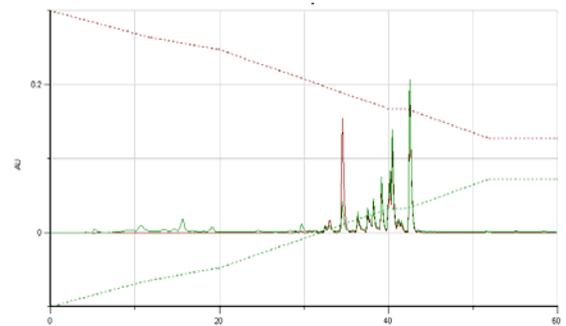


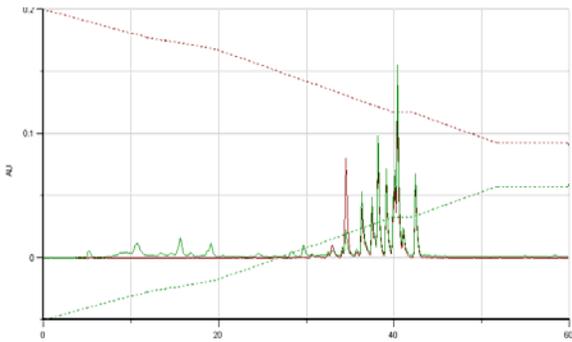
Figura 8. Perfiles fenólicos de los ejemplares de *Mammillaria heyderi sensu lato* analizados.



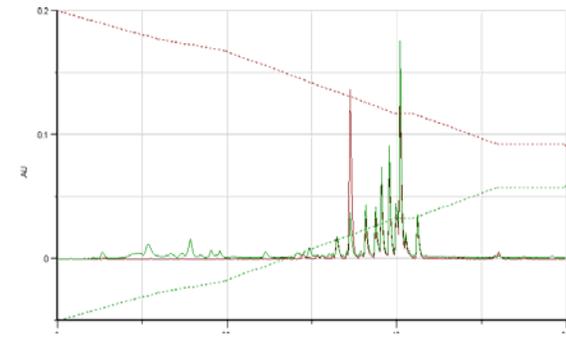
Ejemplar 581



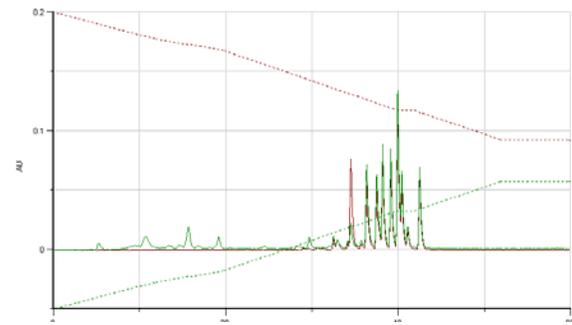
Ejemplar 582



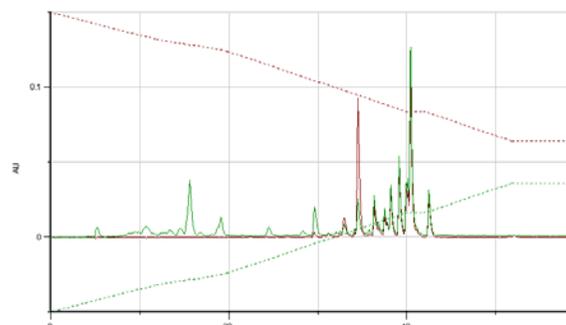
Ejemplar 583



Ejemplar 584



Ejemplar 585



Ejemplar 586

Continuación figura 8.