



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

**DIVERSIDAD Y SISTEMÁTICA DEL GÉNERO *Opuntia* s.s.,
EN LA REGIÓN DE LOS CABOS, BAJA CALIFORNIA SUR,
MÉXICO**

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
Orientación Ecología de Zonas Áridas

P r e s e n t a

FERMÍN MERCADO MUÑOZ

La Paz, Baja California Sur, Febrero de 2014

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12:00 horas del día 4 del mes de febrero del 2014, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"DIVERSIDAD Y SISTEMÁTICA DEL GÉNERO *OPUNTIA* s.s., EN LA REGIÓN DE LOS CABOS, BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO"

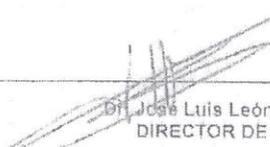
Presentada por el alumno:

Fermín Mercado Muñoz

Aspirante al Grado de MAESTRO EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN **ECOLOGÍA DE ZONAS ÁRIDAS**

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


Dr. José Luis León de la Luz
DIRECTOR DE TESIS


Dr. Jon P. Rebman
CO-TUTOR


Dr. Rafael Campos Ramos
CO-TUTOR


DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA,
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

COMITÉ TUTORIAL Y REVISOR DE TESIS

Director de Tesis

Dr. José Luis León de la Luz

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.

Co-tutor

Dr. Jon P. Rebman

Museo de Historia Natural de San Diego, CA., E.U.A.

Co-tutor

Dr. Rafael Campos Ramos

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.

JURADO DE EXAMEN DE GRADO

Dr. José Luis León de la Luz

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.

Dr. Jon P. Rebman

Museo de Historia Natural de San Diego, CA., E.U.A.

Dr. Rafael Campos Ramos

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.

Suplente

Dr. Pedro Peña Garcillán

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C.

Resumen

El género *Opuntia* constituye uno de los grupos más diversos y complejos de la familia Cactaceae, caracterizado por presentar tallos aplanados (cladodios). Son reconocidas actualmente 93 especies silvestres de nopales que se distribuyen principalmente en regiones semiáridas, bosques de encino, pastizales y bosques del trópico-seco. La aridez parece ser el factor ambiental mejor correlacionado con el endemismo en México. Los desiertos Sonorense y Chihuahuense son especialmente relevantes porque presentan numerosas especies endémicas y microendémicas. En la península de Baja California, la Región de los Cabos ha permitido el desarrollo de un gran número de endemismos en diferentes grupos de plantas, entre los nopales hasta la fecha se reconocen solo tres especies: *Opuntia lagunae*, *O. bravoana* y *O. tapona*. Sin embargo, observaciones en campo, realizadas por el equipo de trabajo del Laboratorio de Botánica del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, indican la existencia de varios morfotipos que no pueden ser clasificados mediante las claves existentes. Por esto el objetivo principal en la presente investigación fue profundizar sobre la diversidad de especies para el género *Opuntia* en dicha región. Se definieron 17 morfotipos de nopales en la Región de Los Cabos, a los cuales para dilucidar su identidad taxonómica se llevaron a cabo análisis morfológicos y citogenéticos. El análisis morfológico consistió en la codificación de 69 atributos morfológicos a variables cualitativas, comparándolos con un análisis de conglomerados conociendo así los niveles de semejanza entre los morfotipos. Se aplicaron técnicas citogenéticas en ápices radiculares para obtener el conteo de los cromosomas de células en metafase y el análisis del cariotipo mediante diferentes índices de asimetría. Los morfotipos se agregan en dos grandes grupos, definidos principalmente por la presencia o ausencia de hojas recurvadas en areolas del pericarpelo, la consistencia de los frutos y la forma de crecimiento. El rango de ploidía encontrado en las poblaciones de *Opuntia* en la Región de los Cabos abarcan desde diploides ($2n=2x=22$), triploides ($2n=3x=33$), tetraploides ($2n=4x=44$), pentaploides ($2n=5x=55$), hexaploides ($2n=6x=66$) y octaploides ($2n=8x=88$); los cromosomas son principalmente metacéntricos y submetacéntricos, con pequeñas diferencias en el tamaño y la morfología entre los morfotipos. Estos resultados indican la existencia de al menos seis nuevos taxa para el género *Opuntia* en esta región. La mayor diversidad de especies para la Región de los Cabos se encuentra en la selva baja caducifolia y su confluencia con el matorral sarcocaula y el bosque de encino.

Palabras Clave: *Opuntia*, diversidad, Región de los Cabos, especies endémicas y microendémicas.

Vo. Bo.

Dr. José Luis León de la Luz

Abstract

The genus *Opuntia* is one of the most diverse and complex groups of the Cactaceae, characterized by having flattened stems (cladodes). Currently 93 species of wild prickly pears are recognized in México and are mainly distributed in arid regions, oak woodlands, grasslands and, dry tropical forests. Endemism is correlated with arid climates in México. The Sonora and Chihuahua deserts are especially relevant because they have numerous endemic and micro-endemic species. In the Baja California peninsula, the Cape Region has allowed the development of a large number of endemic species in different groups of plants; within the *Opuntia* only three species are recognized to date: *Opuntia lagunae*, *O. bravoana* and *O. tapona*. However, field observations, made by the work team of the Botanical Laboratory of the Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), indicate the existence of several morphotypes that cannot be classified by existing keys. Therefore, the main objective of this research was to investigate species diversity for the genus *Opuntia* in that region. In the Cape Region, 17 nopal morphotypes were identified. Morphological and cytogenetic analyses were conducted to elucidate their taxonomic identity. The morphological analysis consisted of coding 69 morphological attributes to qualitative variables and compared with the cluster analysis to know the levels of similarity between the morphotypes. The cytogenetic techniques were applied to root tips for chromosome counts and karyotype analysis using different asymmetry indices. Morphotypes form two clusters, defined primarily by the presence or absence of recurved leaves in the areoles of pericarp, fruit consistency and growth form. The ploidy range found in *Opuntia* populations in the Cape Region ranged from diploid ($2n=2x=22$), triploid ($2n=3x=33$), tetraploid ($2n=4x=44$), pentaploid ($2n=5x=55$), hexaploid ($6x=2n=66$), and octaploid ($2n=8x=88$); chromosomes were mainly metacentric and submetacentric with minor differences in the size and morphology between morphotypes. These results indicate the existence of at least six new taxa for the genus *Opuntia* in this region. The greatest diversity of species for the Cape Region is in the deciduous forest and its confluence with the sarcocaulle scrub and oak forest.

Keywords: *Opuntia*, diversity, Cape Region, micro-endemic and endemic species.

A la memoria de Josefina Muñoz Navarro

A Ámbar y Nidia

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo otorgado a través de la beca con registro 413664.

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste y la Dirección de Posgrado por darme la oportunidad de ingresar al programa de maestría y por las facilidades otorgadas para la realización de esta investigación.

A mi comité tutorial: Dr. José Luis León de la Luz por su dirección y ánimos en la realización de la presente investigación; al Dr. Jon P. Rebman por sus atinadas observaciones y esclarecimiento de las dudas sobre los nopales; al Dr. Rafael Campos por su ayuda en las técnicas citogenéticas.

Al personal del Herbario HCIB y Laboratorio de Botánica: Dr. Reymundo Domínguez y Dr. Alfonso Medel por su amistad y gran apoyo en las salidas al campo.

Al Dr. Alejandro Muñoz Urias del Laboratorio de Evolución de Sistemas Ecológicos de la Universidad de Guadalajara por enseñarme los primeros pasos en las técnicas de citogenética vegetal y la obtención de los cromosomas en los nopales.

A Horacio Sandoval del Laboratorio de Computo por su ayuda en resolver los problemas técnicos con la computadora.

Al Dr. Rodolfo Garza por su apoyo en el laboratorio; al personal del laboratorio de Histología y Histoquímica por su ayuda y facilitarme utilizar aparatos y sustancias para llevar a cabo mi trabajo.

Al personal de la biblioteca, Ana María Talamantes, Susana Luna y Esther Ojeda por todas sus atenciones. A la maestra Diana Dorantes por su ayuda en la edición del resumen en inglés.

A todos mis compañeros de la maestría, gracias por esos buenos ratos de diversión y pláticas enriquecedoras.

A la Ing. Mariana Marín por su gran amistad y hacer de mi estancia en La Paz una grata experiencia.

A toda mi familia, a mis padres y hermanos y a mi abuelo por su apoyo incondicional.

A Nidia Carrillo por ofrecerme su amistad y cariño, sin ti no hubiera sido posible.

CONTENIDO

| | |
|---|------------|
| LISTA DE TABLAS | III |
| LISTA DE FIGURAS | III |
| 1. INTRODUCCIÓN | 1 |
| 2. ANTECEDENTES | 4 |
| 2.1 Clasificación | 4 |
| 2.2 La subfamilia Opuntioideae..... | 4 |
| 2.3 El género <i>Opuntia</i> en Baja California Sur..... | 7 |
| 2.4 Endemismos y conservación | 8 |
| 2.5 Importancia | 9 |
| 2.6 Citogenética | 10 |
| 2.7 El Cariotipo | 11 |
| 2.8 Índices de Asimetría | 12 |
| 3. JUSTIFICACIÓN | 15 |
| 4. HIPÓTESIS | 15 |
| 5. OBJETIVOS..... | 15 |
| 5.1 Objetivo General..... | 15 |
| 5.2 Objetivos Particulares | 15 |
| 6. CARACTERÍSTICAS DEL ÁREA DE ESTUDIO..... | 16 |
| 6.1 Localización | 16 |
| 6.2 Clima | 17 |
| 6.3 Geología y suelos | 18 |
| 6.4 Tipos de Vegetación | 20 |
| 7. MATERIALES Y MÉTODOS | 22 |
| 7.1 Análisis morfológico | 22 |
| 7.2 Estudio cromosómico..... | 26 |
| Mitosis | 26 |
| Análisis del Cariotipo..... | 27 |
| 8. RESULTADOS | 30 |
| 8.1 Análisis Morfológico | 30 |
| 8.2 Estudio cromosómico..... | 36 |

| | |
|--|------------|
| 9. DISCUSIÓN | 51 |
| 10. CONCLUSIONES | 59 |
| 11. Literatura Citada..... | 61 |
| ANEXO I | 69 |
| Revisión Taxonómica. | |
| Clave dicotómica para la identificación de las especies del género <i>Opuntia</i> en la Región de los Cabos, Baja California Sur, México. | |
| ANEXO II..... | 101 |
| Matriz Básica de Datos. Datos cualitativos utilizados en la en el análisis morfológico. | |
| ANEXO III | 104 |
| Análisis de cariotipo en nueve morfotipos de <i>Opuntia</i>. | |

LISTA DE TABLAS

| | |
|---|----|
| Tabla I. Riqueza de especies de nopales silvestres en México. | 6 |
| Tabla II. Estatus de conservación de las especies de <i>Opuntia</i> con distribución en la Región de los Cabos..... | 9 |
| Tabla III. Números cromosómicos reportados para las especies que se distribuyen en Baja California Sur..... | 11 |
| Tabla IV. Tipos y subtipos climáticos para la Región de Los Cabos..... | 18 |
| Tabla V. Atributos morfológicos (<i>traits</i>) utilizados en el análisis de conglomerados. | 24 |
| Tabla VI. Número cromosómico para las especies de <i>Opuntia</i> en la Región de los Cabos..... | 36 |

LISTA DE FIGURAS

| | |
|--|----|
| Figura 1. Ecorregiones de la península. | 16 |
| Figura 2. Tipos de climas de acuerdo al Mapa Digital de México V5.0 INEGI (2013). | 17 |
| Figura 3. Propuesta de historia geológica de Baja California. | 20 |
| Figura 4. Dendrograma de similitud mediante coeficiente de correlación como índice de similitud y agrupados mediante el algoritmo UPGMA..... | 32 |
| Figura 5. Mapas de distribución de especies y morfotipos en la península y la Región de Los Cabos. | 34 |
| Figura 6. Cariograma de <i>Opuntia tapona</i> mostrando once pares cromosómicos, organizados en orden descendente..... | 37 |
| Figura 7. Células en metafase y cariograma de <i>OTAP-AHU</i> | 39 |
| Figura 8. Microfotografía de células en metafase y cariograma de <i>O. lagunae</i> , ordenados en forma descendente. | 39 |
| Figura 9. Cariograma y microfotografía de células en metafase del morfotipo <i>OBRAV</i> | 41 |
| Figura 10. Microfotografía y cariograma de <i>Opuntia</i> sp. 1. | 42 |
| Figura 11. Microfotografía de cromosomas en células en metafase de <i>Opuntia</i> sp. 2..... | 43 |
| Figura 12. Microfotografía de cromosomas en célula metafásica del morfotipo <i>Opuntia</i> sp. 3. | 44 |
| Figura 13. Microfotografía de cromosomas en células metafásicas de <i>Opuntia</i> sp. 4..... | 45 |
| Figura 14. Microfotografía y cariograma de <i>Opuntia</i> sp. 5. | 47 |
| Figura 15. Diagramas de dispersión que indican la relación entre los índices de asimetría.. | 49 |
| Figura 16. Diagramas de dispersión que indican la relación entre los índices de asimetría.. | 50 |

| | |
|---|----|
| Figura 17. Análisis de riqueza de especies para la Región de los Cabos mediante un sistema de información geográfica. | 57 |
| Figura 18. Diagrama simplificado de los posibles padres putativos del híbrido pentaploide y Cladograma idealizado de la posible formación de las entidades propuestas. | 58 |
| Figura 19. Posible formación de una subespecie debido a cambios en el nivel de ploidía. | 58 |
| Figura 20. Árbol filogenético idealizado, mostrando la posible formación de las entidades propuestas. | 60 |

1. Introducción

Las cactáceas representan a una familia de plantas nativas del Continente Americano, cuya distribución se presenta desde Canadá hasta la Patagonia, con un número todavía impreciso de especies, pero estimado en alrededor de 1500 (Bravo-Hollis, 1978; Bravo-Hollis y Scheinvar, 1995), que en la región centro-norte de México encuentra uno de los centros de diversificación más importantes, particularmente de los géneros *Opuntia* y *Mammillaria*, cuyo número estimado de especies podría comprender un poco menos del 20% del total de la familia.

En términos generales, la familia Cactaceae Lindl., es un grupo de plantas emblemáticas de México (Hernández y Godínez, 1994; Mandujano *et al.*, 2002; Godínez-Álvarez y Ortega-Baes, 2007), además de que son componentes dominantes en la estructura y fisonomía de los ecosistemas áridos y semiáridos (Bravo-Hollis, 1978; Muñoz-Urias *et al.*, 2008). Es la quinta familia con el mayor número de especies y endemismos en el país (Rzedowski, 1978; Hernández y Godínez, 1994; Mandujano *et al.*, 2002).

La clasificación sistemática y el número de géneros y especies en las cactáceas es aún una tarea no resuelta, son varios los autores que han intentado un recuento para el grupo dentro del territorio nacional, de los más importantes: Bravo-Hollis (1978) y Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada (1991a, 1991b) reportan cerca de 774 especies; Hunt (1992) y Hernández y Godínez (1994) enlistan alrededor de 560 especies dentro de 48 géneros; Arias *et al.* (1997) y Valiente-Banuet y Godínez-Álvarez (2002) mencionan la presencia de 51 géneros y unas 850 especies; mientras que Guzmán *et al.* (2003) consideran 68 géneros y 689 especies.

El género *Opuntia* Mill. constituye uno de los grupos más diversos y complejos dentro de la familia, algunos autores estiman que hasta la fecha pueden incluirse de 191 a 215 especies (Hunt, 1999; Anderson, 2001). Es al mismo tiempo uno de los géneros de mayor representatividad y más amplia distribución en México, pues habita desde dunas costeras a bosques de coníferas. En nuestro país se distribuye principalmente en regiones semiáridas, bosques de encino, pastizales y bosques del trópico-seco (Starmer *et al.*, 2003). Sin

embargo, es en zonas áridas y semiáridas donde se observa la mayor riqueza de especies (Muñoz-Urías *et al.*, 2008). Scheinvar (2010) reconoce 93 especies silvestres de nopales (*Opuntia*, subgénero *Platyopuntia*, especies de tallos aplanados) dando relevancia a los desiertos Sonorense y Chihuahuense por presentar numerosas especies endémicas y microendémicas.

Los nopales son de gran importancia biológica, cultural, económica y social (Bravo-Hollis, 1978; Hernández y Godínez, 1994; Mandujano *et al.*, 2002; Reyes-Agüero *et al.*, 2005b). Forman parte de la dieta de invertebrados, reptiles, aves y mamíferos (Mellink y Riojas-López, 2002). Son utilizados de manera tradicional como alimento (en verdura y sus frutos, las tunas), medicamento (Bacardi-Gascon *et al.*, 2007), y han formado parte de la historia y el folclor mexicano, representándonos ante el mundo en el escudo nacional mexicano.

Cerca del 90% de la península de Baja California forma parte de la Provincia florística del Desierto Sonorense (Shreve y Wiggins, 1964), que de acuerdo a Rzedowski (1978) se ubica dentro de la región Xerofítica Mexicana. A su vez, la península se encuentra regionalizada en tres grandes sectores: Mediterráneo (norte), Desértico (centro) y la sureña Región de Los Cabos (González-Abraham *et al.*, 2010).

La Región de los Cabos, al extremo meridional de la península de Baja California, tiene una importancia biológica significativa. Las condiciones de aislamiento por distancia, aunado a la particular historia geológica que de acuerdo a ciertas evidencias permiten considerarla como una “isla migrante”, pues supone su origen en algún punto de la costa occidental mexicana a partir de la cual se ha desplazado durante millones de años hasta un reciente ensamble con el territorio peninsular (Durham y Allison, 1960), esta hipótesis constituye un argumento que ayuda a explicar el elevado endemismo en fauna y flora, pues ha permitido la prevalencia de procesos vicariantes al menos desde el Mioceno (Riddle *et al.*, 2000; Nason *et al.*, 2002).

Debido a la gran plasticidad fenotípica y la facilidad para la hibridación con otros taxa simpátricos, la taxonomía de algunos grupos de cactáceas es compleja, un claro ejemplo son los géneros *Opuntia* y *Cylindropuntia* (Rebman, 1995; Rebman y Pinkava, 2001).

Para resolver los problemas en la confusa taxonomía de los nopales basada en análisis de caracteres externos, los estudios citogenéticos a través del conteo cromosómico han sido de gran apoyo (Pinkava y McLeod, 1971; Pinkava *et al.*, 1973, 1977, 2001) al ser una herramienta eficaz para distinguir entre especies y determinar las poblaciones ancestrales de los híbridos (Raven, 1975; Rebman, 1995), además que proporcionan información importante en cuanto a las relaciones filogenéticas y la distribución de los individuos estudiados (Léia Acelkrad, 2011).

Para plantear alternativas en el uso y manejo de los recursos naturales, o bien para conservarlos, es preciso tener un claro conocimiento de la biodiversidad que habita en determinada región geográfica. Como una premisa elemental, es recomendable inventariar la riqueza de las especies en aquellas regiones poco conocidas o incluso de alta biodiversidad debido a posible presencia de las denominadas “especies crípticas”.

La expansión de las actividades humanas trae consigo presiones sobre los espacios silvestres, provocando amenazas en la biota. Una de las principales es la pérdida del hábitat, donde la destrucción, el deterioro y su fragmentación son provocados por la ampliación de la frontera agro-pecuaria, urbana, la instalación de infraestructura de desarrollo o la exploración y extracción minera. Otra de las amenazas son las invasiones biológicas por flora y fauna exóticas, que traen afectaciones a la biota nativa, como es la invasión de la palomilla del nopal, *Cactoblastis cactorum* (Soberon *et al.*, 2001).

En los diferentes estudios florísticos desarrollados en la península de Baja California, la cual en términos generales han sido importantes, la diversidad del género *Opuntia* parece haber sido soslayada, posiblemente por la dificultad que entraña el diferenciar entre especies y porque se requiere de observación detallada de los eventos fenológicos (Bravo-Hollis, 1978; Wiggins, 1980; León de la Luz *et al.*, 1999; Anderson, 2001). La presente investigación tiene como objetivo principal indagar sobre la diversidad de especies para los nopales (género *Opuntia*) en la Región de los Cabos, Baja California Sur. Además de los taxa bien conocidos, debido a observaciones en campo realizadas por el equipo de trabajo del Laboratorio de Botánica del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR) desde hace 25 años, a partir del reconocimiento de morfotipos, se hipotetiza que

un profundo análisis de estos podría significar el definir nuevas entidades taxonómicas no descritas para la ciencia (Shreve y Wiggins, 1964; Bravo-Hollis, 1978; Wiggins, 1980). Para corroborar la existencia de estas posibles nuevas entidades en la región de estudio se realizarán registros meticulosos de taxonomía morfológica auxiliada con la implementación de técnicas citogenéticas, conteo de cromosomas y análisis del cariotipo.

2. Antecedentes

2.1 Clasificación

La familia Cactaceae Lindl., está incluida en el orden Caryophyllales (Cuénoud *et al.*, 2002; APGIII, 2009). Es una familia nativa del continente Americano (Bravo-Hollis, 1978; Gibson y Nobel, 1990; Anderson, 2001), cuyo origen se ha estimado durante el Eoceno-Oligoceno, hace unos 35 millones de años, en ambientes compatibles con lo que hoy conocemos como trópico seco (Arakaki *et al.*, 2011).

La primera clasificación de la familia estuvo basada solamente en características morfológicas, realizada por Britton y Rose (1919-1923) quienes propusieron la existencia de 122 géneros ordenados en tres tribus: Pereskiae, Opuntiae y Cereae; posteriormente Berger (1926) y Backeberg (1958-1963) consideraron la existencia de hasta 233 géneros. Esta última clasificación es la que siguió Helia Bravo (1978) en su obra sobre las cactáceas de México, dividiendo la familia en tres subfamilias: Pereskioideae, Opuntioideae y Cereoideae; con 67 géneros. La más reciente verificación de los taxa de Cactaceae para el territorio mexicano es la realizada por Guzmán *et al.* (2003), reportando 68 géneros y 689 especies, quien se basa principalmente en las clasificación propuesta por Hunt (1999).

Los consensos sobre el número de géneros y especies más recientes para la familia, basados en las evidencias de la filogenia y sistemática molecular son aquellas realizadas por Barthlott y Hunt (1993), Anderson (2001) y Hunt (1999, 2006), dividiendo la familia en cuatro subfamilias: Pereskioideae, Maihuenoideae, Opuntioideae y Cactoideae.

2.2 La subfamilia Opuntioideae

De acuerdo a las clasificaciones modernas de las cactáceas, la subfamilia Opuntioideae es la segunda más extensa. En su filogenia se presentan cinco tribus (Wallace y Dickie, 2002;

Griffith y Porter, 2009): Austrocylindropuntieae, Tephrocactaeae, Pterocactaeae, Opuntieae y Cylindropuntieae, estos dos últimos constituyen los *nopales* y las *choyas*, con diez y siete géneros respectivamente (Bárcenas *et al.*, 2011).

La tribu Opuntieae forma un clado bien definido dentro de la subfamilia (Wallace y Dickie, 2002), la cual está constituida por los géneros *Brasiliopuntia* (K. Schumann) A. Berg., *Consolea* Lemaire, *Miqueliopuntia* Friç ex F. Ritter, *Nopalea* Salm-Dyck, *Opuntia* Mill., *Salmiopuntia* Friç ex Guiggi, *Tacinga* Britton & Rose y *Tunilla* Hunt & Illiff. (Majure *et al.*, 2012b).

Opuntia (en lo sucesivo *Opuntia sensu stricto*) consideraba hasta 13 subgéneros (por ejemplo Benson, 1982) pero debido a las tendencias de las clasificaciones modernas fue reducida en número y separada en varios géneros hoy en día ya reconocidos, por ejemplo *Austrocylindropuntia*, Backeb., *Brasiliopuntia* (K. Schum.) A. Berger, y *Cylindropuntia* (Engelm.) F. M. Kunth (Anderson, 2001).

El género *Opuntia s.s.*, llamado *Platyopuntia* por Britton y Rose (1920) por sus cladodios planos y alargados en forma de raqueta, es el género más representativo y el que presenta la mayor diversidad de especies (Anderson, 2001). Su circunscripción aun no está del todo clara y los estudios moleculares demuestran la existencia de taxa polifiléticos (Wallace y Dickie, 2002; Griffith y Porter, 2009; Bárcenas *et al.*, 2011; Hernández-Hernández *et al.*, 2011; Majure *et al.*, 2012b). Por ejemplo *Consolea* y *Nopalea*, que presentan una morfología floral distintiva (Anderson, 2001; Rebman, 2002), pero mediante ciertos marcadores moleculares se anidan dentro del clado *Opuntia* (Wallace y Dickie, 2002; Griffith y Porter, 2009; Bárcenas *et al.*, 2011; Hernández-Hernández *et al.*, 2011; Majure *et al.*, 2012b). Sin embargo, con otros marcadores moleculares (Griffith, 2003, 2004a) y cromosómicos (Negrón-Ortiz, 2007) colocan a *Consolea* en un lugar diferente con respecto a *Opuntia*.

De aquí en adelante se hará referencia al género *Opuntia* en sentido estricto, para aquellas plantas que tienen:

- artículos aplanados en forma de raqueta, llamados también cladodios o pencas;
- hojas cónicas prontamente caducas, solo en la etapa temprana de los cladodios;

- Areolas con pelos o fieltro blanco;
- glóquidas (ahuates) numerosas;
- espinas sin vaina;
- flores hermafroditas que surgen de una areola (generalmente de las superiores);
- ovario ínfero con numerosos óvulos, rodeado de un pericarpelo con areolas con numerosas glóquidas y algunas espinas.

El término *Opuntia* fue acuñado por primera vez por Joseph Pitton de Tournefort en 1700, pero la publicación válida del nombre fue realizada por Philip Miller en 1754 (Anderson, 2001). Según Britton y Rose (1920) es probable que el término haga referencia a una zona de la antigua Grecia denominada “Opus” en la región de Leócrida, Beocia, en donde crecían ciertas plantas suculentas semejantes a cactus, sin embargo otros autores remontan el nombre a Plinio (29 a 73 AC) quien llamo “Opuncia” a una planta que crecía cerca de Opuns, India, (Bravo-Hollis, 1978), aunque otros creen que provenga del vocablo “opun” de los indios Papago (Defelice, 2004).

Nuestro país es reconocido como el centro más importante de diversidad de nopales (Bravo-Hollis, 1978; Anderson, 2001), donde el recuento más actual realizado por Scheinvar (2010) reconoce 93 especies silvestres. Esta riqueza varía según los autores dedicados a descifrar la complejidad taxonómica del género (Tabla I). La gran variación morfológica, la hibridación y poliploidía hacen que la delimitación de especies sea un reto para los taxónomos (Bravo-Hollis, 1978; Cota *et al.*, 1996; Rebman y Pinkava, 2001).

Tabla I. Riqueza de especies de nopales silvestres en México.

| Autores | (Britton y Rose, 1920) | (Bravo-Hollis, 1978) | (Hunt, 1999) | (Anderson, 2001) | (Guzmán <i>et al.</i> , 2003) | (Scheinvar, 2010; Léia Acelkrad, 2011) |
|----------|------------------------|----------------------|--------------|------------------|-------------------------------|--|
| Especies | 58 | 66* | 93 | 181 | 83** | 93 |

*mas 34 infra especies **mas 8 infra especies. Modificado de Esparza-Sandoval, 2010

La hibridación entre especies parece ser un proceso común en la evolución de las plantas superiores (Anderson y Stebbins, 1954; Stebbins, 1959; Soltis y Soltis, 2009) y en *Opuntia* parece ser uno de los principales mecanismos de especiación (Rebman y Pinkava, 2001;

Pinkava, 2002), lo cual contribuye a la complejidad de su taxonomía. La denominada “evolución reticular”, resultado de hibridaciones interespecíficas, y la tendencia a la poliploidía son muy marcadas en este grupo, produciendo nuevos fenotipos e incrementando el número de morfotipos, pudiendo jugar así, en el largo plazo, un rol importante en la evolución del género (Majure *et al.*, 2012b).

2.3 El género *Opuntia* en Baja California Sur

El origen de *Opuntia* se considera que pudo haber ocurrido en Sudamérica (Majure *et al.*, 2012b) para después dispersarse a las zonas áridas del oeste de Norte América durante el Plioceno y el Pleistoceno temprano (Arakaki *et al.*, 2011).

El oeste de Norte América es la zona en la que se considera la radiación más importante para los nopales (Majure *et al.*, 2012b). La península de Baja California es considerada como parte del Desierto Sonorense (Shreve y Wiggins, 1964), una de las regiones áridas con mayor riqueza potencial de especies dentro de *Opuntia* (Powell y Weedin, 2004).

Sin embargo, en el estudio de la flora de la península de Baja California concluido por Wiggins (1980) se reporta la presencia de solo diez especies de nopales; nueve de ellas silvestres y una cultivada (*Opuntia ficus-indica*). Las especies silvestres *Opuntia basilaris*, *O. chlorotica*, *O. littoralis*, *O. megacarpa* y *O. megacantha* se distribuyen en el norte de la península, al norte del paralelo 28. Mientras que hacia el sur del mismo paralelo, desde la parte sur del Desierto de Vizcaíno, Sierra La Giganta y la Región de Los Cabos se consignó la existencia de las especies *O. bravoana*, *O. taponae*, *O. pubescens* (reportada con el nombre de *O. pumila*), *O. lagunae* y *O. pycnantha*; estas dos últimas microendémicas (Scheinvar, 2010) ya que están estrechamente restringidas en su distribución, una a un sector de la Sierra de La Laguna y la otra a bahía Magdalena, respectivamente.

Para la Región de Los Cabos, León de la Luz *et al.* (1999) reportaron tres especies de nopales, *Opuntia bravoana*, *O. lagunae* y *O. taponae*. La distribución de *O. lagunae* se restringe a las partes altas de la Sierra La Laguna sobre altitudes mayores a 1700 msnm. *O. bravoana* parece tener una distribución más amplia, ocurriendo sobre las laderas de Sierra La Laguna con Selva Baja Caducifolia presentando un rango altitudinal de los 50 a los 1000 msnm. La de mayor rango de distribución parece ser *O. taponae* con un rango

altitudinal desde el nivel del mar hasta los 500 msnm en la sierra La Giganta, Región de los Cabos e islas del sur del Golfo de California (Domínguez-Cadena, 2003).

Sin embargo, Domínguez-Cadena (2003) ya hace mención de la presencia de morfotipos que podrían ser categorizados dentro de variedades, subespecies o formas híbridas, donde las variaciones morfológicas, como la notoria ausencia de espinas, son rasgos que pueden ser utilizados para diferenciarlas de las ya documentadas.

La península de Baja California y la Región de los Cabos en particular, tienen una relevancia biológica significativa. Estudios sobre la estructura genética de las poblaciones en diferentes grupos biológicos, mamíferos, aves, reptiles y anfibios (Riddle *et al.*, 2000) y la cactácea *Lophocereus schottii* (Nason *et al.*, 2002) sugieren que el aislamiento por eventos vicariantes ha promovido la heterogeneidad genética y la formación de subespecies.

Las condiciones de aislamiento geográfico, más las condiciones altamente selectivas impuestas por un clima seco (Stebbins, 1952; Anderson y Stebbins, 1954), y la hibridación entre poblaciones de *Opuntia* (Rebman y Pinkava, 2001, Majure *et al.*, 2012) sin duda han favorecido la especiación en este grupo de vegetales. La aridez ha sido tradicionalmente considerada como el principal factor ambiental correlacionado con el endemismo en México (Stebbins, 1952; Rzedowski, 1973; Godínez-Álvarez y Ortega-Baes, 2007). La presencia de zonas áridas desde tiempos remotos, terciario temprano, ha permitido el origen y la evolución de linajes de plantas xerofitas, de ahí los altos niveles de endemismos que se encuentran en estas zonas (Rzedowski, 1973).

2.4 Endemismos y conservación

México es un país mega diverso (Ramamoorthy, 1993), donde se considera que el 70-80% de las especies descritas para la familia Cactaceae son endémicas al país (Hernández y Godínez, 1994; Jiménez Sierra, 2011).

Para la península de Baja California alrededor de 850 taxa de plantas, entre el 23 y 30% de la flora son endémicas (Wiggins, 1980; Rebman, 2001; Rebman y Roberts, 2012), donde las cactáceas son uno de los grupos con mayor índice de endemismo con más del 70% de las especies. Dentro de los géneros con mayor número de endemismos se encuentra

Mammillaria con 29 especies endémicas de 32 reportadas y *Cylindropuntia* con 10 especies de 19 conocidas (Rebman, 2001).

Para las especies de *Opuntia* con distribución en la Región de los Cabos, solo la especie *Opuntia bravoana* está incluida en la norma oficial mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010 (Anónimo, 2010), como endémica y sujeta a protección especial (Pr) (Tabla II).

Mientras que todas las cactáceas con distribución en México están dentro del Apéndice II del CITES, que son aquellas especies que no están necesariamente en peligro de extinción pero que su comercio debe regularse para evitar riesgos a su supervivencia (Hunt, 1999).

Tabla II. Estatus de conservación de las especies de *Opuntia* con distribución en la Región de los Cabos.

| | Lista roja IUCN (2013) | CITES | NOM-059-SEMARNAT-2010 |
|--------------------------|------------------------|-------------|---|
| <i>Opuntia bravoana</i> | Baja preocupación* | Apéndice II | Endémica, sujeta a protección especial (Pr) |
| <i>Opuntia tapona</i> | ----- | Apéndice II | ----- |
| <i>Opuntia lagunae</i> | Baja preocupación | Apéndice II | ----- |
| <i>Opuntia pubescens</i> | Baja preocupación | Apéndice II | ----- |
| <i>Opuntia pycnantha</i> | Baja preocupación | Apéndice II | ----- |

* Traducción de low concern

2.5 Importancia

Los nopales son un importante recurso biológico para los habitantes de las zonas áridas y semiáridas. Se han encontrado evidencias que respaldan el uso de estos vegetales, por los humanos, desde hace más de 9000 años (Callen, 1966 en Reyes-Agüero *et al.*, 2005a). La altiplanicie meridional Mexicana es reconocida como el principal centro de domesticación de los nopales (Reyes-Agüero *et al.* 2005a).

Estas plantas tienen una amplia gama de utilidades: alimento, medicinal, forraje; históricamente han sido el hospedante para el cultivo del insecto de la grana cochinilla (*Dactylopius coccus*), del cual se extrae intensivamente el colorante carmín (Bravo-Hollis 1978; Reyes-Agüero *et al.*, 2005a; Reyes-Agüero *et al.* 2005). Recientemente se han diversificado en donde se han reportado hasta más de 20 usos distintos (Bravo-Hollis y

Scheinvar, 1995; Rodríguez Salazar y Nava Cedillo, 1998). Uno de los usos más destacados es donde estas plantas son parte de un tratamiento médico y de cuidado nutricional donde se constata que reducen los niveles de glucosa y colesterol en sangre después de ser ingeridos (Bacardi-Gascon *et al.*, 2007), por lo que se proponen como una alternativa natural para el tratamiento de la *diabetes mellitus* (Gutiérrez, 1998; Bacardi-Gascon *et al.*, 2007).

Los nopales cumplen una función ecológica importante al dar alimento a una gran variedad de vertebrados. Mellink y Riojas-López (2002) mencionan que diversas especies del género *Opuntia* forman parte de la dieta de al menos 68 especies de vertebrados.

El género *Opuntia* ha sido objeto de estudio de distintas maneras, demostrando que existe interés en conocer lo mejor posible a este grupo de plantas. Entre los estudios más relevantes se encuentran los que se enfocan en la diversidad, taxonomía y sistemática (Bravo-Hollis, 1978; Pinkava y Parfitt, 1982; Gibson y Nobel, 1990; Anderson, 2001; Rebman y Pinkava, 2001), filogenias mediante marcadores moleculares y de código genético (Griffith y Porter, 2009; Caruso *et al.*, 2010; Bárcenas *et al.*, 2011; Yesson *et al.*, 2011), diversidad genética (García-Zambrano *et al.*, 2006), tamaño del genoma y niveles de ploidía (Segura *et al.*, 2007) origen, domesticación y variedades cultivadas (Kiesling, 1998; Griffith, 2004; Reyes-Agüero *et al.*, 2005), citogenética (Pinkava y McLeod, 1971; Pinkava *et al.*, 1973, 1977, 1985; Pinkava y Parfitt, 1982; Bandyopadhyay y Sharma, 2000; Palomino and Heras, 2001; Baker *et al.*, 2009), biología reproductiva (Reyes-Agüero *et al.*, 2006), anatomía (Conde, 1975; Pimienta-Barrios *et al.*, 2003), morfología (Reyes-Agüero *et al.*, 2005a; Reyes-Agüero *et al.*, 2005; Muñoz-Urias *et al.*, 2008) ecología (Anderson *et al.*, 2004), aprovechamiento y cultivo (Sáenz *et al.*, 2006).

2.6 Citogenética

Los estudios citogenéticos han permitido realizar valiosos aportes al conocimiento de los mecanismos de aislamiento reproductivo y modos de especiación en plantas, contribuyendo a la resolución del origen y la evolución de distintos grupos taxonómicos (Poggio y Naranjo, 2004).

En la familia Cactaceae la base cromosómica es $x=11$ (Pinkava *et al.* 1985), diploides ($2n=2x=22$). La subfamilia Opuntioideae y el género *Opuntia* han sido objeto de estudios citogenéticos determinando el número cromosómico de varias especies y resolviendo algunos problemas taxonómicos (Pinkava y McLeod, 1971; Pinkava *et al.*, 1973, 1977, 1985; Ross, 1981; Pinkava y Parfitt, 1982; Weedon *et al.*, 1989; Palomino y Heras, 2001; Pinkava, 2002; Rebman, 2002; Segura *et al.*, 2007; Baker *et al.*, 2009; Majure *et al.*, 2012a).

Tabla III. Números cromosómicos reportados para las especies que se distribuyen en Baja California Sur.

| Especie | Autor | Número cromosómico |
|------------------------------|------------------------------|---------------------------|
| <i>*Opuntia comonduensis</i> | Baker <i>et al.</i> (2009) | $2n=22$ |
| <i>O. tapona</i> | Pinkava <i>et al.</i> (1998) | $n=11, 2n=22$ |
| | Rebman 1661 (1993) | $n= 11$ |
| | Baker y Johnson 8755 (1992) | $n= 11$ |
| <i>O. lagunae</i> | | ----- |
| <i>O. bravoana</i> | Yuasa <i>et al.</i> (1973) | $2n= 66$ |

* Con dudas taxonómicas.

Un gran reto para los taxónomos resulta ser la gran variación morfológica e hibridación inter-específica que presentan estas plantas en condición silvestre (Anderson, 2001; Pinkava *et al.*, 2001). Los análisis del cariotipo, comportamiento meiótico y poliploidías, permiten conocer la variación intra e inter- específica, así como su significado adaptativo y hacer inferencias sobre patrones de especiación (Poggio y Naranjo, 2004; Majure *et al.*, 2012a).

Es por esto que para entender las relaciones filogenéticas entre los nopales silvestres mexicanos, con énfasis en las especies microendémicas son necesarios los estudios citogenéticos, moleculares y de dinámica de poblaciones (Scheinvar, 2010).

2.7 El Cariotipo

El cariotipo está definido por el número de cromosomas y otros marcadores visibles como el tamaño del cromosoma y la posición del centrómero. Siendo posible hacer la

diferenciación y la clasificación morfológica de los cromosomas durante la metafase celular, fase en la que los cromosomas alcanzan su máximo grado de condensación.

El centrómero, región estrecha con una posición específica en el cromosoma, es uno de los marcadores visibles más utilizados para la clasificación de los cromosomas (Levan *et al.*, 1964). La posición del centrómero está definida por la relación entre las longitudes de los brazos cromosómicos. Levan *et al.* (1964) propuso la clasificación de los cromosomas en base a la posición del centrómero, cuando se encuentra en el centro del cromosoma y la longitud de los brazos es la misma se denominan cromosomas metacéntricos; submetacéntricos cuando el centrómero da lugar a un brazo ligeramente más corto que el otro; telocéntricos cuando el centrómero se encuentra en el extremo; y acrocéntrico cuando se posiciona cerca del extremo; dando lugar a un brazo mucho más corto y otro muy largo.

Las características del cariotipo son constantes para las especies y pueden utilizarse, al igual que la morfología externa, para diferenciar distintas categorías taxonómicas. El análisis comparativo de los cariotipos puede mostrar diferencias entre las especies y también puede dar indicios de como surgieron estas diferencias en el transcurso de su desarrollo (García-Velázquez, 1990).

La forma de representar gráficamente los cariotipos se puede hacer de dos maneras: cariogramas, que son dibujos de cada uno de los cromosomas del complemento cromosómico y ordenado en forma descendente; y otra forma es el ideograma, el cual es la representación diagramática del cariotipo mediante barras o líneas para indicar la posición relativa de las constricciones primarias y secundarias (García-Velázquez, 1990).

2.8 Índices de Asimetría

De los estudios cromosómicos se puede obtener una gran cantidad de información, que va desde el número cromosómico, estructura del cariotipo, índices de asimetría del cariotipo, bandeos cromosómicos, técnicas de hibridación *in situ* (FISH, GISH) y tinción cromosómica (Stace, 2000; Guerra, 2008; Peruzzi y Eroğlu, 2013).

Una de las técnicas más utilizadas para la comparación entre cariotipos es la estimación del “índice de asimetría cromosómica” (Peruzzi y Eroğlu, 2013). Este concepto está compuesto

por dos estimaciones: asimetría intracromosomal e intercromosomal (Paszko, 2006; Peruzzi y Eroğlu, 2013), que permiten caracterizar el genotipo de una especie o grupo de especies. Estas estimaciones son la manera más efectiva de expresar la morfología del cariotipo, además que permiten hacer una clasificación y compararlos con otras especies (Stebbins, 1971; Zuo y Yuan, 2011).

La asimetría intracromosomal mide la heterogeneidad entre tamaños de cromosomas dentro de un complemento; mientras que la asimetría intercromosomal describe la variación de la posición del centrómero en el cromosoma dentro del complemento.

Un cariotipo simétrico es aquel que está constituido por cromosomas del mismo tamaño o que el centrómero se encuentre en la región media del cromosoma, mientras que un cariotipo asimétrico lo constituyen cromosomas de diferente tamaño y/o donde el centrómero se encuentra en regiones submedias, subterminal o terminal (Levan *et al.*, 1964; Stebbins, 1971).

La asimetría en los cromosomas está dada por la variación en la longitud de los cromosomas y en la posición del centrómero (Paszko, 2006). Este mismo autor hace la revisión de siete índices cromosómicos propuestos por diferentes autores y concluyó que para determinar el grado de asimetría es fundamental tomar en cuenta la asimetría entre los cromosomas del cariotipo, es decir la asimetría intercromosomal, combinada con la asimetría intracromosomal que expresa la variación morfológica entre los cromosomas, derivada de la proporción de los brazos.

De esta forma los índices de asimetría que representan de mejor manera la variación son los propuestos por Romero Zarco (1986) y Paszko (2006). El primero denominado A2 proporciona una estimación de la variación en la longitud total de los cromosomas; mientras que el segundo, llamado AI, mide la heterogeneidad en la posición del centrómero y la longitud del cromosoma en un cariotipo. Desde el punto de vista estadístico, estos dos parámetros, son más sensibles para evaluar adecuadamente la variación entre las longitudes de los cromosomas en un complemento (Paszko, 2006).

Las críticas y las propuestas más recientes para la estimación de los índices de asimetría intra e intercromosomal son las descritas por Zuo y Yuan (2011) y Peruzzi y Eroğlu (2013). Estos dos autores indican que para determinar la asimetría intercromosomal es mejor utilizar el “Coeficiente de Variación del Tamaño total del Cromosoma” (*Coefficient of Variation of Chromosome Length*), parámetro estadístico correcto que captura la mínima variación entre el tamaño de los cromosomas; y para la asimetría intracromosomal es mejor utilizar la “Media de la Asimetría Centromérica” (*Mean Centromeric Asymmetry*), la cual se estima calculando la diferencia del tamaño relativo del brazo largo y brazo corto.

3. Justificación

Debido a la observación de varios morfotipos de nopales silvestres en la Región de Los Cabos, BCS, cuya identidad no satisface las características diagnósticas de las especies hasta ahora reportadas para la zona, es que se hace necesario aplicar metódicamente estudios morfológicos y citogenéticos, de modo que sea posible delimitar los taxa existentes e incluso evidenciar nuevas entidades.

4. Hipótesis

- La variación morfológica y cariológica observada en el género *Opuntia* en la Región de los Cabos, comprende más de tres taxa de los que se reconocen actualmente.

5. Objetivos

5.1 Objetivo general

- Realizar estudios morfológicos y citogenéticos que permitan confirmar el número de especies del género *Opuntia* que ocurren en la Región de los Cabos, así como afirmar la presencia de morfotipos, que de acuerdo a sus características propias pudieran considerarse como especies nuevas.

5.2 Objetivos particulares

- Realizar una colecta exhaustiva del género *Opuntia* en la Región de Los Cabos, basada en la obtención de material vegetativo y reproductivo para lograr un análisis morfológico específico de las estructuras diagnósticas.
- Utilizar técnicas citogenéticas como auxiliares a los tradicionales métodos morfológicos.
- Determinar mediante la integración de la morfología y citogenética los morfotipos aun no identificados.
- Construir una clave dicotómica para la identificación de las especies del género *Opuntia* para la Región de los Cabos.

6. Características del área de estudio

6.1 Localización

La Región de Los Cabos se encuentra en el extremo sur de la península de Baja California, bajo la línea del trópico de cáncer ($23^{\circ} 27' N$; Figura 1). Esta región está integrada por el municipio de La Paz en su parte norte y central, mientras que en la parte sur-sureste por el municipio de Los Cabos. Al este limita con el golfo de California y al oeste con el océano Pacífico.

Es una ecorregión tropical dentro de la península (González-Abraham *et al.*, 2010) identificada mediante componentes florísticos y geológicos (León de la Luz *et al.*, 1999, 2000). La falla de La Paz, sirve como la frontera que separa los sedimentos de origen granítico en la Región de Los Cabos de los basaltos volcánicos de la Sierra La Giganta (León de la Luz *et al.*, 1999, 2000; González-Abraham *et al.*, 2010), la cual se encuentra marcada como una línea que parte de La Ensenada Coyote en el golfo hasta Todos Santos en la costa pacífica.

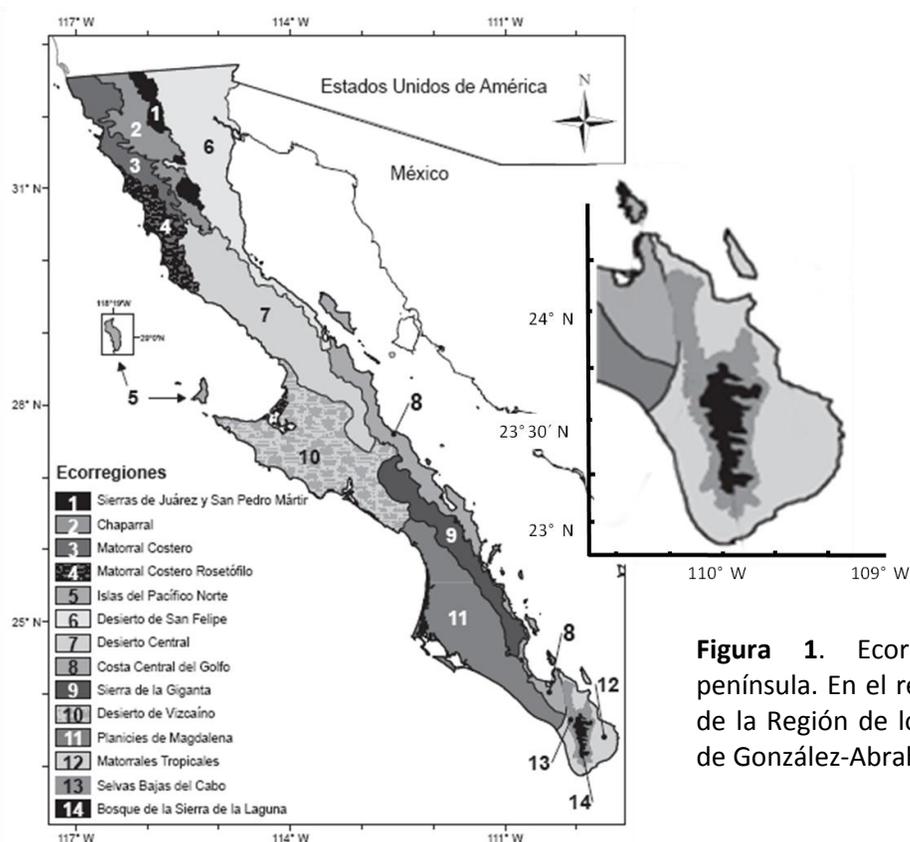


Figura 1. Ecorregiones de la península. En el recuadro ubicación de la Región de los Cabos (tomado de González-Abraham *et al.*, 2010).

6.2 Clima

De características tropicales, la de Los Cabos es una de las regiones que reciben mayor precipitación pluvial dentro de la península (González-Abraham *et al.*, 2010), debido a que muestra un régimen de lluvias de verano causadas por la aproximación de tormentas tropicales y huracanes que se acercan a la península, además de presentar algunas lluvias en invierno, debido a masas frías provenientes del norte (León de la Luz *et al.*, 1999).

Dentro de la región de Los Cabos se presentan diferentes tipos y subtipos de climas que están influenciados por la altitud (Figura 2). La descripción está basada en el mapa climático de CONABIO (2001) y las adaptaciones a México de la clasificación de Köeppen realizadas por García (1973). Dentro de la tabla IV se definen los tipos y subtipos de acuerdo al gradiente altitudinal.



Figura 2. Tipos de climas de acuerdo al Mapa Digital de México V5.0 INEGI (2013).

Tabla IV. Tipos y subtipos climáticos para la Región de Los Cabos. De acuerdo a CONABIO (2001) y García (1973). Ir a la Figura 2 para ver la distribución de los climas dentro de la Región de los Cabos.

| Altitud msnm | Tipos de clima | Características |
|---------------------|--|------------------------|
| 0 – 500 | BWh(x [^]), BW(h [^])w, BWhw | Muy árido – cálido |
| 500 – 800 | BS ₀ (h [^])w, BS ₀ hw | Semiárido – cálido |
| 800 – 1400 | BS ₁ kw, BS ₁ h(w) | Semiárido – semicálido |
| > 1400 | C(w ₀), C(w ₁) | Templado – subhúmedo |

Dentro de estos, solo en los tipos C se presentan heladas invernales durante la madrugada. El gradiente de lluvia promedio anual es de 150 mm en la costa, hasta 720 mm en las mayores elevaciones.

6.3 Geología y suelos

Existen la hipótesis de que el batolito granítico que compone la Región de Los Cabos formó parte de la costa occidental mexicana donde hoy son los estados de Jalisco y Nayarit durante el Mioceno tardío (Durham y Allison, 1960; Carreño y Helenes, 2002; Cody *et al.*, 2002; Figura 3).

Por razones explicadas dentro del contexto de la teoría general de la deriva continental, durante los últimos millones de años la placa geológica correspondiente a la Región de Los Cabos se ha venido desplazando hacia el noroeste, separándose desde la costa occidental de México, hecho que ha permitido, aunado con otros más (vulcanismo local, erosión costera), la conformación de la actual Península de Baja California y el Golfo de California (Murphy y Aguirre-Léon, 2002). En las últimas décadas se ha explicado dicha separación del macizo continental por movimientos tectónicos de las placas del Pacífico y de Norteamérica a lo largo de la falla de San Andrés (Stock y Hodges, 1989).

Hace unos 10 millones de años (Ma), al inicio del Mioceno, la porción sur de la península existía como un archipiélago de islas, como hoy en día son las Islas Tres Marías (Murphy y Aguirre-Léon, 2002), este bloque fue desplazándose hacia el noroeste hasta quedar ensamblada con la península hacia el inicio del Plioceno, alrededor de 5-3 Ma (Durham y Allison, 1960; Murphy y Aguirre-Léon, 2002; Figura 3). El período de tiempo de aislamiento sin duda ha sido un importante factor que ha permitido el desarrollo alopátrico de nuevos linajes de organismos dentro de esta región.

Para La Región de Los Cabos se distinguen diferentes geoformas: montañas, pies de monte o bajadas, pies de monte con lomeríos y planicies aluviales (Hammond, 1954). La región está caracterizada por una cadena montañosa de roca granítica que se extiende de norte a sur, que reciben diferentes nombres locales como la sierra de Las Cacachilas, La Trinchera, La Victoria, La Laguna y San Lázaro (León de la Luz *et al.*, 1999).

En las laderas de las montañas los suelos están integrados por litosoles con escasa materia orgánica, derivados de la intemperización de la roca madre; mientras que en las laderas, pies de monte, mesetas, planicies y franjas costeras, los suelos son profundos y jóvenes (regosoles y fluvisoles) debido a los depósitos aluviales derivados de las mismas rocas que integran las montañas, con textura arenosa dominante sobre el limo y la arcilla, aunque en algunos paleosuelos se caracterizan por la dominancia de arcilla roja que son explotados como bancos de material con distintos propósitos.

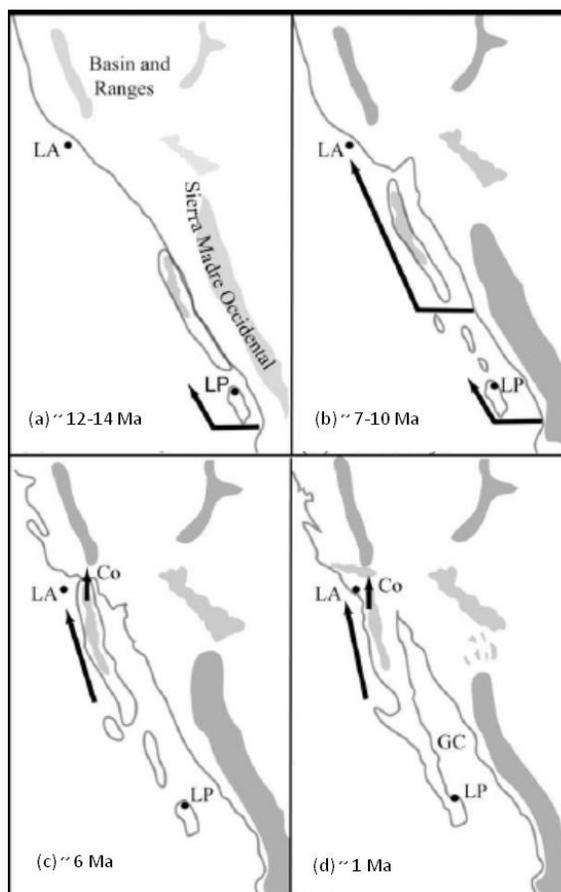


Figura 3. Propuesta de historia geológica de Baja California. (a) La península y la región del Cabo se separan del continente como eventos independientes. (b) La sección de la península se separa del continente y se mueve en sentido noroeste. (c) Colisión de la porción peninsular con Norte América (Co), el golfo alcanza el sur de California. (d) La península integra como una sola masa de tierra formando el Golfo de California (GC). Regiones oscuras indican sistemas montañosos. Puntos de referencia LA: Los Ángeles; LP: La Paz. Tomado de (Mulcahy y Macey, 2009).

6.4 Tipos de Vegetación

Las características fisionómicas de la vegetación comprenden bosques templados secos, bosques tropicales caducifolios y matorrales xéricos (Arriaga y León de la Luz, 1989; León de la Luz *et al.*, 1999, 2000). Los tipos de vegetación se describen de acuerdo a lo propuesto por Arriaga y León de la Luz (1989); León de la Luz y Domínguez-Cadena (1989); León de la Luz *et al.* (1999, 2000, 2012), que se resumen a continuación.

Bosque de Pino-Encino

Debido al aislamiento durante la historia geológica de esta zona, estos bosques templados presentan un alto grado de endemismo (León de la Luz y Domínguez-Cadena, 1989; Rebman y Roberts, 2012). Esta comunidad se encuentra en las elevaciones de Sierra La Laguna (1500-2200 msnm), donde las especies dominantes son: *Pinus lagunae*, *Arbutus peninsulare*, *Nolina beldingii* y *Quercus devia*.

Bosque de Encino

Ubicado entre 1000 y 1500 m de elevación se encuentra este tipo de vegetación. Dominado por especies arborescentes como: *Quercus tuberculata* *Q. albocincta*, *Brahea brandegeei*, *Acacia goldmanii*, *Dodonea viscosa* y *Mimosa lagunensis*. También se encuentran especies riparias como *Populus brandegeei* var. *glabra*, *Salix lasiolepis* y *Washingtonia robusta*.

Selva Baja Caducifolia

Se encuentra en los cañones y laderas de las montañas de la región de Los Cabos desde los 500 a los 1000 msnm. Es una comunidad vegetal única en la península, la mayor parte de sus componentes presenta una temporada sin hojas de alrededor de 7-9 meses. Dentro de sus componentes se encuentran: *Erythrina flabelliformis*, *Albizia occidentalis*, *Jatropha vernicosa*, *Lysiloma microphyllum*, *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Plumeria acutifolia* y *Senna atomaria* (León de la Luz *et al.*, 2012).

Matorral Sarcocaulle

Corresponde a la vegetación dominante, ocupa desde pocos metros de elevación hasta los 500 m. Se presenta principalmente en planicies aluviales y lomeríos. Sus componentes presentan tallos suculentos o semi-suculentos (*sarco*= carnosos) y en ocasiones cortezas exfoliantes como algunas *Bursera*. Algunos de sus principales representantes son: *Bursera microphylla*, *B. hindsiana*, *Cylindropuntia cholla*, *Cyrtocarpa edulis*, *Fouquieria diguetii*, *Jatropha cinerea*, *J. cuneata*, *Prosopis articulata*, *Pachycereus pringlei*, *Stenocereus gummosus* y *S. thurberi*.

Vegetación Costera

Se encuentra en dos tipos de ambientes: a) playas y dunas costeras, y b) salitrales y manglares. Las especies características son: *Rizophora mangle*, *Avicennia germinans*, *Laguncularia racemosa*, *Maythenus phyllanthoides*, *Suadea nigra*, *Allenrolfea occidentalis*, *Salicornia* spp. y *Batis marítima*. Las especies de playas pertenecen a varias familias, las más constantes son gramíneas como, *Jouvea pilosa* y *Sporobolus virginica*, así como las suculentas postradas *Sessuvium portulacastrum*, *Euphorbia leucophylla* y *Abronia marítima*.

7. Materiales y Métodos

Durante la primavera de 2012 a la primavera de 2013 se visitaron localidades donde previamente el personal del herbario HCIB habían registrado históricamente la presencia de morfotipos de *Opuntia* que no habían sido determinados hasta especie, o donde había duda razonable de su verdadera identidad taxonómica (Anexo IV). Cada individuo colectado se geo-referenció y se anotaron sus características morfológicas tanto vegetativas como reproductivas, de las cuales se tomaron datos cuantitativos y cualitativos además de características descriptivas del hábitat, complementados con la revisión de ejemplares de herbario.

Los especímenes fueron colectados por triplicado para depositarse como referencia en los herbarios HCIB del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR); Herbario Nacional MEXU de la Universidad Nacional Autónoma de México y SD Herbarium del Museo de Historia Natural de San Diego, EU.

El método para esta revisión taxonómica se divide en dos rubros: 1. Análisis morfológico y 2. Estudio cromosómico.

7.1 Análisis morfológico

Se llevo a cabo un análisis morfológico mediante taxonomía numérica, la cual permite el agrupamiento de unidades taxonómicas mediante el uso de métodos numéricos, basados en

estados de caracteres (Sneath y Sokal, 1973). El análisis fenético nos permite conocer los niveles de semejanza entre los taxa examinados pero sin reflejar su filogenia. La finalidad de realizar el análisis morfológico mediante técnicas fenéticas es el de contar con argumentos adicionales y complementarios a los fisonómicos y citogenéticos que permitan delimitar las especies de *Opuntia* que ocurren en la Región de los Cabos.

Los morfotipos fueron definidos como una unidad taxonómica operativa (OTU's), obteniendo un total de 17 morfotipos definidos *a priori*. Se estudiaron los caracteres morfológicos con mayor peso para la identificación taxonómica, de los cuales se definieron 69 variables cualitativas. Los atributos morfológicos (*traits*) se definieron tomando en cuenta descripciones botánicas (Bravo-Hollis, 1978; Sánchez y Villaseñor, 1994) y caracterizaciones morfológicas del género (Reyes-Agüero *et al.*, 2005a; Peña-Valdivia *et al.*, 2008).

Para que las variables tuvieran el mismo peso, los caracteres morfológicos definidos fueron codificados a valores binarios de ausencia (0) o presencia (1), y valores múltiples "0", "1", "2", para aquellos caracteres que presentaban el carácter multiestado (Tabla V). La comparación de frecuencias de caracteres cualitativos y la gama de valores de caracteres cuantitativos y de variables discretas, serán la guía en la búsqueda de caracteres potencialmente diagnósticos.

Para el análisis estadístico solo fueron considerados aquellos especímenes que contaran con datos tanto de características vegetativas como reproductivas (flor y fruto).

Se realizó un análisis de conglomerados (*clusters*), para encontrar grupos jerárquicos en los conjuntos de datos multivariantes, dando como resultado los niveles de semejanza o afinidad entre los morfotipos. El análisis de los datos se llevo a cabo mediante el programa NTSYSpc 2.1 (Rohlf, 2000) y el programa estadístico *Past* (Hammer *et al.*, 2001).

La similitud entre OTU's fue estimada mediante el coeficiente de correlación, debido a la presencia de caracteres con más de dos estados y es el coeficiente utilizado con mayor frecuencia en taxonomía numérica. También se estimó la medida de disimilitud entre OTU's mediante distancias euclidianas. Se construyeron los dendrogramas

correspondientes utilizando la técnica del ligamiento promedio no ponderado (UPGMA), el cual representa la asociación morfológica entre los morfotipos.

Tabla V. Atributos morfológicos (*traits*) utilizados en el análisis de conglomerados.

| | | Estado | | |
|--------------------------|--------------------------------------|----------------------|----------------------------|----------------------|
| | | 0 | 1 | 2 |
| Forma de Vida | | | | |
| 1 | Habito | Árbol | Arbusto | |
| 2 | Forma de crecimiento | Erecto | Decumbente | |
| 3 | Tronco bien definido | Ausente | Presente | |
| 4 | Corteza | Rugosa | Lisa | |
| 5 | Color corteza | Café oscuro | Café-amarillento | Grisáceo |
| Cladodio joven | | | | |
| 6 | Pubescencia | Ausente | Presente | |
| 7 | Forma Hojas | Rectas | Recurvadas | |
| 8 | Color hojas | Verde | Verde / Rojizo | |
| 9 | Espinas | Ausente | Presente | |
| 10 | Color espina | Amarillo | Blanco | |
| Cladodio Maduro | | | | |
| 11 | Forma de cladodio | Oblongos | Orbiculares | Obovados |
| 12 | Color del cladodio | Verde oscuro | Verde pálido a amarillento | Verde claro a glauco |
| 13 | Tamaño del cladodio | Grande > 20 cm largo | Pequeño < 20 cm | |
| 14 | Epidermis | Glabra | Pubescente | Papilado |
| 15 | Serie de areolas | <10 | >10 | |
| 16 | Distancia entre areolas | Cercanas (<2 cm) | Alejadas (>2 cm) | |
| 17 | Color púrpura alrededor de la areola | No | Si | |
| Areola | | | | |
| 18 | Forma | Circular | Obovada | Ovoides |
| 19 | Color areola | Oscuro | Claro | |
| 20 | Indumento | Pelos cespitosos | Pelos lanosos | |
| 21 | Color indumento | café oscuro | blanco a café | |
| Tabla 3. Continuación... | | | Grisáceo | |
| 22 | Pelos setosos | Ausente | Presente | |
| Espinas | | | | |
| 23 | Presencia | No | Si | |
| 24 | Forma | Subuladas | Aciculares | |
| 25 | Base forma | Plana | Cilíndrico | |
| 26 | Numero de Espinas | 0 | 1 a 4 | > 4 |
| 27 | Color | Blanco a Grisáceo | Amarillas a rojizas | |

| | | | | |
|--------------------|------------------------------|--|---|------------------------------------|
| 28 | Color Ápice | Amarillo | Castaño | |
| 29 | Distribución en el cladodio | Faltantes en areolas basales | Solo en areolas del tercio distal del cladodio | Presentes en todas las areolas |
| 30 | Ápice | Liso | Retrobarbado | |
| 31 | Disposición | Rectas | Reflejas | Dobladas/Divergentes |
| Glóquidas | | | | |
| 32 | Abundancia | Pocas | Muchas | |
| 33 | Color | Amarillo | Grisáceas | Rojizas |
| 34 | Disposición en la areola | Mechón en la parte apical de la areola | Patrón en forma de estrella, cubriendo toda la areola | Semicírculo alrededor de la areola |
| 35 | Tamaño | Largas (5mm o mas) | Cortas (menos de 5mm) | |
| Pericarpelo | | | | |
| 36 | Forma | Ovoide | Ovado-triangular (obcónico) | |
| 37 | Hojas en las areolas | No | Si | |
| 38 | Espinas en las areolas | No | Si | |
| 39 | Cerdas | No | Si | |
| Flor | | | | |
| 40 | Forma del Botón floral | Acusada | Depresa | |
| 41 | Tépalos | Escasos | Abundantes | |
| 42 | Color tépalos antes de abrir | Verde | Rojo-Purpura | Verde-Rojizo |
| 43 | Antesis | Rotada | Tubular | |
| 44 | Color tépalos en antesis | Amarillo áureo | Amarillo | Amarillo verdoso |
| 45 | Ápice tépalos | Mucronado | Emarginados | Apiculados |
| 46 | Margen tépalos | Liso | Eroso | |
| 47 | Forma tépalos interiores | Obovados | Oblongos | Obtusos |
| 48 | Forma tépalos exteriores | Obovados | Romboidales | Deltoides |
| 49 | Color estilo | Blanco | Amarillento | Rojo/Rosado |
| 50 | Forma estilo | recto | ensanchado en la base | |
| 51 | Anchura | delgado | grueso | |
| 52 | Estigma | Blanco-Amarillento | Verde pálido | Verde Intenso |
| 53 | Número de lóbulos | escasos (<5) | numerosos (>5) | |
| 54 | Forma de los lóbulos | Digitados | Rostrados | |
| 55 | Color Filamentos | Blanco | Amarillo | rosado |
| 56 | Color basal del filamento | blanco | verde | |
| 57 | Anteras | Blancas | Amarillas | |
| 58 | Estambres | más cortos con respecto al pistilo | más largos con respecto al pistilo | |

| Fruto | | | |
|-----------------|-----------------|-------------------------------------|--------------------------|
| 59 | consistencia | Jugoso con paredes delgadas | Seco con paredes gruesas |
| 60 | Forma | Ovoide | Claviforme |
| 61 | Tamaño | Largo>ancho | Largo<ancho |
| 62 | Color | Verde-Amarillo | Rojo Púrpura |
| 63 | Permanencia | Persistentes aun después de madurar | Caedizos al madurar |
| 64 | Cicatriz apical | Nulo o poco deprimido | Deprimido |
| 65 | Epidermis | Glabra | Tomentosa |
| Semillas | | | |
| 66 | Forma | Orbicular | Semiorbicular |
| 67 | Tamaño | <5 mm | >5 mm |
| 68 | Arilo | grueso | delgado |
| 69 | Color | Grisáceo | Café-amarillento |

7.2 Estudio cromosómico

Mitosis

Para realizar los conteos y los análisis cromosómicos se colectó una penca de tres individuos de las diferentes poblaciones dentro de la zona de estudio. Los cladodios fueron trasladados a las instalaciones del CIBNOR, donde se cultivaron en una mezcla de turba comercial y suelo para generar el crecimiento de raíces secundarias. Al paso de una semana las raíces se desarrollaron con al menos dos centímetros, ideales para ser procesadas.

Las raíces colectadas fueron pre-tratadas con Colchicina 0.05% por 8 h a 4°C, con el fin de obtener preparaciones que contengan cromosomas en metafase. Este agente actúa impidiendo el avance de la mitosis, por la inhibición en la formación de las fibras del huso acromático. Este procedimiento es importante ya que en la metafase los cromosomas expresan con mayor definición sus formas y tamaños.

Previamente lavadas con tres baños de agua destilada por 5 minutos, las raíces fueron depositadas en solución Carnoy, mezcla de alcohol etílico: ácido acético glacial (3:1, v: v), dejando el material al menos 24 h. La solución fijadora promueve la muerte rápida del tejido, evitando que haya daños provocados por enzimas durante la muerte de las células e

impidiendo el crecimiento de microorganismos (bacterias y hongos). Cuando fue requerido almacenarlas, se depositaron en alcohol 70% bajo refrigeración, previamente lavadas con agua destilada.

El siguiente paso fue hidrolizarlas. Para esto se colocaron en una solución de HCl 1N a 60°C por 6 minutos. Nuevamente, las raíces se lavan tres veces por 5 minutos con agua destilada y se tiñen con aceto-orceina al 2%, dejándolas en este colorante al menos 2 horas. El montaje en el portaobjetos se efectúa sobre una gota de ácido acético al 45% fragmentado el meristemo con ayuda de dos jeringas con aguja hipodérmica, una vez que la punta de la raíz es fragmentada en pedazos pequeños se coloca el cubreobjetos. Se presiona con el dedo pulgar para lograr el aplastamiento (*Squash*). Después de este proceso se lleva la laminilla al microscopio para ser observada.

Análisis del Cariotipo

La observación de las células se realizó con ayuda de un microscopio de contraste de fases Olympus CX31. Se tomaron fotografías digitales de células con los cromosomas bien dispersos para realizar los conteos cromosómicos, determinando tanto el número somático (2n) como el número haploide (n), y los niveles de ploidía para cada individuo/población.

De las fotografías, fueron seleccionadas las 3 mejores para obtener la medida de los brazos cortos y largos de los cromosomas, determinando la forma de los cromosomas según el sistema desarrollado por Levan *et al.* (1964), donde la proporción de los brazos se calcula mediante la fórmula ($r = \text{brazo largo} / \text{brazo corto}$), este proceso se realizó mediante el software **ImageJ** (Sakamoto y Zacaro, 2009; Ferreira y Rasband, 2012).

Se realizaron cariogramas por cada morfotipo, ayudando como otro carácter más en la delimitación de especies. El cariograma es la representación ordenada de los pares homólogos en función a su tamaño, mostrando también las características morfológicas de los complementos cromosómicos.

Para determinar la asimetría del cariotipo y describir las relaciones existentes entre las especies se utilizaron cinco índices de asimetría:

(1) porcentaje de la forma total (TF%) definido por Huziwara (1962)

$$(1) TF\% = \frac{\sum BCI}{LTC} \times 100$$

Donde: $\sum BCi$ = Sumatoria del tamaño (μm) de los brazos cortos en el juego cromosómico y LTC = Longitud total del complemento (μm). Utilizado para describir la asimetría cariotípica y determinar las relaciones cariotípicas entre especies de un género (Mercado-Ruaro y Delgado-Salinas, 1998; Palomino y Heras, 2001; Briones *et al.*, 2004).

(2) el índice de asimetría intracromosomal (A1) y (3) el de asimetría intercromosomal (A2), definidos por Romero Zarco (1986), cuyas formulas son:

$$(2) A1 = 1 - \frac{\sum qi}{n}$$

Donde: qi = media del tamaño del brazo corto, pi = media del tamaño del brazo largo y n = numero de pares cromosomas homólogos.

$$(3) A2 = \frac{Scl}{Xcl}$$

Relación de la desviación estándar (Scl) y el promedio (Xcl) de la longitud del cromosoma para cada muestra, el cual está basado en el coeficiente de dispersión de Pearson's. Estos dos índices son usados frecuentemente para estimar la asimetría del cariotipo entre diferentes taxa (Bandyopadhyay y Sharma, 2000; Las Peñas *et al.*, 2008).

(4) Índice de asimetría propuesto por Paszko (2006), el cual da una medida de la heterogeneidad del tamaño cromosómico y la posición del centrómero.

$$(4) AI = \frac{CVcl \times CVci}{100}$$

Donde $CVcl$ expresa la variación relativa del tamaño cromosómico y es

$$CVcl = A2 \times 100 = \frac{Scl}{Xcl} \times 100$$

y $CVci$ expresa la variación relativa en el índice centromérico.

$$CVci = \frac{Sci}{Xci} \times 100$$

En el cual ci = índice centromérico es determinado mediante la formula

$$ci = 100 \times \frac{\text{tamaño del brazo corto}}{\text{total del tamaño del cromosoma}}$$

La interpretación básica del valor del índice AI es que a valores altos, mayor es la heterogeneidad del tamaño del cromosoma y/o de la posición del centrómero dentro del

cariotipo. Cuando AI es alto, también lo es la asimetría cariotípica, en cambio cuando adquiere valores bajos, indica que el cariotipo es simétrico.

Así mismo fue utilizado el parámetro denominado Media de Asimetría Centromérica (*Mean Centromeric Asymmetry*) descrito por Peruzzi y Eroğlu (2013) para describir la asimetría intracromosomal.

$$(5) Mca = \sum \frac{(L-S)}{(L+S)} * 100$$

Donde L es la longitud del brazo largo y S la longitud del brazo corto.

Para hacer una interpretación de las relaciones entre especies mediante los índices de asimetría, dos estimadores fueron confrontados en graficas de dispersión bidimensionales donde un estimador es puesto en el eje de la x y otro en el eje de las y , mientras que los puntos representan cada muestra. Entre más cercano este un punto del otro demuestran una mayor relación (Romero Zarco, 1986; Peruzzi y Eroğlu, 2013).

8. Resultados

8.1 Análisis Morfológico

Se llevo a cabo un análisis morfológico para encontrar caracteres que ayuden en la delimitación de especies del género *Opuntia*. Mediante el trabajo de campo se lograron identificar 17 morfotipos, incluidas las especies conocidas, de los cuales se tomaron 69 atributos morfológicos codificados a caracteres cualitativos con el fin de que todos los caracteres tuvieran el mismo peso en la clasificación taxonómica.

El análisis de conglomerados de la matriz de datos se refleja en un dendrograma, donde se muestra el coeficiente de correlación como índice de la similitud entre OTU's utilizando el algoritmo de la media aritmética no ponderada (UPGMA) para el agrupamiento (Figura 4).

Es interesante observar que en el dendrograma resultante los morfotipos se distribuyen en dos grupos A y B. Donde la característica distintiva entre estos dos grupos fue la consistencia de los frutos, en el grupo A se encuentran aquellas especies que presentan frutos jugosos de color rojo o púrpura, mientras que en el grupo B se asocian aquellos morfotipos con frutos semisecos, de paredes anchas y con color verde amarillento.

Dentro del **grupo A**, enmarcado en color verde (Figura 4); se incluyen 11 morfotipos, entre los cuales la mayor parte de estos presentan una forma de crecimiento arborescente y arbustivo, sin embargo estas características no fueron representativas para formar los subgrupos (**A-1** y **A-2**). La sub-agrupación está relacionada con la forma y el tamaño de los cladodios, por lo que *Opuntia ficus-indica* (OFIC) se separa del resto al presentar cladodios grandes y de forma oblonga.

En el **subgrupo A-1**, se agrupan por la forma y el color de sus frutos, este subgrupo se encuentra integrado por *Opuntia lagunae* OLAG (Figuras 4-A y 5-C) y otros cuatro morfos (OSP4, OSP2, OSP3 y OSP1) que comparten el poseer frutos globosos a ovoides, de color rojo. Dentro de este subgrupo resalta la separación del morfotipo OSP1 de Sierra de La Victoria (Figuras 4-A y 5-D), que presenta características muy particulares, como la presencia de pubescencia en el cladodio y el pericarpelo; sus flores son grandes con tépalos obtusos y ligeramente mucronados; también se diferencia de los demás integrantes del subgrupo por presentar un estilo rojo con 8-10 lóbulos estigmáticos de color verde.

Los morfotipos OSP2 y OSP3 exhiben alta similitud entre sí, ambos son plantas arborescentes con cladodios lustrosos, sin embargo OSP2 presenta de una a dos espinas en las areolas del margen y del tercio superior del cladodio, a comparación de los cladodios de OSP3 donde las espinas solo están ausentes en las areolas basales; también el color del estilo es otro atributo que los separa, ya que en OSP2 es de color blanco, mientras que en OSP3 es de color rojo, siendo este atributo una característica distintiva típica para la delimitación de especies. El morfotipo OSP2 proviene de la localidad conocida como La Cieneguita en la parte suroeste de Sierra La Laguna (Figura 5-D), mientras que el morfotipo OSP3 se localiza también en La Cieneguita y en la zona conocida como San Simón hacia la parte norte de Sierra La Laguna (Figura 5-E).

El último integrante del **subgrupo A-1** es OSP4 que se distingue de los demás ya que son plantas arbustivas a pequeños árboles de cladodios lustrosos y escasas espinas, una característica importante que ayuda a su delimitación es que presenta lóbulos del estigma rostrados, o sea que terminan en una punta, carácter que no se muestra en los demás morfotipos.

El **subgrupo A-2** está integrado por el sub-conjunto de *Opuntia bravoana* (OBRAV) y OSP5. La especie *O. bravoana* es delimitada por presentar flores con escasos números de tépalos y con pocos lóbulos estigmáticos, menos de siete. Otra característica distintiva es que los frutos son piriformes o claviformes de color púrpura oscuro en la madurez. El morfotipo OSP5 es muy similar a *O. bravoana* en cuanto a la forma de crecimiento, pero se distingue de esta ya que OSP5 no presenta la coloración púrpura alrededor de las areolas, además de presentar glóquidas tipo cerdas de gran tamaño en las areolas superiores del pericarpelo.

El otro sub-conjunto del grupo A-2 lo componen los morfotipos OSP6 y OSP7 (Figura 4-A) los cuales presentan características únicas y muy particulares. El morfotipo OSP6 proviene de la localidad conocida como Cuesta de los Mezcales en Sierra de la Laguna y su carácter distintivo es la forma de la flor, no es rotada como en los otros morfos sino más bien tubular; sin embargo no se puede asegurar si esta condición sea una característica confiable para la delimitación ya que se solo se obtuvo de un individuo. El morfotipo OSP7

ocurre en el bosque de pino y encino de Sierra La Laguna y se separa del resto de los morfos por poseer cutícula lisa y carecer por completo de espinas en las areolas.

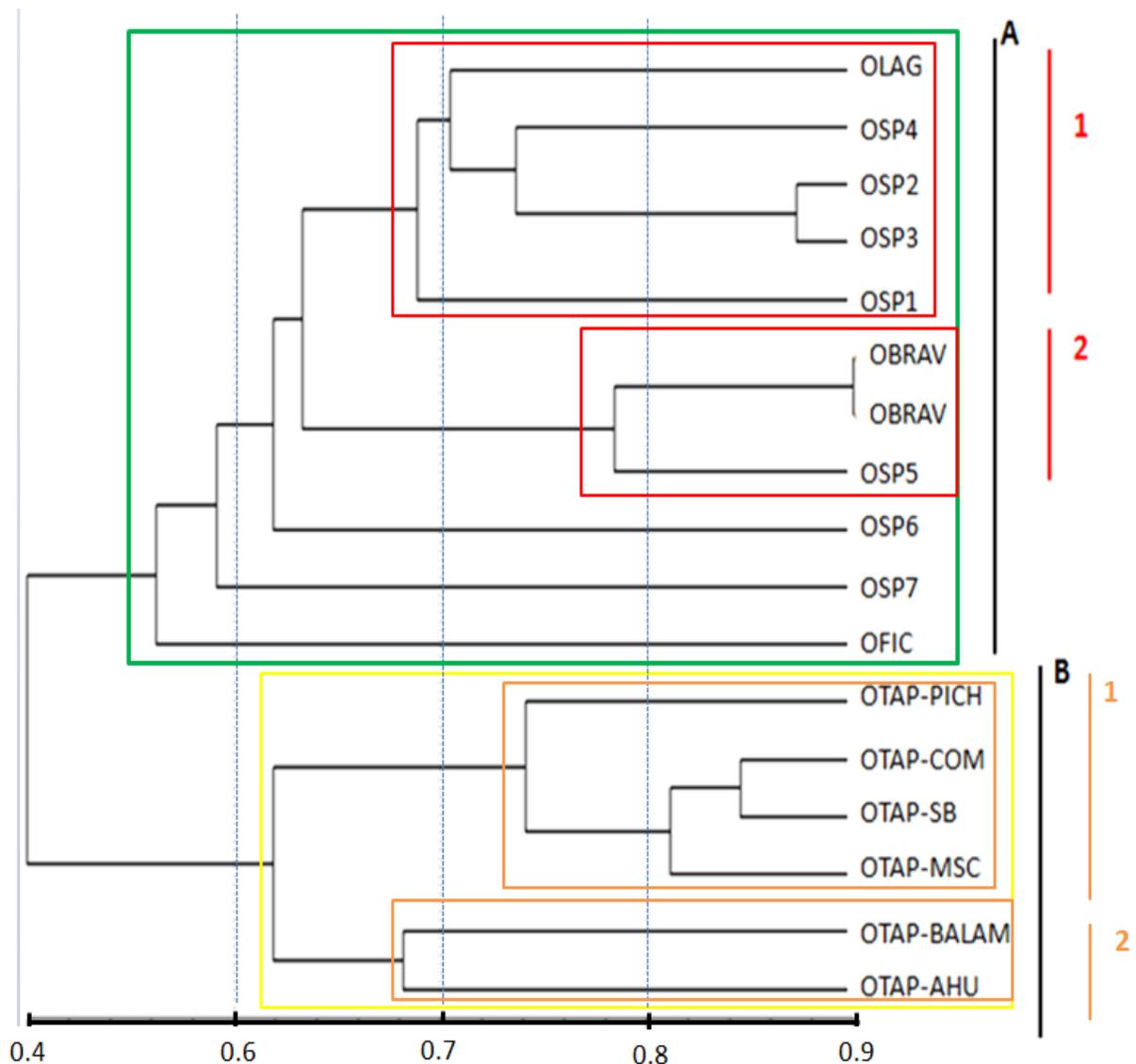


Figura 4. Dendrograma de similitud mediante coeficiente de correlación como índice de similitud y agrupados mediante el algoritmo UPGMA. Coeficiente de correlación cofenética de 0.8436. Ver figura 5 para distribución geográfica de los morfotipos.

El **grupo B**, delimitado en color amarillo en la figura 4, refleja una asociación bien definida, integrada por las diferentes variaciones morfológicas de *Opuntia tapona* a lo largo de su distribución geográfica. Las características principales con la que se separa el grupo B son la presencia de hojas recurvadas en las areolas del pericarpelo, que también podría denominárseles brácteas florales. Otra de las características más distintivas de este grupo

son los frutos semisecos y de paredes anchas que permanecen insertos a la penca durante un tiempo prolongado.

También se puede apreciar la formación de dos subgrupos (Figura 4-B), la principal característica que separa a estos es la ausencia de espinas. El **subgrupo B-1** está conformado por aquellas plantas que presentan espinas subuladas o aciculares, en este subgrupo se encuentran las plantas que habitan más cercanas a la costa, en este caso las poblaciones estudiadas de la localidad de Pichilingue (OTAP-PICH) están caracterizadas por presentar de una a tres espinas reflejas en las areolas y estas pueden variar en color de amarillo al rojizo en cladodios más viejos.

Los individuos que se distribuyen en la región de Comondú (OTAP-COM) ubicada en la parte centro-norte del estado de Baja California Sur y sobre las laderas de Sierra La Giganta, son más similares morfológicamente a los que se distribuyen en la selva baja de la Región de los Cabos (OTAP-SB) y estos dos se separan de los individuos que habitan en el matorral sarcocaulé (OTAP-MS). La característica que hace que se separen es que generalmente los individuos que se distribuyen dentro del matorral sarcocaulé presentan cladodios pequeños de menos de 15 cm de longitud, además de que su forma de crecimiento es arbustiva sin un tronco bien definido. Esta reducción de los tallos y la forma de crecimiento arbustiva a un poco rastrera, puede ser una adaptación más a los gradientes de aridez y a las condiciones físicas del suelo. Se observó que en aquellas zonas donde el suelo es arenoso las plantas presentan un crecimiento rastrero a comparación de los lugares donde el suelo es rocoso y cementante. En lugares donde la precipitación es mucho más escasa y la tasa de evapotranspiración es elevada como en el matorral sarcocaulé de la Región de los Cabos, el tener cladodios más pequeños y aumentar la producción de raíces secundarias y superficiales provee una mayor eficiencia en la captación y retención del agua.

Formando parte del **subgrupo B-2** (Figura 3-B) se encuentran los morfotipos que carecen de espinas en las areolas de los cladodios, estos son OTAP-BALAM proveniente de la localidad conocida como Boca del Álamo en la costa del golfo por el camino que va de Los Planes a Los Barriles; el otro morfotipo es OTAP-AHU que proviene de Sierra La Victoria y de la Cuesta de los Mezcales en Sierra La Laguna (Figura 5-A).

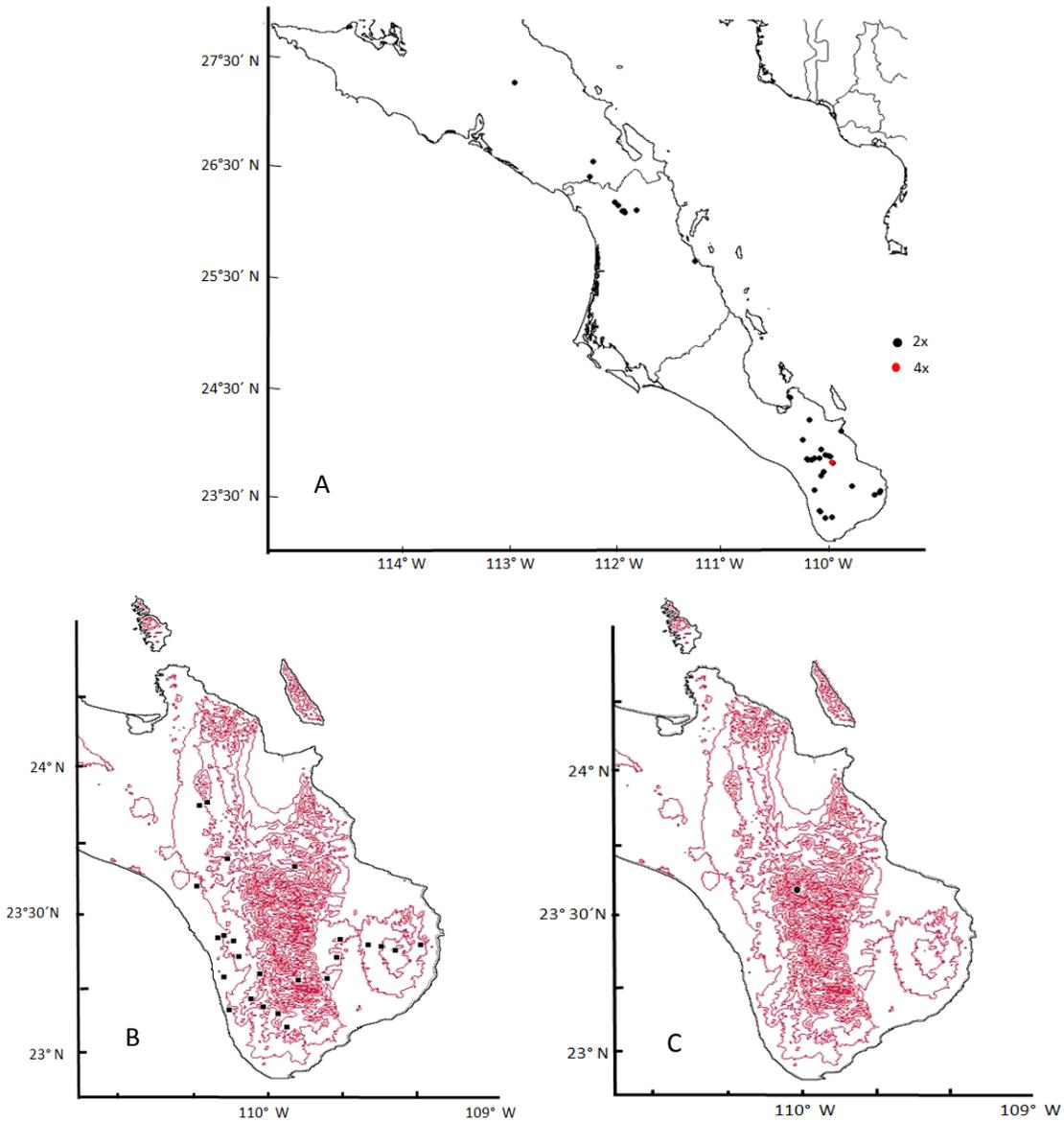
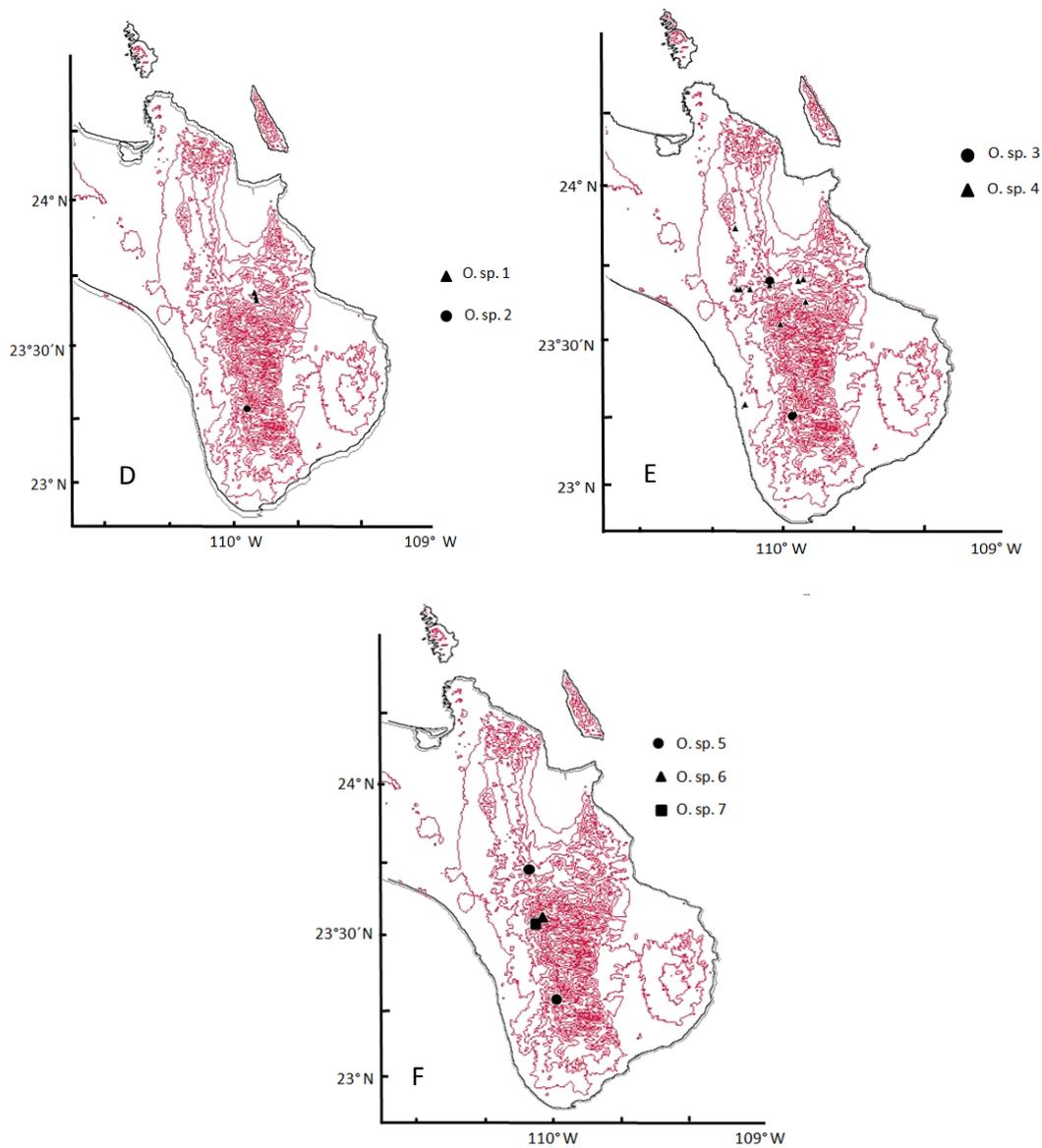


Figura 5. Mapas de distribución de especies y morfotipos en la península y la Región de Los Cabos. A) *Opuntia tapona*, en rojo las poblaciones con notoria ausencia de espinas. B) *O. bravoana*. C) *O. lagunae*. Continúa en la siguiente página...



Continuación Figura 5. D) Ubicación de morfotipos OSP1 triángulos y OSP2 círculo. E) distribución de los morfotipos OSP3 círculos y OSP4 triángulos. F) representación geográfica de los morfotipos OSP5 círculos, OSP6 triángulo y OSP7 cuadrado. Curvas de nivel cada 250 m.

8.2 Estudio cromosómico

Se estudiaron al menos 10 células en metafase de 3 individuos por población pertenecientes a 11 localidades. Los conteos de cromosomas se obtuvieron a partir de raíces secundarias. El rango de ploidía encontrado en las poblaciones de *Opuntia* en la Región de los Cabos abarcan desde diploides ($2n=2x=22$), triploides ($2n=3x=33$), tetraploides ($2n=4x=44$), pentaploides ($2n=5x=55$), hexaploides ($2n=6x=66$) y octaploides ($2n=8x=88$; Tabla VI). Así mismo, se corroboró que el número básico de la familia Cactaceae y para el género *Opuntia* es de $x=11$ (Pinkava *et al.*, 1985; Majure *et al.*, 2012c).

Tabla VI. Número cromosómico para las especies de *Opuntia* en la Región de los Cabos.

| Especie | Nivel de Ploidía | Numero cromosómico (2n) en este trabajo | Reportados en la literatura |
|------------------------------------|------------------|---|--|
| <i>Opuntia taponá</i> (OTAP) | 2x | 22 | 22 (Pinkava <i>et al.</i> , 1998) |
| <i>Opuntia taponá</i> (OTAP-AHU) | 4x | 44 | |
| <i>Opuntia bravoana</i> (OBRAV) | 6x | 66 | 66 (Yuasa <i>et al.</i> , 1973) |
| <i>Opuntia pubescens</i> | 3x | ca. 33 | 33, 44 (Baker, 2002; Majure <i>et al.</i> , 2012c) |
| <i>Opuntia lagunae</i> (OLAG) | 4x | 44 | |
| <i>Opuntia ficus-indica</i> (OFIC) | 8x | 88 | 88 (Weedin <i>et al.</i> , 1989; Bandyopadhyay y Sharma, 2000) |
| <i>Opuntia</i> sp. 1 (OSP1) | 5x | 55 | |
| <i>Opuntia</i> sp. 2 (OSP2) | 6x | 66 | |
| <i>Opuntia</i> sp. 3 (OSP3) | 6x | 66 | |
| <i>Opuntia</i> sp. 4 (OSP4) | 6x | 66 | |
| <i>Opuntia</i> sp. 5 (OSP5) | 6x | 66 | |

8.2.1 Análisis del cariotipo

Morfotipo OTAP

Individuos diploides que presenta una carga cromosómica de $2n=2x=22$. Su cariotipo se conforma por **11** pares de cromosomas **metacéntricos** y sub-metacéntricos, cuya fórmula cariotípica para el complemento haploide es $10m + 1sm$. Se observó la presencia de un par de satélites terminales en los brazos cortos del par cromosómico número 2 (Figura 6).

El tamaño total del genoma es de **79.5** μm . La longitud total de los cromosomas tiene un promedio de **4.59** micras, presentando una variación de **2** μm el más corto y **6.7** μm el más largo. El promedio de los brazos cortos es de **2.05** μm , mientras que el promedio de la longitud de los brazos largos es de **2.55**, cuya proporción de la longitud de brazos largos/brazos cortos es de **1.24**, indicando que los cromosomas para esta especie tienden a ser metacéntricos.

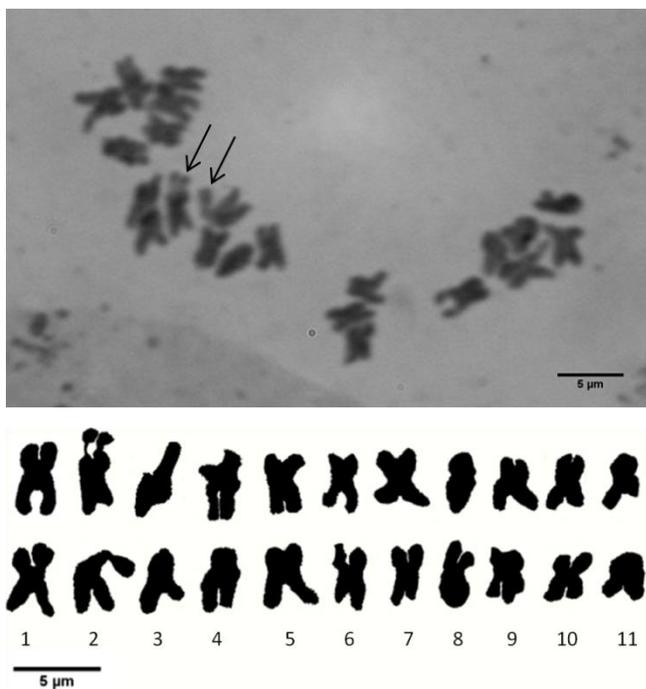


Figura 6. Cariograma de *Opuntia tapona* mostrando once pares cromosómicos, organizados en orden descendiente. Las flechas indican la presencia de satélites en el par cromosómico número 2. Escala 5 μm .

Los índices de asimetría obtenidos para *O. tapona* fueron: TF%= **44.66**; asimetría intracromosomal A1= **0.19** y el intercromosomal A2= **0.21**; los coeficientes de variación del tamaño del cromosoma CVcl= **21.68** y del índice centromérico CVci= **8.86** para obtener un índice de AI= **1.92**, mientras que el índice de la variación Mca= **22.62**. Indicando por lo tanto que el cariotipo es simétrico, debido a la presencia de una mayor cantidad de cromosomas metacéntricos.

La carga diploide de 22 cromosomas se mantiene en los morfotipos correspondientes a las localidades de Comondú al norte del estado (OTAP-COM), Pichilingue (OTAP-PICH), varias colectas en la selva baja de sierra La Laguna (OTAP-SB) y en el matorral sarcocaulé de Sierra La Trinidad en el municipio de Los Cabos.

Morfotipo OTAP-AHU

El conteo cromosómico corresponde a individuos colectados en Sierra La Victoria los cuales presentan forma tetraploide, con un número de **2n=4x=44**. Su cariotipo está integrado por 22 pares de cromosomas metacéntricos y sub-metacéntricos, cuya fórmula cariotípica es **42 m + 2 sm**. En las microfotografías analizadas no se apreciaron satélites terminales (Figura 7).

El tamaño total del genoma es de **163.3** μm . La longitud total de los cromosomas tiene un promedio de **2.30** micras, presentando una variación de **2.3** μm el más corto y **5.5** μm el más largo. El promedio de los brazos cortos es de **1.02** μm , mientras que el promedio de la longitud de los brazos largos es de **1.28**, cuya proporción de la longitud de brazos largos/brazos cortos es de **1.25**, indicando que los cromosomas para esta especie tienden a ser metacéntricos.

Los índices de asimetría obtenidos para *OTAP-AHU* fueron: TF%= **44.50**; asimetría intracromosomal A1= **0.18** y el intercromosomal A2= **0.21**; los coeficientes de variación del tamaño del cromosoma CVcl= **20.10** y del índice centromérico CVci= **9.45** para obtener un índice de AI= **1.89**, mientras que el índice de la variación Mca= **22.62**. Indicando por lo tanto que el cariotipo es simétrico, debido a la presencia de una mayor cantidad de cromosomas metacéntricos.

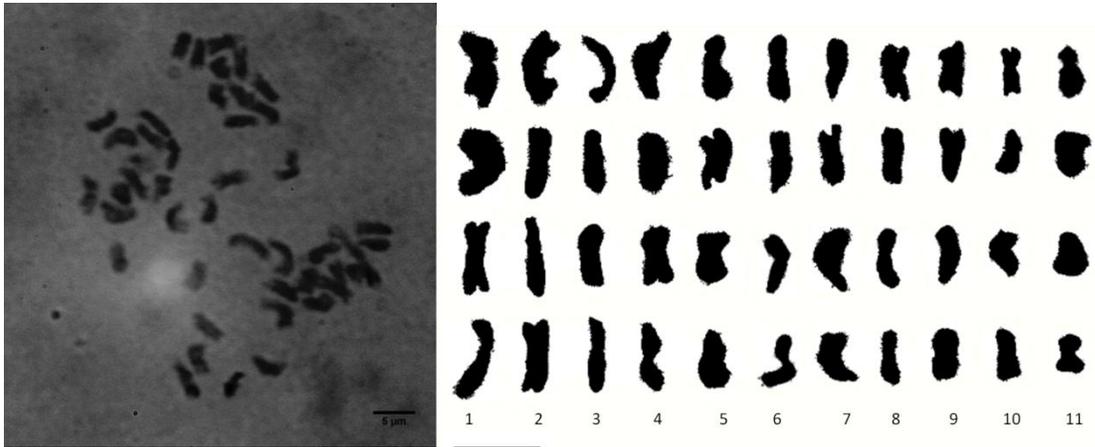


Figura 7. Células en metafase y cariograma de *OTAP-AHU*. No fue posible apreciar satélites en las microfotografías analizadas. Escala 5 µm.

Opuntia lagunae Baxter ex Bravo

El conteo cromosómico corresponde a una forma tetraploide, con un número de $2n=4x=44$, el cual representa el primer conteo cromosómico para esta especie. Su cariotipo está integrado por 22 pares de cromosomas metacéntricos y sub-metacéntricos, cuya fórmula cariotípica es $41\ m + 3\ sm$. Se observaron 4 pares de satélites terminales en los dos primeros pares de cromosomas (Figura 8).

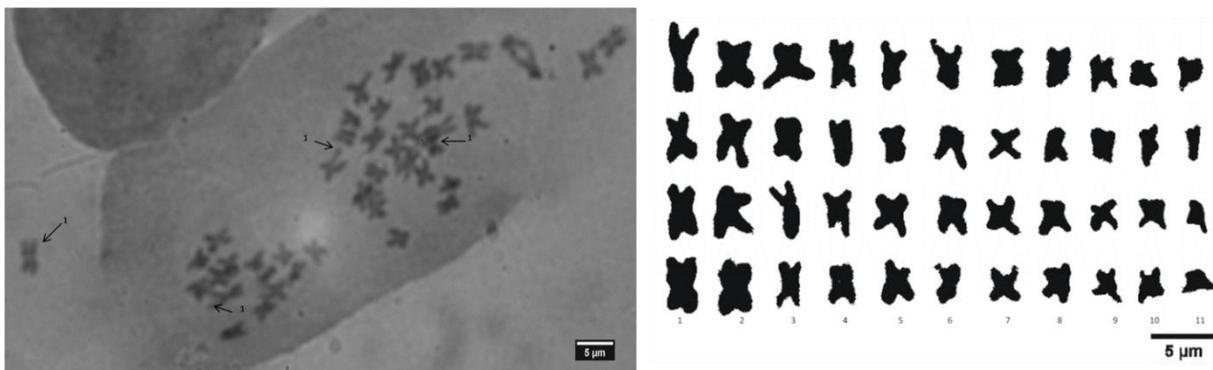


Figura 8. Microfotografía de células en metafase y cariograma de *O. lagunae*, ordenados en forma descendente. Las flechas indican satélites terminales en los pares cromosómicos número 1. Escala 5 µm.

El tamaño total del genoma es de **133.1** μm . La longitud total de los cromosomas tiene un promedio de **2.33** micras, presentando una variación de **2.2** μm el más corto y **4.6** μm el más largo. El promedio de los brazos cortos es de **1.02** μm , mientras que el promedio de la longitud de los brazos largos es de **1.3**, cuya proporción de la longitud de brazos largos/brazos cortos es de **1.27**, indicando que los cromosomas para esta especie tienden a ser metacéntricos.

Los índices de asimetría obtenidos para *O. lagunae* fueron: TF%= **43.78**; asimetría intracromosomal A1= **0.22** y el intercromosomal A2= **0.18**; los coeficientes de variación del tamaño del cromosoma CVcl= **18.24** y del índice centromérico CVci= **11.08** para obtener un índice de AI= **2.02**, mientras que el índice de la variación Mca= **46.39**. Indicando por lo tanto que el cariotipo es simétrico, debido a la presencia de una mayor cantidad de cromosomas metacéntricos.

Morfotipo OBRAV

El conteo cromosómico corresponde a una forma hexaploide, con un número de **2n=6x=66**. Su cariotipo está integrado por cromosomas metacéntricos y sub-metacéntricos, cuya fórmula cariotípica es **64 m + 2 sm**. No se observaron satélites terminales en los cromosomas (Figura 9).

El tamaño total del genoma es de **178.3** μm . La longitud total de los cromosomas tiene un promedio de **2.3** micras, presentando una variación de **1.5** μm el más corto y **3.4** μm el más largo. El promedio de los brazos cortos es de **1.02** μm , mientras que el promedio de la longitud de los brazos largos es de **1.27**, cuya proporción de la longitud de brazos largos/brazos cortos es de **1.25**, indicando que los cromosomas para esta especie tienden a ser metacéntricos.

Los índices de asimetría obtenidos para *OBRAV* fueron: TF%= **44.50**; asimetría intracromosomal A1= **0.19** y el intercromosomal A2= **0.20**; los coeficientes de variación del tamaño del cromosoma CVcl= **24.97** y del índice centromérico CVci= **9.83** para obtener un índice de AI= **1.89**, mientras que el índice de la variación Mca= **56.95**. Indicando por lo tanto que el cariotipo es simétrico, debido a que la mayoría de los cromosomas tienden a ser metacéntricos.

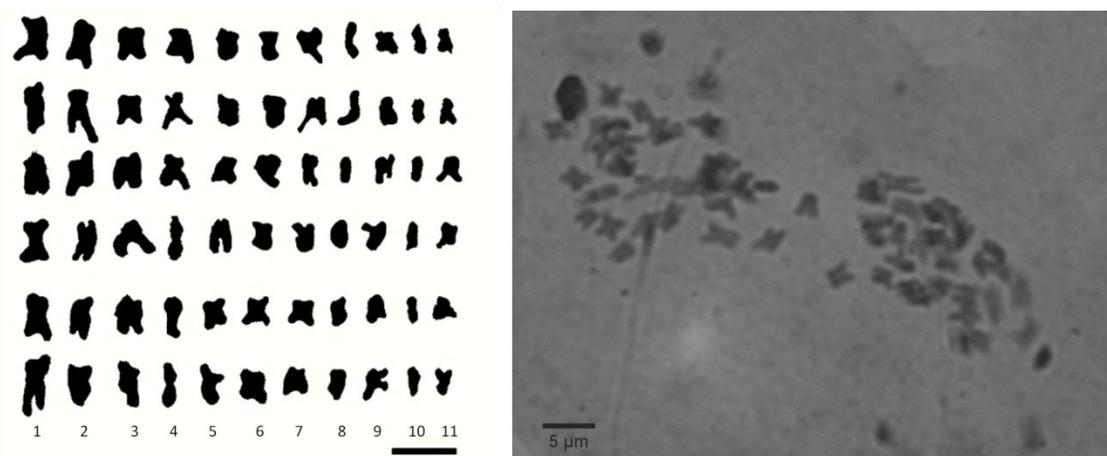


Figura 9. Cariograma y microfotografía de células en metafase del morfotipo *OBRAV*. Escala 5 µm.

Morfotipo OSP 1 (Opuntia sp. 1) Sierra La Victoria

La población analizada de este morfotipo se encuentra en la zona conocida como Sierra La Victoria, el conteo cromosómico corresponde a una forma pentaploide, con un número de $2n=5x=55$. Su cariotipo está integrado por cromosomas metacéntricos y sub-metacéntricos, cuya fórmula cariotípica es **48 m + 7 sm**. Se observaron 6 pares de satélites terminales en los pares de cromosomas números 2, 3 y 5 (Figura 10).

El tamaño total del genoma es de **187.3 µm**. La longitud total de los cromosomas tiene un promedio de **1.77 micras**, presentando una variación de **1.4 µm** el más corto y **5.7 µm** el más largo. El promedio de los brazos cortos es de **0.77 µm**, mientras que el promedio de la longitud de los brazos largos es de **0.99**, cuya proporción de la longitud de brazos largos/brazos cortos es de **1.29**, indicando que los cromosomas para esta especie tienden a ser metacéntricos.

Los índices de asimetría obtenidos para *Opuntia sp. 1* fueron: TF%= **43.50**; asimetría intracromosomal A1= **0.19** y el intercromosomal A2= **0.23**; los coeficientes de variación del tamaño del cromosoma CVcl= **23.29** y del índice centromérico CVci= **10.03** para obtener un índice de AI= **2.35**, mientras que el índice de la variación Mca= **65.74**. Indicando por lo tanto que el cariotipo es simétrico, debido a la presencia de una mayor cantidad de cromosomas metacéntricos.

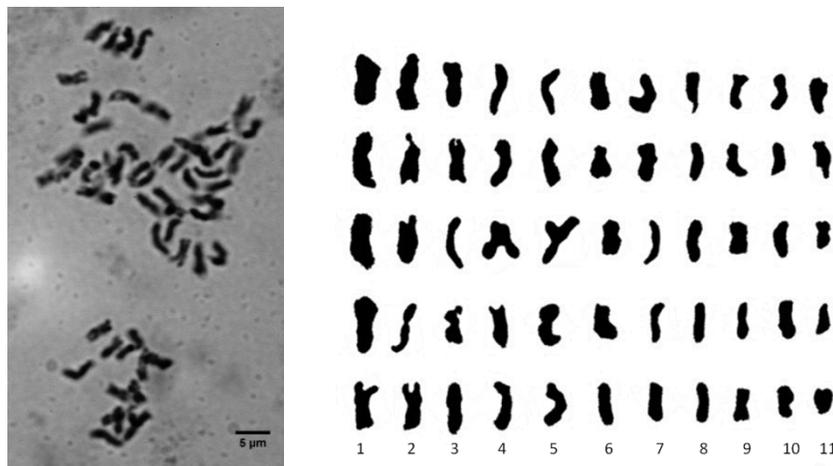


Figura 10. Microfotografía y cariograma de *Opuntia sp. 1*. Escala 5 μ m.

Morfotipo OSP 2 (Opuntia sp. 2) La Cieneguita-Sierra San Lorenzo

El conteo cromosómico corresponde a una forma hexaploide, con un número de **2n=6x=66**. Su cariotipo está integrado por 33 pares de cromosomas metacéntricos y sub-metacéntricos, cuya fórmula cariotípica es **64 m + 2 sm** (Figura 11). Los individuos examinados provienen de la localidad conocida como La Cieneguita, en la parte suroeste de Sierra La Laguna.

El tamaño total del genoma es de **185.9 μ m**. La longitud total de los cromosomas tiene un promedio de **1.7 micras**, presentando una variación de **1.6 μ m** el más corto y **5.4 μ m** el más largo. El promedio de los brazos cortos es de **0.76 μ m**, mientras que el promedio de la longitud de los brazos largos es de **0.93**, cuya proporción de la longitud de brazos largos/brazos cortos es de **1.22**, indicando que los cromosomas para esta especie tienden a ser metacéntricos.

Los índices de asimetría obtenidos para *Opuntia sp. 2* fueron: TF%= **44.80**; asimetría intracromosomal A1= **0.26** y el intercromosomal A2= **0.23**; los coeficientes de variación

del tamaño del cromosoma $CVcl= 23.54$ y del índice centromérico $CVci= 8.66$ para obtener un índice de $AI= 2.03$, mientras que el índice de la variación $Mca= 56.84$. Indicando por lo tanto que el cariotipo es simétrico, debido a la presencia de una mayor cantidad de cromosomas metacéntricos.

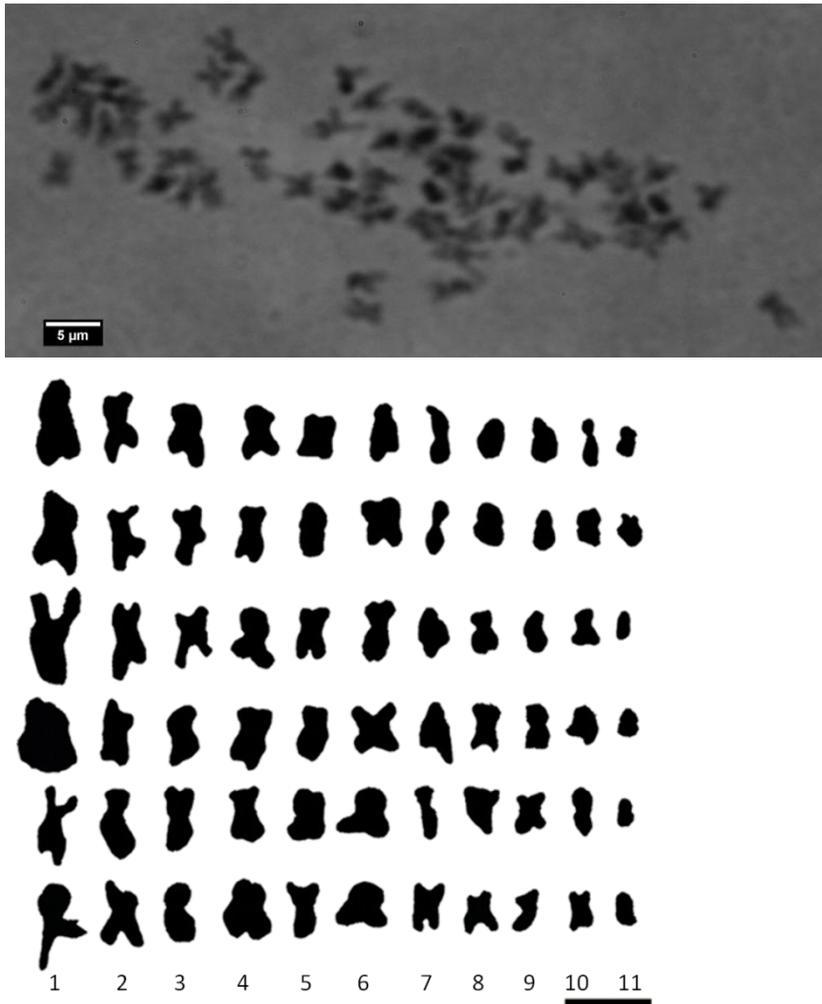


Figura 11. Microfotografía de cromosomas en células en metafase de *Opuntia* sp. 2. Escala 5 µm.

Morfotipo OSP3 (Opuntia sp. 3)

El conteo cromosómico corresponde a una forma hexaploide, con un número de $2n=6x=66$. Su cariotipo está integrado por 33 pares de cromosomas metacéntricos, cuya fórmula cariotípica es **66 m** (Figura 12). Los individuos estudiados corresponden a dos poblaciones, la primera se encuentra en la localidad conocida como San Simón en la parte norte de Sierra La Laguna y la segunda, al sur de la misma sierra, la localidad conocida como La Cieneguita-Sierra San Lorenzo.

El tamaño total del genoma es de **210.5** μm . La longitud total de los cromosomas tiene un promedio de **1.69** micras, presentando una variación de **1.4** μm el más corto y **5.5** μm el más largo. El promedio de los brazos cortos es de **0.75** μm , mientras que el promedio de la longitud de los brazos largos es de **0.93**, cuya proporción de la longitud de brazos largos/brazos cortos es de **1.24**, indicando que los cromosomas para esta especie tienden a ser metacéntricos.

Los índices de asimetría obtenidos para *Opuntia* sp. 3 fueron: TF%= **44.50**; asimetría intracromosomal A1= **0.26** y el intercromosomal A2= **0.21**; los coeficientes de variación del tamaño del cromosoma CVcl= **21.72** y del índice centromérico CVci= **9.15** para obtener un índice de AI= **1.98**, mientras que el índice de la variación Mca= **56.20**. Indicando por lo tanto que el cariotipo es simétrico, debido a la presencia de una mayor cantidad de cromosomas metacéntricos.

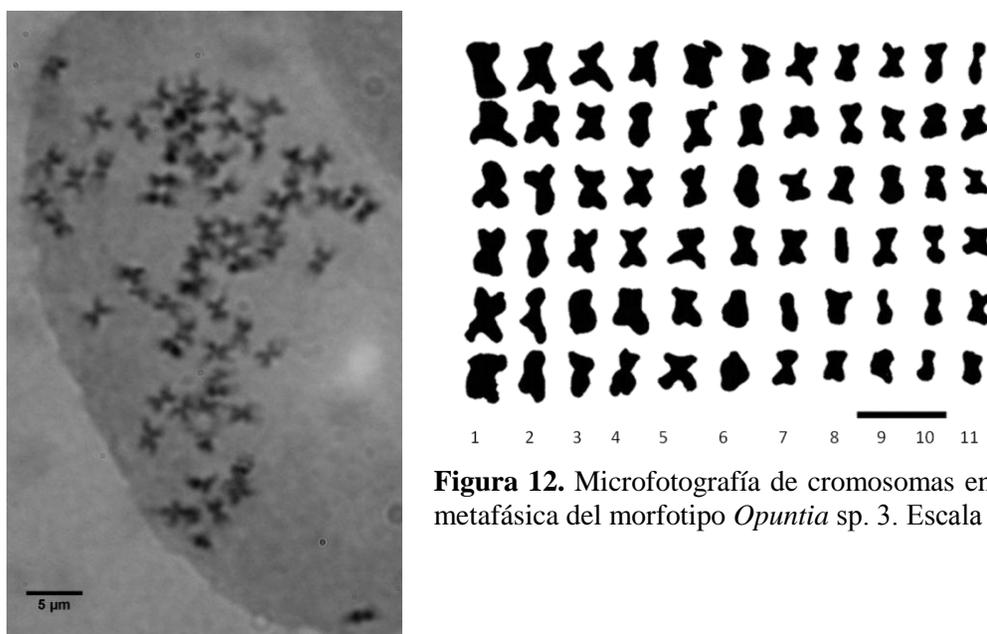


Figura 12. Microfotografía de cromosomas en célula metafásica del morfo tipo *Opuntia* sp. 3. Escala 5 μm .

Morfotipo OSP4 (Opuntia sp. 4)

El conteo cromosómico corresponde a una forma hexaploide, con un número de $2n=6x=66$. Su cariotipo está integrado por 33 pares de cromosomas metacéntricos y sub-metacéntricos, cuya fórmula cariotípica es $62\ m + 4\ sm$ (Figura 13). Este morfotipo se encuentra en la porción norte-noreste de Sierra de La Laguna, por el camino El Ademado-San Simón.

El tamaño total del genoma es de $196.1\ \mu\text{m}$. La longitud total de los cromosomas tiene un promedio de 1.56 micras, presentando una variación de $1.7\ \mu\text{m}$ el más corto y $5.0\ \mu\text{m}$ el más largo. El promedio de los brazos cortos es de $0.7\ \mu\text{m}$, mientras que el promedio de la longitud de los brazos largos es de 0.87 , cuya proporción de la longitud de brazos largos/brazos cortos es de 1.24 , indicando que los cromosomas para esta especie tienden a ser metacéntricos.

Los índices de asimetría obtenidos para *Opuntia sp. 4* fueron: TF%= 44.87 ; asimetría intracromosomal A1= 0.21 y el intercromosomal A2= 0.22 ; los coeficientes de variación del tamaño del cromosoma CVcl= 21.80 y del índice centromérico CVci= 9.02 para obtener un índice de AI= 1.97 , mientras que el índice de la variación Mca= 64.78 . Indicando que el cariotipo es simétrico, debido a la presencia de una mayor cantidad de cromosomas metacéntricos.

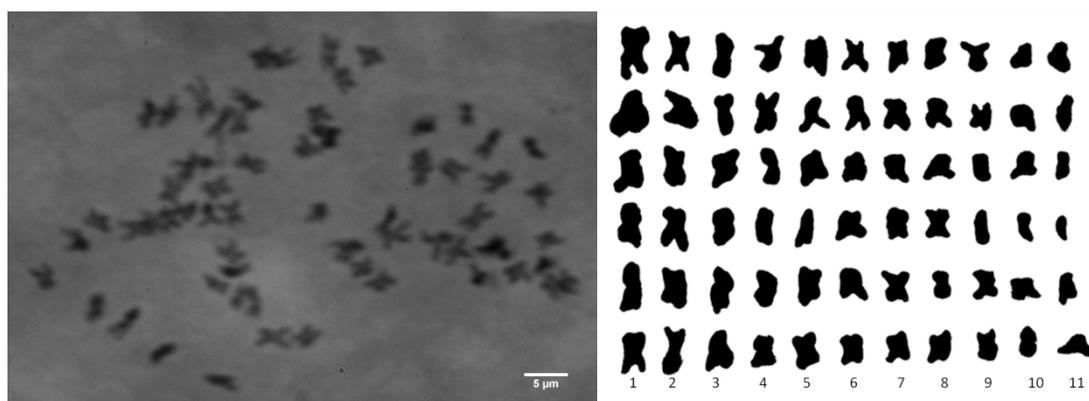


Figura 13. Microfotografía de cromosomas en células metafásicas de *Opuntia sp. 4*. Escala $5\ \mu\text{m}$.

Morfotipo OSP 5 (Opuntia sp. 5)

El conteo cromosómico corresponde a una forma hexaploide, con un número de **$2n=6x=66$** . Su cariotipo está integrado por 33 pares de cromosomas metacéntricos (Tabla 5), cuya fórmula cariotípica es **$63\ m + 3\ sm$** . Se observaron 4 satélites terminales en los pares de cromosomas números 1 y 2 (Figura 14). Los individuos analizados provienen de dos localidades, la primera denominada Rancho Adonde en la parte norte-noreste de Sierra La Laguna y de la segunda de la localidad Boca de La Sierra-Sierra San Lorenzo al sur-sureste de Sierra La Laguna.

El tamaño total del genoma es de **$178.2\ \mu\text{m}$** . La longitud total de los cromosomas tiene un promedio de **1.58** micras, presentando una variación de **$1.6\ \mu\text{m}$** el más corto y **$4.5\ \mu\text{m}$** el más largo. El promedio de los brazos cortos es de **$0.70\ \mu\text{m}$** , mientras que el promedio de la longitud de los brazos largos es de **0.88** , cuya proporción de la longitud de brazos largos/brazos cortos es de **2.77** , indicando que los cromosomas para esta especie tienden a ser metacéntricos.

Los índices de asimetría obtenidos para *Opuntia sp. 5* fueron: TF%= **44.31** ; asimetría intracromosomal A1= **0.23** y el intercromosomal A2= **0.21** ; los coeficientes de variación del tamaño del cromosoma CVcl= **20.53** y del índice centromérico CVci= **9.86** para obtener un índice de AI= **2.02** , mientras que el índice de la variación Mca= **67.05** . Indicando por lo tanto que el cariotipo es simétrico, debido a la presencia de una mayor cantidad de cromosomas metacéntrico.

Para *Opuntia pubescens* se obtuvo un conteo cromosómico de cerca de 33 cromosomas, sin embargo no se pudo llevar a cabo el análisis del cariotipo, debido a que no se obtuvieron cromosomas dispersos, bien definidos e individualizados que permitieran realizar las mediciones y determinar su fórmula cariotípica.

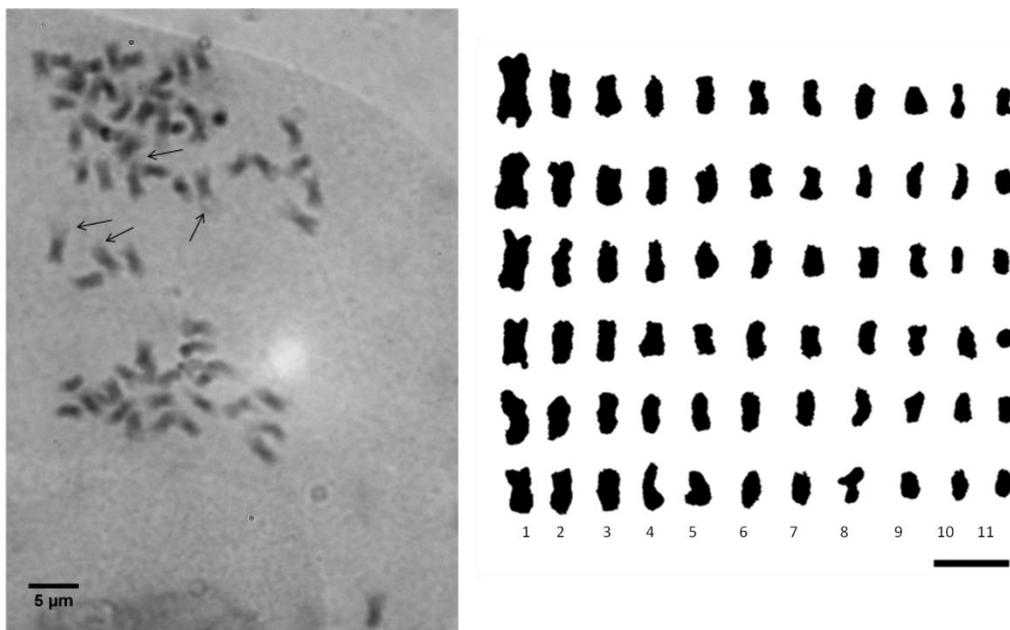


Figura 14. Microfotografía y cariograma de *Opuntia* sp. 5. Las flechas indican la presencia de satélites. Escala 5 μ m.

Los índices de asimetría se compararon mediante diagramas de dispersión (Figuras 15 y 16) las cuales indican el grado de relación entre las especies y la homogeneidad o heterogeneidad existente dentro del cariotipo entre la misma especie y entre los diferentes taxa.

Los diagramas 1, 2 y 3 de la figura 15, indican la homogeneidad de los cromosomas dentro del complemento. Los índices de asimetría (A1) intracromosomal trazado contra el índice (A2) intercromosomal propuestos por Romero Zarco, (1986; Figura 15-1), indican la homogeneidad de los cromosomas dentro del complemento. Los índices entre las especies adquieren valores cercanos a cero demostrando la existencia de un mayor número de cromosomas metacéntricos.

En el diagrama 2 se confrontan el índice de la forma total del cromosoma (TF%) y el índice intercromosomal (A2) (Figura 15-2), describe la variación en el tamaño de los cromosomas dentro del complemento. Se observa que *Opuntia* sp. 1 (VI) es la especie que se encuentra más distante del resto, esto provocado por presentar el índice más bajo.

Los diagramas con un mayor poder de definición en la descripción de las variaciones entre la forma del cromosoma y la posición del centromero son los que se muestran en la figura

16. Los coeficientes de variación del tamaño cromosómico (CVcl) y del índice centromérico (CVci) propuestos por Paszko (2006; Figura 16-1), sugieren que no existen grandes diferencias en la morfología cromosómica dentro de los cariotipos, mostrando cierta homogeneidad de los complementos cromosómicos en los diferentes morfos. Con respecto a la asimetría del cariotipo existe una gran relación entre las especies de *Opuntia* analizadas, debido a la mayor presencia de cromosomas metacéntricos.

El último diagrama (Figura 16-2) realizado con el coeficiente de variación del tamaño cromosómico (CVcl) propuesto por Paszko (2006) y confrontado con el nuevo índice centromérico propuesto por Peruzzi (2013) demuestra correctamente las relaciones cariotípicas entre las especies. En este diagrama se conforman tres grupos determinados por los niveles de ploidía de las especies. En el primer grupo se encuentra *OTAP* (I) que presenta 22 cromosomas (diploide); en el segundo grupo se unen *OTAP-AHU* y *Opuntia lagunae* que presentan 44 cromosomas (tetraploide); y en el último grupo se agregan aquellas especies pentaploides y hexaploides conformados por *Opuntia sp.1* (VI) con 55 cromosomas y *Opuntia sp. 2* (V), *Opuntia sp. 3* (VIII), *Opuntia sp. 4* (IV) y *Opuntia sp. 5* (IX) que presentan 66 cromosomas.

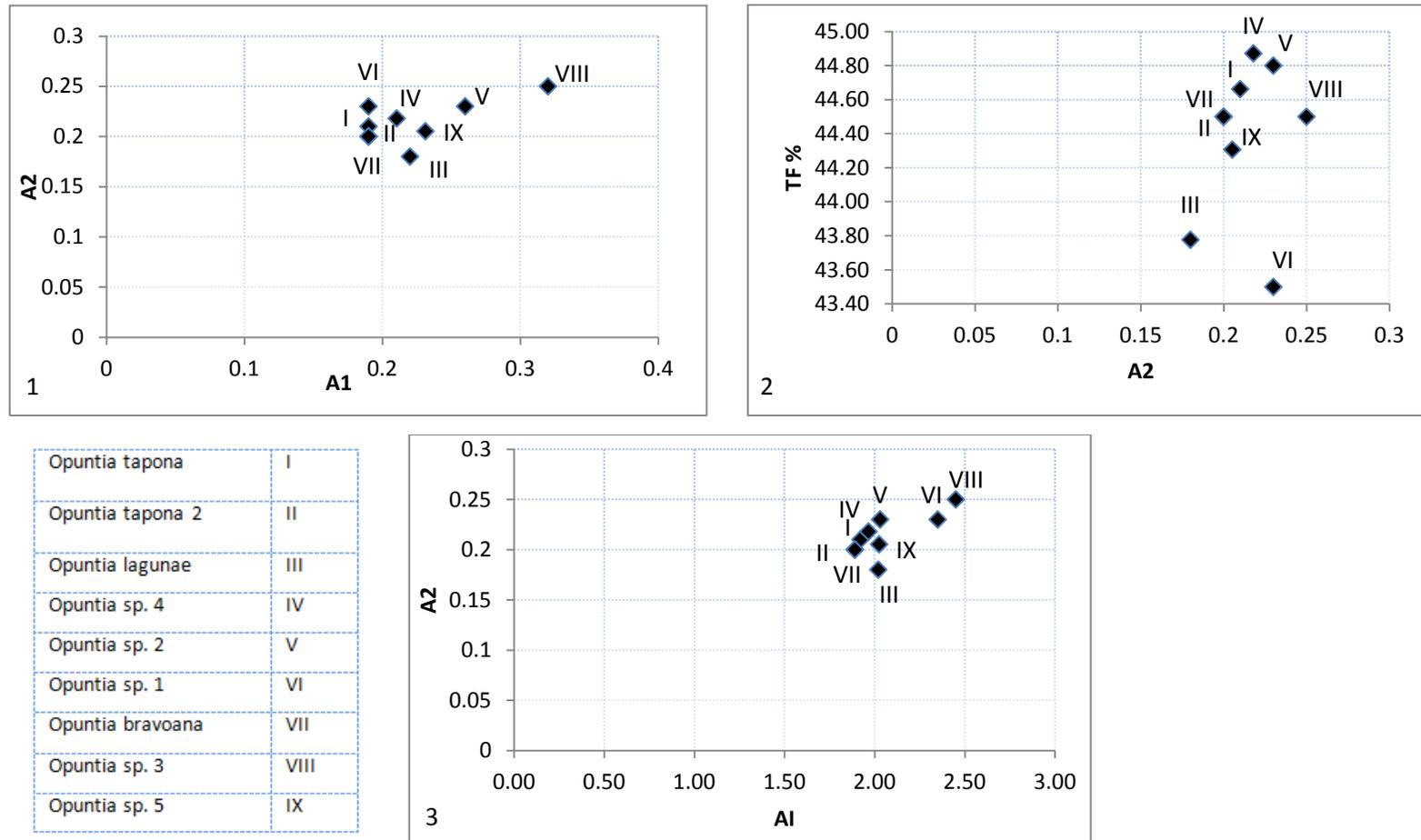


Figura 15. Diagramas de dispersión que indican la relación entre los índices de asimetría. 1) Índice intracromosomal (A1) vs Índice intercromosomal (A2) según Romero-Zarco (1980), donde se observa la diversidad de dimensiones en el complemento cromosómico. 2) Índice de la forma total del cromosoma (TF%; Huziwara, 1962) en el eje vertical mientras que el horizontal el índice A2 que ambos miden la variación de la forma de los cromosomas, indicando las especies VI y III son las que presentan una mayor diferencia con respecto al resto de las especies. 3) Comparación entre los índices AI (Plaszko, 2006) y A2 (Romero-Zarco, 1980) para determinar la asimetría entre las especies de *Opuntia*, se observa que los cromosomas son relativamente homogéneos debido a la presencia de cromosomas metacéntricos.

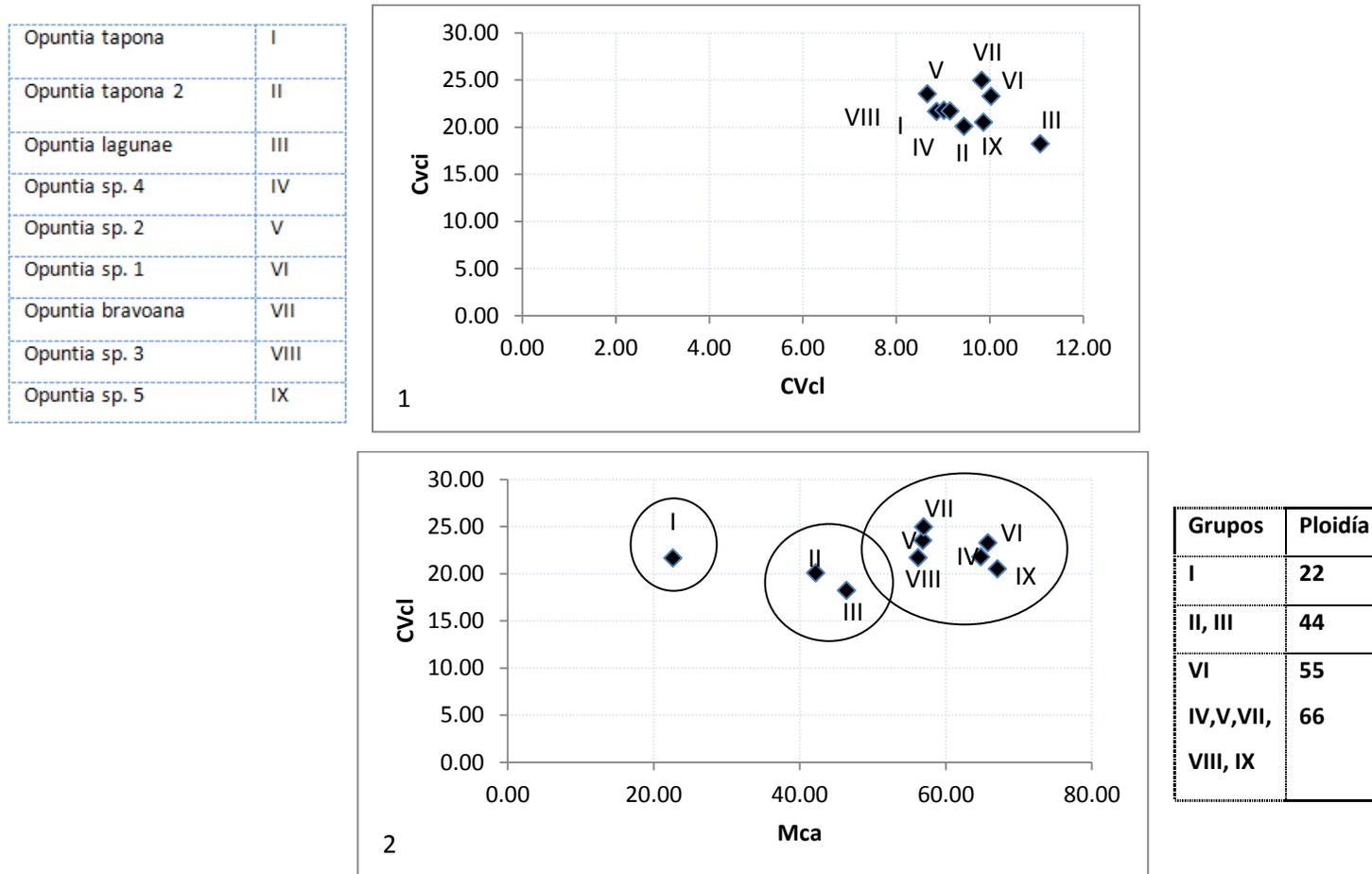


Figura 16. Diagramas de dispersión que indican la relación entre los índices de asimetría. 1) Coeficientes de variación del tamaño del cromosoma (CVcl) y del índice centromérico (CVci) indicando la presencia de cromosomas metacéntricos y la relación entre los taxa. 2) Diagrama entre el coeficiente de variación del tamaño del cromosoma (CVcl) y el nuevo parámetro de asimetría centromérica (Mca; Peruzzi, 2013) indicando la asociación de tres grupos; diploide, tetraploide y agregados la especie pentaploide con los hexaploides.

9. Discusión

Para la Región de los Cabos, la bibliografía hace referencia a solo 3 especies, pero por el trabajo exploratorio en campo se permite considerar la existencia de entidades taxonómicas adicionales que requieren ser documentadas por procedimientos y técnicas de laboratorio. La clasificación de las especies de *Opuntia* mediante la utilización de solo atributos morfológicos es difícil ya que presentan una gran plasticidad fenotípica. Esta inconsistencia morfológica puede estar correlacionada a la expresión de genes recesivos, hibridación, cambios en los niveles de ploidía o con adaptaciones a los diferentes ambientes que se presentan en la región.

Algunas especies no presentan problemas taxonómicos, como lo es *Opuntia pubescens* por lo que no fue incluida en el análisis morfológico debido a su fácil identificación, se diferencia de las demás por ser una planta de porte pequeño, con tallos cilíndricos algo aplanados, es una especie de amplia distribución en México. Esta especie no había sido incluida en los diferentes tratamientos florísticos de la península y la región de Los Cabos (Wiggins, 1980; León de la Luz *et al.*, 1999), sino hasta nuevos estudios realizados para la selva baja caducifolia de la península (León de la Luz *et al.*, 2012) bajo el nombre de *O. pumila* el cual es sinónimo de *O. pubescens*. Especie perteneciente a la serie Pumilae descrita por Britton y Rose (1919), en la cual mencionan que esta serie es la transición entre *Cylindropuntia* y *Platyopuntia* (*Opuntia sensu stricto*).

Opuntia ficus-indica (OFIC) es una especie cultivada, que dentro del análisis morfológico es el morfotipo que se separa de una manera más clara según el dendrograma generado, esto debido a que es una planta arborescente con cladodios de tamaño muy grande, frutos de color blanco y además por ser un octaploide.

Dentro del grupo A1 (Figura 4-A) se agregan dos morfotipos, OSP2 y OSP3, que al parecer podrían ser la misma entidad; las cuales al identificarlas mediante claves taxonómicas indican que podrían tratarse de *Opuntia wilcoxii*, especie que habita en la selva baja subcaducifolia de la vertiente del Pacífico en los estados de Sonora y Sinaloa (Shreve y

Wiggins, 1964; Bravo-Hollis, 1978; Wiggins, 1980); empero los morfos de la Región de Los Cabos presentan características distintas, por ejemplo son totalmente glabros y de cutícula brillante, los cladodios son más grandes y sin tonalidades púrpuras alrededor de las areolas. Por lo tanto, todas estas características sugieren que no se trata de *O. wilcoxii*. Por otro lado, según lo descrito por Bravo-Hollis (1978) *O. wilcoxii* es una especie cercanamente emparentada con *O. bravoana*, pero en el cluster obtenido no quedan agrupados dentro del mismo sub-conjunto. Los morfotipos OSP2 y OSP3, se separan uno del otro debido a que presentan diferencias en las flores, la primera presenta el estilo y el estigma de color blanco verdoso, mientras que la segunda el estilo es de color rojo con un estigma verde, es por esto que se proponen como dos posibles nuevas especies.

Al parecer el subconjunto A-1 no es del todo congruente, ya que *Opuntia lagunae*, que es una especie de crecimiento postrado, se agrupa junto a otros cuatro morfotipos cuya característica es de porte arbustivo a arborescente. Sin embargo *O. lagunae* (OLAG) logra diferenciarse en ese mismo subconjunto lo que la hace ser una especie independiente del resto. Dentro del subconjunto A-1, se agrupa OSP1, uno de los morfotipos con características muy distintivas y particulares (Figura 4-A), el cual presenta algunos rasgos intermedios entre *O. taponia* (OTAP) y *O. ficus-indica* (OFIC), al presentar pubescencia en el cladodio y presentar frutos con paredes gruesas y de gran tamaño. Esta condición puede confirmarse con los resultados del análisis cromosómico indicando que al parecer se trate de un híbrido interespecífico.

OSP4 es un morfotipo dentro del grupo A-1 que comparte algunas características con los morfotipos OSP2 y OSP3, pero podría estar más relacionado con OSP6 y OSP7; sin embargo estos últimos morfos tendrían que ser mejor estudiados debido a que no se pudo obtener información acerca de los frutos en el primero y de las flores en el segundo.

En el conjunto B se agregan los morfotipos identificados como *Opuntia taponia*, la cual es la especie que presenta una mayor variación morfológica, debido a posibles adaptaciones a los diferentes gradientes de aridez y a las condiciones físicas del suelo donde habita. En aquellos sustratos con escasa materia orgánica (litosoles), son predominantes individuos con troncos bien definidos, mientras que en suelos profundos y arenosos (regosoles y

fluvisoles) los individuos de *O. tapona* son más bien decumbentes. Los morfotipos que se agregan dentro del grupo B en el dendrograma, presentan características como los frutos semi-secos, hojas recurvadas en las areolas del pericarpelo y la cutícula pubescente. Pero el dendrograma demuestra que aún dentro de este subconjunto existen diferencias marcadas que podrían estar ligados a algún tipo de separación evolutiva. La ausencia de espinas en la mayoría de las areolas es una característica que hace la separación en un sub-conjunto (B2) dentro del grupo B (Figura 4-B), sin embargo la ausencia de espinas es un carácter que se debe tomar con reservas para la delimitación de especies debido a que puede estar definido por presiones ambientales más que por herencia genética (Majure, 2007).

En contraste con lo anterior, una población de *Opuntia tapona* (OTAP-AHU) proveniente de Sierra La Victoria, presenta una carga cromosómica tetraploide (4X), derivado tal vez por autoploidia. Morfológicamente se distingue por la ausencia de espinas y un crecimiento de los cladodios más robusto, separándose en un subgrupo (B2) dentro del dendrograma generado. Estas características podrían estar indicando que la especie *O. tapona* está en un proceso de diversificación y que los cambios en la morfología se pueden explicar desde una base genética.

La fenología de las especies de *Opuntia* en la Región de los Cabos no es sincrónica, incluso en la misma población de morfotipos puede ocurrir de manera intermitente. En *Opuntia tapona* y sus diferentes morfotipos la floración ocurren desde febrero a mayo, pudiendo tener otro episodio de floración durante el otoño, mientras que los frutos se encuentran en la planta todo el año, ya que persisten por más de una temporada.

Opuntia lagunae es consistente en su fenología, la producción de flores inicia en mayo y los frutos maduran durante el verano. Para *Opuntia bravoana* y el resto de los morfotipos (OSP1, OSP2, OSP3, OSP4, OSP5 y OSP6) su fenología floral se exhibe de manera pausada de abril a mayo y su fructificación ocurre durante el verano. La especie *O. pubescens* florece durante los meses de verano, una característica poco usual dentro del grupo de las opuntias.

La particularidad de la fenología reproductiva permitiría considerar, en un principio, un aislamiento reproductivo con las especies simpátricas, pero el número cromosómico impar,

$2n=55$ en *Opuntia* sp. 1 (OSP1), demuestra que puede existir hibridación inter-específica, derivado de la unión entre un octoploide y un diploide. Esta hibridación entre especies genera nuevas morfologías lo que aumenta la dificultad en el estudio taxonómico de este grupo de plantas. Los reportes de organismos pentaploides son escasos (Grant y Grant, 1982), sin embargo dentro de las opuntias es frecuente encontrar organismos pentaploides debido a hibridaciones interespecíficas (Majure *et al.*, 2012a, 2012c), proceso que consiste en el cruzamiento de dos especies diferentes del mismo género producto de la inexistencia de barreras ontogenéticas que lo impidan (Rebman y Pinkava 2001; Pinkava 2002).

Dentro de la subfamilia Opuntioideae se ha reportado el número cromosómico para 164 taxa, de los cuales más del 60% son poliploides (Pinkava *et al.*, 1985; Majure *et al.*, 2012c), hecho consistente en este trabajo pues la mayoría de los taxa estudiados presentan poliploidía.

Pinkava *et al.* (1998) reporta $2n=22$ para la especie *Opuntia tapona*, al igual que Baker *et al.* (2009) pero con el nombre de *O. comonduensis*, existiendo incertidumbre sobre la precisa identidad taxonómica. *O. tapona* mantiene su carga diploide a lo largo de su distribución geográfica, sin embargo en el extremo sur de su distribución se ha podido encontrar una población tetraploide ($2n=44$), tratándose tal vez de la formación inicial de un complejo poliploide en esta especie según como lo define Stebbins (1971 en Majure *et al.*, 2012a), que sugiere el inicio de un proceso de diversificación de la especie.

Para *Opuntia lagunae* es la primera vez que se obtiene un conteo cromosómico. Presenta un nivel de ploidía de $4x$, es decir es una especie tetraploide $2n=44$, al igual que *O. robusta* especie más cercanamente emparentada de acuerdo a Bravo-Hollis (1978), la cual se encuentra en el altiplano central de México, indicando que tal vez se trate de taxa conoespecíficos. Por lo que se necesita un estudio más profundo (genético) para dilucidar la historia evolutiva de *O. lagunae*.

El conteo para *Opuntia bravoana* fue de 66 cromosomas igual a lo reportado por Yuasa *et al.* (1973 en Majure *et al.*, 2012c), así mismo el morfo OSP5 presenta un conteo de $2n=66$ y dada la semejanza con *O. bravoana* mediante rasgo morfológicos, este morfo podría tratarse de alguna adaptación o modificación fenotípica debido al ambiente.

La condición hexaploide ($2n=66$) también se encontró en los morfos OSP2, OSP3 y OSP4. Como se menciona arriba los morfos OSP2 y OSP3 podrían caer en la descripción de *Opuntia wilcoxii* sin embargo el conteo cromosómico de este trabajo no concuerda a lo reportado por Majure *et al.* (2012c) con un número de $2n=44$, reafirmando la propuesta de nuevas especies. Sin embargo, los morfotipos OSP2, OSP3 y OSP4 se distinguen debido a que presenta diferencias en el cariotipo, indicando que tal vez se trate de tres especies independientes.

La longitud del genoma vario entre 79.5 a 210.5 μm en el complemento diploide (Anexo III). El menor tamaño lo obtuvo *Opuntia tapona*, debido a que es un diploide, sin embargo es la especie que presento cromosomas más largos (4.59 μm). Los tetraploides *OTAP-AHU* y *O. lagunae* presentaron un tamaño del genoma de 163.3 y 133.1 μm respectivamente, con cromosomas relativamente más pequeños que al anterior (2.30 y 2.33 μm). Los pentaploides y los hexaploides presentan un tamaño total del genoma muy similar, con excepción de *O. sp.3* que presenta el tamaño más largo del genoma entre las opuntias estudiadas (210.5 μm ; Tabla 5).

La asimetría del cariotipo puede estar ligada a las historias evolutivas de los taxa (Romero Zarco, 1986). Generalmente si se presenta un alto índice intracromosomal (A1) es considerado como una adaptación especializada, de otra manera el índice intercromosomal (A2) está directamente ligado a una distancia taxonómica (Romero Zarco, 1986). En las especies estudiadas estos dos índices no presentan grandes diferencias. Dos especies, *Opuntia sp.2* (OSP2) y *O. sp.3* (OSP3) presentan los índices intracromosomales (A1) más altos, lo que puede estar ligado a un alto grado de especialización y adaptación ecológica, ambas son arborescentes, que según lo propuesto por Bravo-Hollis (1978) esta forma de crecimiento es más común en ambientes de selva baja caducifolia debido a la limitancia de luz durante el verano y parte del otoño, cuando el dosel se llena de hojas.

La fórmula cariotípica para las especies de *Opuntia* en la Región de los Cabos muestran una predominancia de cromosomas metacéntricos y submetacéntricos, indicando que el cariotipo dentro de las especies estudiadas aquí es homogéneo, lo que es común dentro de *Opuntia* y otras cactáceas (Cota y Wallace, 1995; Bandyopadhyay y Sharma, 2000;

Palomino y Heras, 2001; Briones *et al.*, 2004). La homogeneidad o simetría del cariotipo, con la presencia de cromosomas pequeños y metacéntricos son características primitivas dentro del grupo de las cactáceas según la teoría de Stebbins (1971). Lo cual puede explicarse a que el género *Opuntia* es un grupo de relativa reciente aparición evolutiva (Majure *et al.*, 2012b) y aún se encuentra en un proceso activo de especiación.

Tres morfotipos aun no identificados totalmente (OSP2, OSP3 y OSP4), que habitan en la selva baja de las localidades Sierra de San Lorenzo, San Simón y San Antonio, todos estos con un número cromosómico hexaploide ($2n=66$), de acuerdo al dendrograma son más cercanos a *O. lagunae* que habita en bosque de pino y es un tetraploide, contrario a lo que se podría esperar que de acuerdo a sus características morfológicas y cariotípicas deberían ser más afines a *O. bravoana* que también habita en selva baja y es hexaploide ($2n=66$).

Los taxa de *Opuntia* deben ser evaluados desde diferentes perspectivas antes de hacer una delimitación de especies. Ya que el solo uso de características morfológicas para delimitar especies es a veces ambigua, esto puede ser debido a la hibridación entre taxa o debido a variables del hábitat que causan cambios en la morfología haciendo la delimitación de especies menos concluyente.

Es necesario llevar a cabo estudios filogenéticos mediante secuencias de ADN (Scheinvar, 2010; Hernández-Hernández *et al.*, 2011) y técnicas avanzadas de citogenética vegetal mediante la utilización de fluorocromos (CMA/DAPI), aplicados con éxito en la comparación de la sistemática y la historia evolutiva de especies cercanamente relacionadas (Guerra, 2008, 2012; Las Peñas *et al.*, 2008), adicionados a los tradicionales comparaciones morfológicas para tener una mejor certeza de la identidad específica de las diferentes poblaciones de nopales en la Región de Los Cabos.

El análisis mediante un sistema de información geográfica demuestra que la selva baja caducifolia y el bosque de encino son los tipos de vegetación con mayor diversidad de especies para el género *Opuntia*, pues de doce morfotipos, ocho se presentan en la selva baja y la confluencia del matorral sarcocaula, dos morfotipos se distribuyen en el bosque de pino-encino, el resto se encuentra en lo que sería el matorral xerófilo más cercano a la costa (Figura 17).

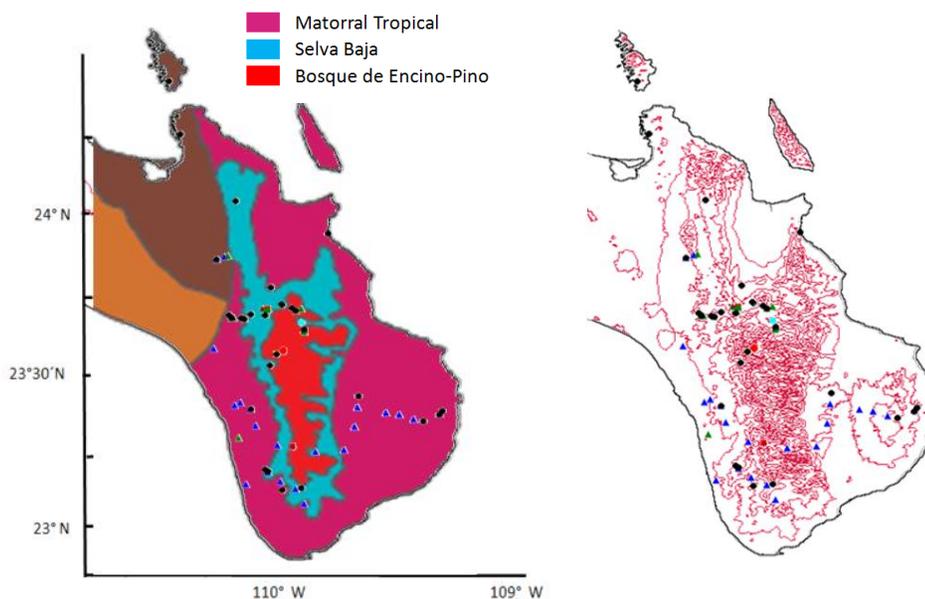


Figura 17. Análisis de riqueza de especies para la Región de los Cabos mediante un sistema de información geográfica. Indicando que la selva baja y el bosque de encino son los tipos de vegetación con mayor número de especies. Tipos de vegetación de acuerdo a (González-Abraham et al., 2010), curvas de nivel cada 250 m.

Se propone la presencia de hasta seis entidades de nopales que podrían distinguirse como especies, variedad y subespecie. La primera entidad propuesta sería *Opuntia* sp. 1 (OSP1), la cual es un pentaploide natural derivado de una hibridación, cuyos padres putativos podrían ser *O. taponia* 2x y *O. ficus-indica* 8x (Figura 18-A). La segunda y la tercera propuesta, *Opuntia* sp. 2 (OSP2) y *Opuntia* sp. 3 (OSP3) respectivamente, podría ser la misma entidad sin embargo presentan diferencias en la pigmentación de órganos florales, por lo que en la presente investigación los proponemos como dos especies (Figura 18-B). Una cuarta propuesta, *Opuntia* sp. 4 (OSP4), se trata de una especie muy característica, ya que es una planta arbustiva que habita en el ecotono de la selva baja y el encinar de la Sierra La Laguna, como características particulares son la presencia de lóbulos del estigma rostrados, cladodios lustrosos y frutos piriformes de color rojo-púrpura (Figura 18-B), a la cual el dendrograma la ubica más cerca de *O. lagunae*, pero que por sus características morfológicas y cariotípicas podríamos pensar que esta más cercana a *O. bravoana*. La quinta entidad propuesta *Opuntia* sp. 5 (OSP5) es muy cercana a la especie *O. bravoana*,

pero presenta rasgos consistentes, como las glóquidas tipo cerdas en areolas superiores del pericarpelo, que la hacen separarse de esta, por lo que en este tratado lo proponemos como una variedad de *O. bravoana* (Figura 18-B).

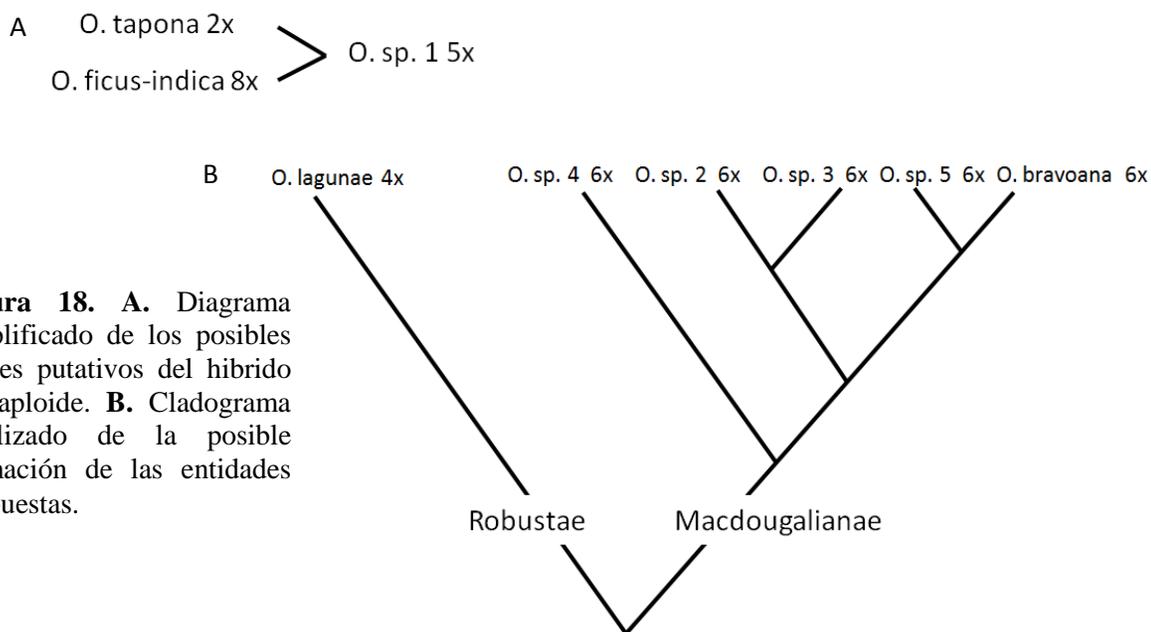


Figura 18. A. Diagrama simplificado de los posibles padres putativos del híbrido pentaploide. B. Cladograma idealizado de la posible formación de las entidades propuestas.

La sexta propuesta se trata de una posible subespecie para *Opuntia taponae*, se separa debido a características morfológicas y cromosómicas, el morfotipo OTAP-AHU es un tetraploide ($2n=44$) derivado posiblemente de una autopoliploidia. Considerado subespecie ya que ha cambiado su contenido genético (Figura 19). Este morfotipo habita en bosque de encino y presenta una notoria ausencia de espinas en las areolas del cladodio, además de presentar cladodios mucho más robustos que su contraparte diploide.

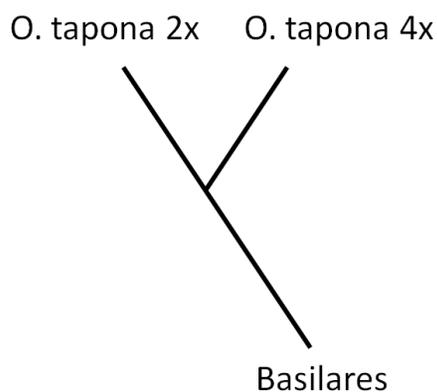


Figura 19. Posible formación de una subespecie debido a cambios en el nivel de ploidía.

10. Conclusiones

1. Los resultados del análisis morfológico permite separar dos grupos, cuya principal diferencia son la forma, color y textura de los frutos; los frutos jugosos y de color rojo a púrpura (*Opuntia ficus-indica*, *O. bravoana*, *O. lagunae*, *O. sp. 1*, *O. sp. 2*, *O. sp. 3*, *O. sp. 4*, *O. sp. 5*, *O. sp. 6* y *O. sp. 7*) y los frutos semisecos y carnosos de paredes anchas (*O. tapona* y sus variaciones morfológicas).
2. Los conteos cromosómicos indican la presencia de organismos diploides (*O. tapona* $2x=22$), triploides (*O. pubescens* $3x=33$), tetraploides (*O. tapona* $4x=44$, *O. lagunae* $4x=44$), pentaploides (*O. sp. 1*), hexaploides (*O. sp. 2*, *O. sp. 3*, *O. sp. 4*, *O. sp. 5*) y octoploides (*O. ficus-indica* $8x=88$).
3. Los cariotipos de los complementos cromosómicos son mayormente simétricos, caracterizados por la presencia de cromosomas metacéntricos y submetacéntricos.
4. *Opuntia* es un grupo de relativa reciente aparición evolutiva y aún se encuentra en un proceso activo de especiación, sugerido por la simetría del cariotipo y la presencia de características primitivas como cromosomas pequeños y metacéntricos, la gran variación morfológica y la presencia de hibridación interespecífica.
5. Históricamente se reconocían solo cuatro especies de *Opuntia* en la Región de Los Cabos, pero debido a diferencias morfológicas y cariotípicas se propone la presencia de seis posibles entidades adicionales. Un híbrido (*O. sp. 1*) derivado de un cruzamiento interespecífica que habita en el bosque de encino de Sierra La Victoria; dos especies arbóreas de selva baja caducifolia procedentes de Sierra San Lorenzo con características florales distintivas (*O. sp. 2* y *O. sp. 3*); una especie de relativa amplia distribución en la selva baja de Sierra La Laguna (*O. sp. 4*); una variedad (*O. sp. 5*) relacionada con *O. bravoana*; y una subespecie de *O. tapona* (OTAP-AHU) por ser un tetráploide (Figura 20).

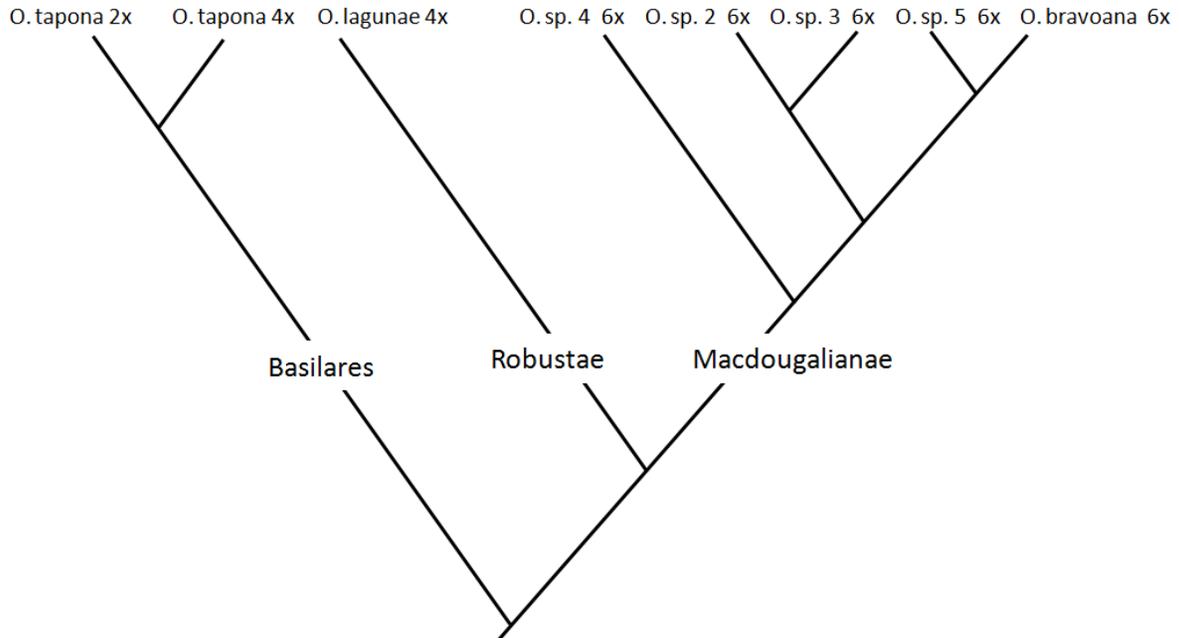


Figura 20. Árbol filogenético idealizado, mostrando la posible formación de las entidades propuestas.

6. El análisis mediante un sistema de información geográfica indica que la selva baja caducifolia y su confluencia con el bosque de encino y el matorral sarcocaulé son los tipos de vegetación con mayor riqueza de especies.

11. Literatura Citada

- Anderson, E. y G.L. Stebbins. 1954. Hybridization as an Evolutionary Stimulus. *Evolution*. 8(4):378–388.
- Anderson, E.F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press, 776p.
- Anderson, T.M., M.A. Lachance, y W.T. Starmer. 2004. The relationship of phylogeny to community structure: The cactus yeast community. *The American Naturalist*. 164(6):709–721.
- Anónimo. 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. 78p.
- APGIII. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean society*. (161):105–121.
- Arakaki, M., P.-A. Christin, R. Nyffeler, A. Lendel, U. Eggli, R.M. Ogburn, E. Spriggs, M.J. Moore, y E.J. Edwards. 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 108(20):8379–84.
- Arriaga, L. y J.L. León de la Luz. 1989. The Mexican Tropical Deciduous Forest of Baja California Sur: A floristic and structural approach. *Vegetatio*. 84(1):45–52.
- Bacardi-Gascon, M., D. Dueñas-Mena, y A. Jimenez-Cruz. 2007. Lowering effect on postprandial glycemic response of nopales added to mexican breakfasts. *Diabetes Care*. 30(5):1264–1265.
- Baker, M.A. 2002. Chromosome numbers and their significance in some Opuntioideae and Cactoideae (Cactaceae) of mainland Ecuador and Peru. *Haseltonia*. (9):69–77.
- Baker, M.A., J.P. Rebman, B.D. Parfitt, D.J. Pinkava, y A.D. Zimmerman. 2009. Chromosome numbers in some cacti of western North America-VIII. *Haseltonia*. 15:117–134.
- Bandyopadhyay, B. y A. Sharma. 2000. The use of multivariate analysis of karyotypes to determine relationships between species of *Opuntia* (Cactaceae). *Caryologia*. 53(2):121–126.
- Bárcenas, R.T., C. Yesson, y J.A. Hawkins. 2011. Cladistics molecular systematics of the Cactaceae. *Cladistics*. 27:470–489.
- Benson, L.D. 1982. *The cacti of the United States and Canada*. Stanford University Press, 1044p.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México, Volume 1*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 743 ppp.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. *Las cactáceas de México, Volume 3*. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 643p.
- Bravo-Hollis, H. y L. Scheinvar. 1995. El interesante mundo de las cactáceas. *Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología*, 233p.
- Briones, F., G. Palomino, y A. Garcia. 2004. Chromosome analysis of *Mammillaria supertexta*, *M. crucigera* and *M. haageana* and their comparison with *M. san-angelensis* (Cactaceae). *Caryologia*. 57(3):211–218.

- Britton, N.L. y J.N. Rose. 1908. A preliminary treatment of the Opuntioideae of North America. *Smithsonian Miscellaneous Collections*. 50:521.
- Britton, N.L. y J.N. Rose. 1920. *The Cactaceae*. Carnegie Institute of Washington, Washington, D.C., USA.
- Carreño, A.L. y J. Helenes. 2002. Geology and Ages of the Islands. En: Case T.J. *et al.* (eds.) *A new island biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University Press, New York. 14–40p.
- Caruso, M., S. Currò, G. Las Casas, S. La Malfa, y A. Gentile. 2010. Microsatellite markers help to assess genetic diversity among *Opuntia ficus indica* cultivated genotypes and their relation with related species. *Plant Systematics and Evolution*. 290(1-4):85–97.
- Cody, M., R. Moran, J.P. Rebman, y H. Thompson. 2002. The biological scene: Plants. En: Case T.J. *et al.* (eds.) *A new island biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University Press, New York. 63–111p.
- Conde, L.F. 1975. Anatomical comparisons of five species of *Opuntia* (Cactaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 62(2):425–473.
- Cota, J.H., J.P. Rebman, y R.S. Wallace. 1996. Chromosome numbers in *Ferocactus* (Cactaceae: Cactoideae). *Cytologia*. (61):431–437.
- Cota, J.H. y R.S. Wallace. 1995. Karyotypic studies in the genus *Echinocereus* (Cactaceae) and their taxonomic significance. *Caryologia*. 48(2):105–122.
- Coulter, J.M. 1896. Preliminary revision of the North American species of *Echinocactus*, *Cereus* and *Opuntia*. *Contributions from the United States National Herbarium*. 3(7):425.
- Cuénoud, P., V. Savolainen, L.W. Chatrou, M. Powell, R.J. Grayer, y M.W. Chase. 2002. Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on nuclear 18s rDNA and plastid *rbcL*, *atpB* and *matK* DNA sequences. *American Journal of Botany*. 89(1):132–144.
- Defelice, M.S. 2004. Prickly pear cactus, *Opuntia* spp. *A Spine-Tingling Tale*. *Weed Technology*. 18(3):869–877.
- Domínguez-Cadena, R. 2003. Aspectos biológicos y ecológicos de los nopales silvestres de Baja California Sur. En: Murillo-Amador B. *et al.* (eds.) *El nopal, alternativa para la agricultura de zonas áridas en el siglo XXI*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., 49–68p.
- Durham, J.W. y E.C. Allison. 1960. The geologic history of Baja California and its marine faunas. *Systematic Zoology*. 9(2):47–91.
- Ferreira, T. y W.S. Rasband. 2012. *Image J: User's Guide - IJ 1.46*. 198p.
- García-Velázquez, A. 1990. *Técnicas y procedimientos de citogenética vegetal*. Colegio de Postgraduados, Universidad Autónoma Chapingo, México. 144p.
- García-Zambrano, E., A. Gutiérrez-Díez, G. Salinas-García, E. Cárdenas-Cerda, R. Vázquez-Alvarado, F. Zavala-García, y J. Martínez de la Cerda. 2006. Clasificación y estimación de la diversidad genética de Nopal *Opuntia* spp en base a descriptores fenotípicos y marcadores genético moleculares. *Phyton*. (75):125–135.
- Gibson, A.C. y P.S. Nobel. 1990. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, 286p.
- Godínez-Álvarez, H.A. y P. Ortega-Baes. 2007. Mexican Cactus Diversity: environmental correlates and conservation priorities. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. (81):81–87.

- González-Abraham, C.E., P.P. Garcillán, E. Ezcurra, y E.G. de T. de Ecorregiones. 2010. Ecorregiones de la Península de Baja California: una síntesis. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. (87):69–82.
- Grant, V. y K.A. Grant. 1982. Natural pentaploids in the *Opuntia lindheimeri*-*phaeacantha* group in Texas. *Botanical Gazette*. 143(1):117–120.
- Griffith, M.P. 2003. USING MOLECULAR EVIDENCE TO ELUCIDATE RETICULATE. *Madroño*. 50(3):162–169.
- Griffith, M.P. 2004a. *Cactus evolution and systematics: Studies in the Opuntioideae (Cactaceae)*. Claremont Graduate University,
- Griffith, M.P. 2004b. The origins of an important cactus crop, *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae): New Molecular Evidence. *American Journal of Botany*. 91(11):1915–1921.
- Griffith, M.P. y J.M. Porter. 2009. Phylogeny of Opuntioideae (Cactaceae). *International Journal of Plant Sciences*. 170(1):107–116.
- Guerra, M. 2008. Chromosome numbers in plant cytotaxonomy: concepts and implications. *Cytogenetic and Genome Research*. 120(3-4):339–50.
- Guerra, M. 2012. Cytotaxonomy: The end of childhood. *Plant Biosystems*. 146(3):703–710.
- Gutiérrez, M.A. 1998. Medicinal use of the latin food staple nopales: The prickly pear cactus. *Nutrition Bytes*. 4(2):2–5.
- Guzmán, U., S. Arias, y P. Dávila. 2003. *Catálogo de Cactáceas Mexicanas*. UNAM, 315p.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper, y P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. 4(1):9.
- Hammond, E.H. 1954. *A geomorphic study of the Cape Region of Baja California*. University of California Press, Berkeley, California. 98p.
- Hernández, H.M. y H.A. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Botánica Mexicana*. 26:33–52.
- Hernández-Hernández, T., H.M. Hernández, J.A. De-Nova, R. Puente, L.E. Eguiarte, y S. Magallón. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American journal of botany*. 98(1):44–61.
- Hunt, D. 1999. *CITES Cactaceae Checklist*. Cornell University, 315p.
- Hunt, D. 2006. *The New Cactus Lexicon: Descriptions and Illustrations of the Cactus Family*. DH Books, Milborne Port, UK.
- Huziwara, Y. 1962. Karyotype analysis in some genera of Compositae. VIII. Further studies on the chromosomes of *Aster*. *American Journal of Botany*. 49(2):116–119.
- Jiménez Sierra, C.L. 2011. Las cactáceas mexicanas y los riesgos que enfrentan. *Revisa Digital Universitaria*. 12(1):1–23.
- Kiesling, R. 1998. Origen, domesticación y distribución de *Opuntia ficus-indica*. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*. 3:50–59.
- Léia Acelkrad, L. 2011. *Simposium: Diversidad de nopales silvestres, cultivados y otras Cactáceas de México*. 12p.

- León de la Luz, J.L. y R. Domínguez-Cadena. 1989. Flora of the Sierra de la Laguna, Baja California Sur, México. *Madroño*. 36(2):61–83.
- León de la Luz, J.L., R. Domínguez-Cadena, y A. Medel-Narváez. 2012. Florística de la Selva Baja Caducifolia de la Península de Baja California, México. *Botanical Sciences*. 90(2):143–162.
- León de la Luz, J.L., J.J. Pérez Navarro, y A. Breceda. 2000. A transitional xerophytic tropical plant community of the Cape Region, Baja California. *Journal of Vegetation Science*. 11(4):555–564.
- León de la Luz, J.L., J.J. Pérez Navarro, M. Domínguez León, y R. Domínguez-Cadena. 1999. Flora de la región del cabo de Baja California Sur. UNAM, México. 39p.
- Levan, A., K. Fredga, y A.A. Sandberg. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas*. 52(2):201–220.
- Majure, L.C. 2007. The ecology and morphological variation of *Opuntia* (Cactaceae) species in the mid-south, United States. Mississippi State University,
- Majure, L.C., W.S. Judd, P.S. Soltis, y D.E. Soltis. 2012a. Cytogeography of the Humifusa clade of *Opuntia* s.s. Mill. 1754 (Cactaceae, Opuntioideae, Opuntieae): correlations with pleistocene refugia and morphological traits in a polyploid complex. *Comparative Cytogenetics*. 6(1):53–77.
- Majure, L.C., R. Puente, M.P. Griffith, W.S. Judd, P.S. Soltis, y D.E. Soltis. 2012b. Phylogeny of *Opuntia* s.s. (Cactaceae): Clade delineation, geographic origins, and reticulate evolution. *American journal of botany*. 99(5):847–864.
- Majure, L.C., R. Puente, y D.J. Pinkava. 2012c. Miscellaneous chromosome numbers in *Opuntieae* DC. (Cactaceae) with a compilation of counts for the group. *Haseltonia*. 18:67–78.
- Mandujano, M., J. Gulovob, y J. Reyes. 2002. Lo que usted siempre quiso saber sobre las cactáceas y nunca se atrevió a preguntar. *CONABIO. Biodiversitas*. 40:4–7.
- Mellink, E. y M.E. Riojas-López. 2002. Consumption of platyopuntias by wild vertebrates. En: Nobel P.S. (eds.) *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press, 109–123p.
- Mercado-Ruaro, P. y A. Delgado-Salinas. 1998. Karyotypic Studies on Species of *Phaseolus* (Fabaceae: Phaseolinae). *American Journal of Botany*. 85(1):1–9.
- Mulcahy, D.G. y J.R. Macey. 2009. Vicariance and dispersal form a ring distribution in nightshakes around the Gulf of California. *Molecular phylogenetics and evolution*. 53(2):537–46.
- Muñoz-Urias, A., G. Palomino-Hasbach, T. Terrazas, A. García-Velázquez, y E. Pimienta-Barrios. 2008. Variación anatómica y morfología en especies y entre poblaciones de *Opuntia* en la porción sur del desierto Chihuahuense. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 83:1–11.
- Murphy, R.W. y G. Aguirre-Léon. 2002. The Nonavian Reptiles: Origins and Evolution. En: Case T.J. *et al.* (eds.) *A new island biogeography of the Sea of Cortés*. Oxford University Press, 181–220p.
- Nason, J.D., J.L. Hamrick, y T.H. Fleming. 2002. Historical vicariance and postglacial colonization effects on the evolution of genetic structure in *Lophocereus*, a Sonoran Desert columnar cactus. *Evolution*. 56(11):2214–26.

- Negrón-Ortiz, V. 2007. Chromosome numbers, nuclear DNA content, and polyploidy in *Consoulea* (Cactaceae), an endemic cactus of the Caribbean Islands. *American Journal of Botany*. 94(8):1360–1370.
- Palomino, G. y H.M. Heras. 2001. Karyotypic studies in *Opuntia cochineria*, *O. hyptiacantha*, and *O. streptacantha* (Cactaceae). *Caryologia*. 54(2):147–154.
- Paszko, B. 2006. A critical review and a new proposal of karyotype asymmetry indices. *Plant Systematics and Evolution*. 258(1-2):39–48.
- Las Peñas, M.L., G. Bernardello, y R. Kiesling. 2008. Karyotypes and fluorescent chromosome banding in *Pyrrhocactus* (Cactaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 272(1-4):211–222.
- Peña-Valdivia, C.B., M. Luna-Cavazos, J.A. Carranza-Sabas, J.A. Reyes-Agüero, y A. Flores. 2008. Morphological characterization of *Opuntia* spp.: A multivariate analysis. *Journal of the Professional Association for Cactus Development*. 10:1–21.
- Peruzzi, L. y H.E. Eroğlu. 2013. Karyotype asymmetry: again, how to measure and what to measure? *Comparative Cytogenetics*. 7(1):1–9.
- Pimienta-Barrios, E., S.C. Loza, y M.E. González del Castillo-Aranda. 2003. Caracterización anatómica y conductividad hidráulica teórica de los elementos de vaso de variedades silvestres y cultivadas de nopal tunero (*Opuntia*). *Acta Botánica Mexicana*. (62):21–30.
- Pinkava, D.J. 2002. On the evolution of the North American Opuntioideae. En: Hunt D. y Taylor N.P. (eds.) *Studies in the Opuntioideae (Cactaceae)*. David Hunt, The Manse, Chapel Lane, Milborne Port, UK. 59–98p.
- Pinkava, D.J., M.A. Baker, B.D. Parfitt, M.W. Mohlenbrock, y R.D. Worthington. 1985. Chromosome numbers in some cacti of western North America-V. *Systematic Botany*. 10(4):471–483.
- Pinkava, D.J., L.A. McGill, y T. Reeves. 1977. Chromosome numbers in some cacti of western North America-III. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 104(2):105–110.
- Pinkava, D.J. y M.G. McLeod. 1971. Chromosome numbers in some cacti of western North America. *Brittonia*. 23(2):171–176.
- Pinkava, D.J., M.G. McLeod, L.A. McGill, y R.C. Brown. 1973. Chromosome numbers in some cacti of western North America-II. *Brittonia*. 25(1):2–9.
- Pinkava, D.J. y B.D. Parfitt. 1982. Chromosome numbers in some cacti of western North America-IV. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 109(2):121–128.
- Pinkava, D.J., J.P. Rebman, y M.A. Baker. 1998. Chromosome numbers in some cacti of western North America-VII. *Haseltonia*. 6:32–40.
- Pinkava, D.J., J.P. Rebman, y M.A. Baker. 2001. Nomenclatural changes in *Cylindropuntia* and *Opuntia* (Cactaceae) and notes on interspecific hybridization. *Arizona-Nevada Academy of Science*. 33(2):150.
- Poggio, L. y C.A. Naranjo. 2004. Citogenética. En: Echenique V. *et al.* (eds.) *Biotecnología y Agricultura*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Argentina. 69–79p.
- Powell, A.M. y J.F. Weedon. 2004. *Cacti of the Trans-Pecos & Adjacent Areas*. Texas Tech University Press, 509p.
- Puente, R. 2013. *Opuntia bravoana*. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.1.

- Ramamoorthy, T.P. 1993. Biological diversity of México: origins and distribution. Oxford University Press, 812p.
- Raven, P.H. 1975. The Bases of Angiosperm Phylogeny: Cytology. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 62(3):724–764.
- Rebman, J.P. 1995. Biosystematics of *Opuntia* subgenus *Cylindropuntia* (Cactaceae), the chollas of lower California, México. Arizona State University,
- Rebman, J.P. 2001. Succulent diversity in lower California , Mexico. *Cactus and Succulents Journal*. 73:131–138.
- Rebman, J.P. 2002. Nomenclatural changes in *Cylindropuntia*, *Grusonia*, and *Nopalea* (Cactaceae). *Arizona-Nevada Academy of Science*. 34(1):45.
- Rebman, J.P. y D.J. Pinkava. 2001. *Opuntia* Cacti of North America: An Overview. *The Florida Entomologist*. 84(4):474–483.
- Rebman, J.P. y N.C. Roberts. 2012. Baja California: Plant Field Guide. San Diego Natural History Museum, San Diego, CA. 452p.
- Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre-Rivera, y J.L. Flores-Flores. 2005a. Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) en relación con su domesticación en la altiplanicie meridional de México. *INTERCIENCIA*. 30(8):476–484.
- Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre-Rivera, y H.M. Hernández. 2005b. Notas sitemáticas y descripción detallada de *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. (Cactaceae). *Agrociencia*. 39(4):395–908.
- Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre-Rivera, y A. Valiente-Banuet. 2006. Reproductive biology of *Opuntia*: A review. *Journal of Arid Environments*. 64(4):549–585.
- Riddle, B.R., D.J. Hafner, L.F. Alexander, y J.R. Jaeger. 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California peninsular desert biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 97(26):14438–14443.
- Rodríguez Salazar, E. y A. Nava Cedillo. 1998. Nopal. *Riqueza Arqueológica de México*. Secretaría de Educación Pública, México. 160p.
- Rohlf, F.J. 2000. NTSYS-Pc: Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System, version 2.1. 38p.
- Romero Zarco, C. 1986. A new method for estimating karyotype asymmetry. *Taxon*. 35(3):526–530.
- Ross, R. 1981. Chromosome counts, cytology and reproduction in the Cactaceae. *American Journal of Botany*. 68(4):463–470.
- Rzedowski, J. 1973. Geographical relationships of the flora of Mexican dry regions. En: Graham A. (eds.) *Vetation and Vegetational History of Northern Latin America*. Elsevier Inc., Amsterdam. 61–72p.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Noriega Editores, México. 432p.
- Sáenz, C., H. Berger, J. Corrales, L. Galleti, V. García, I. Higuera, C. Mondragón, A. Rodríguez-Félix, E. Sepúlveda, y V.M. Teresa. 2006. Utilización agroindustrial del nopal. *Utilización agroindustrial del Nopal*. FAO, Roma. 168p.

- Sakamoto, Y. y A. Zacaro. 2009. LEVAN, an ImajeJ plugin for morphological cytogenetic analysis of mitotic and meiotic chromosomes. 1p.
- Sánchez, M.E. y J.L. Villaseñor. 1994. Una especie nueva de *Opuntia* del estado de Querétaro. *Acta Botánica Mexicana*. 27:1–5.
- Scheinvar, L. 2010. *Nopales Silvestres Mexicanos*. .
- Scheinvar, L. 2011. *Especies silvestres de nopales mexicanos*. 35p.
- Segura, S., L. Scheinvar, G. Olalde, O. Leblanc, S. Filardo, A. Muratalla, C. Gallegos, y C. Flores. 2007. Genome sizes and ploidy levels in Mexican cactus pear species *Opuntia* (Tourn.) Mill. series *Streptacanthae* Britton et Rose, *Leucotrichae* DC., *Heliabravoanae* Scheinvar and *Robustae* Britton et Rose. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 54(5):1033–1041.
- Shreve, F. y I.L. Wiggins. 1964. *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert, Volume 1*. Stanford University Press, 1740p.
- Sneath, P.H.A. y R.R. Sokal. 1973. *Numerical Taxonomy: The Principles and Practice of Numerical Classification*. W.H. Freeman, 573p.
- Soberon, J., J. Golubov, y J. Sarukhán. 2001. The importance of *Opuntia* in México and routes of invasion and impact of *Cactoblastis cactorum* (Lepidoptera:Pyralidae). *Florida Entomologist*. 84(4):486–492.
- Soltis, P.S. y D.E. Soltis. 2009. The role of hybridization in plant speciation. *Annual review of plant biology*. 60:561–88.
- Stace, C.A. 2000. Cytology and cytogenetics as a fundamental taxonomic resource for the 20th and 21st Centuries. *Taxon*. 49(3):451–477.
- Starmer, W., R. Schmedicke, y M. Lachance. 2003. The origin of the cactus-yeast community. *FEMS Yeast Research*. 3(4):441–448.
- Stebbins, G.L. 1952. Aridity as stimulus to plant evolution. *The American Naturalist*. 86(826):33–44.
- Stebbins, G.L. 1959. The role of hybridization in evolution. *Proceedings Of The American Philosophical Society*. 103(2):231–251.
- Stebbins, G.L. 1971. *Chromosomal evolution in higher plants*. Addison Wesley, London. 216p.
- Stock, J.M. y K. V Hodges. 1989. Pre-Pliocene extension around the Gulf of California and the transfer of Baja California to the Pacific plate. *Tectonics*. 8(1):99–115.
- Valiente-Banuet, A. y H.A. Godínez-Álvarez. 2002. Population and community ecology. En: Nobel S.P. (eds.) *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press, Berkeley, California. 108p.
- Wallace, R.S. y S.L. Dickie. 2002. Systematic implications of chloroplast DNA sequences variation in the *Opuntioideae*. En: Hunt D. y Taylor N.P. (eds.) *Studies in the Opuntioideae (Cactaceae)*. David Hunt, The Manse, Chapel Lane, Milborne Port, UK. 9–24p.
- Weedin, J.F., A.M. Powell, y D.O. Kollé. 1989. Chromosome numbers in Chihuahuan desert Cactaceae. II. Trans-Pecos Texas. *The Southwestern Naturalist*. 34(1):160–164.
- Wiggins, I.L. 1980. *The Flora of Baja California*. Stanford University Press, Standford, California.
- Wilder, B.T., R.S. Felger, y H. Romero-Morales. 2008. Succulent plant diversity of the Sonoran island, Gulf of California, Mexico. *Haseltonia*. (14):127–160.

- Yesson, C., R.T. Bárcenas, H.M. Hernández, M.D.L.L. Ruiz-Maqueda, A. Prado, V.M. Rodríguez, y J. a Hawkins. 2011. DNA barcodes for Mexican Cactaceae, plants under pressure from wild collecting. *Molecular ecology resources*. 11(5):775–83.
- Zuo, L. y Q. Yuan. 2011. The difference between the heterogeneity of the centromeric index and intrachromosomal asymmetry. *Plant Systematics and Evolution*. 297(1-2):141–145.

ANEXO I

Revisión Taxonómica

Opuntia Miller. **Gard. Dict. Abr., ed. 4. vol. 2. 1754.**

Arboles o arbustos, erectos o rastreros, usualmente con muchas ramificaciones, formando agregados o tapetes; tronco cuando presente inicialmente segmentado, volviéndose continuo con la edad, eje principal determinado, usualmente cilíndrico. Segmentos del tallo, también denominados **artículos, cladodios o pencas**, de color verde o en ocasiones rojizos a púrpuras, aplanados o sub-cilíndricos, de forma circular, ovada, lanceolada o obovada a oblanceolada 2-60 (-120) x 1.2-40 cm, casi lisos a tuberculados, glabros o pubescentes; **areolas** usualmente elípticas, circulares u obovadas 3-8(-10) x 1-7(-10) mm; lana blanca, gris o negruzca, con la edad a gris o negro. **Hojas** carnosas, cónicas, de limbo pequeño, prontamente caducas. **Espinas** 0-15+ por areola, blancas, amarillas a café, rojo-café a gris, con la edad volviéndose gris a café oscuro o negro, sin vaina, aciculares a subuladas, a veces setosas o cerdas, cilíndricas en la base adelgazándose en una punta hacia el ápice de 75(-170) mm, ápices a veces pálidos, amarillos o negros. **Glóquidas** dispuestas en semicírculo adaxial en el margen de la areola, en agregados o penachos o rodeando a la areola, blancas a amarillas a cafesosas o rojo-café, volviéndose morenas o rojizas con la edad. **Flores** bisexuales, de simetría radial, una en cada areola, insertas en las areolas del ápice, también creciendo en areolas de las caras laterales; **estambres numerosos**, más cortos que los tépalos, frecuentemente sensitivos, **anteras** longitudinalmente dehiscentes; **estilo** único, grueso, digitado en su extremo formando cortos **lóbulos estigmáticos**; **tépalos externos** verdes a amarillos con los márgenes teñidos del mismo color que los tépalos internos; **tépalos internos** amarillo pálido a amarillo naranja, rosa a rojo o magenta, raramente blancos o con la base de un color diferente (bicolores), oblongos a espatulados, emarginados-apiculados, cámara nectarial simple, abierta, no cubierta por el ensanchamiento proximal del estilo. **Polen** amarillo, granos reticulados a faveolados. **Frutos** en baya, seco o jugoso, espinoso o desnudo, globoso, ovoide hasta elíptico o claviforme, a veces estipitado, 10-120 x 8-120 mm, liso o tuberculado. **Semillas** amarillo pálido a moreno o grisáceas, generalmente circulares a reniformes, aplanadas (discoideas)

sub-esféricas, angulosas o cuadradas, a veces deformadas, 2-7 x 2-7 mm, glabras, superficie con depresiones debidas a la presión ejercida por otras semillas adyacentes, provistas de un arilo grueso, duro, blanco, que rodea la semilla. \bar{x} = 11

Clave dicotómica para la identificación de las especies del género *Opuntia* en la Región de los Cabos, Baja California Sur, México.

- 1a Tallos sub-cilíndricos, artículos 2-5 cm de largo, que se desprenden con facilidad; areolas con lana blanca, sin glóquidas, 1 a 3 espinas aciculares, delgadas de hasta 3 cm... *Opuntia pubescens*
- 1b Tallos aplanados, artículos de 15-30 (-35) cm de largo, que no se desprenden fácilmente; areolas con lana blanca a grisácea, pocas o abundantes glóquidas amarillas, rojizas o pardas, 0-4 o más espinas, aciculares o subuladas..... 2
- 2a Plantas arborescentes de 2 a 4 m de altura, con un tronco definido y ramas erectas..... 3
- 3a Flores amarillo anaranjado, tépalos interiores sin tintes rojizos en el ápice, aserrados, areolas del pericarpelo con glóquidas color rojizo *O. ficus-indica*
- 3b Flores amarillo a amarillo pálido, tépalos interiores con tintes rojizos en el ápice, aserrados o enteros, mucronados o apiculados, areolas del pericarpelo con glóquidas amarillas..... 4
- 4a Cladodios pubescentes, 1-4 espinas, presentes en la mayoría de las areolas del artículo; flores amarillo pálido, rotadas, 9-10 cm de diámetro en anthesis; estilo rojo magenta, estigma verde con 9-10 lóbulos; frutos rojos, umbilicados, pubescentes *Opuntia* sp. 1
- 4b Cladodios glabros, 0-3 espinas, presentes solo en las areolas superiores de articulo..... 5
- 5a Estilo blanco, 2.5-3 cm de largo, estigma verde pálido, fruto rojo, obovado, ápice deprimido, funículos rojo púrpura..... *Opuntia* sp. 2
- 5b Estilo rojo o rosado, blanco en la base, 2-2.5 cm de largo, fruto rojo, globoso, ápice recto, funículos amarillentos..... *Opuntia* sp. 3
- 2b Plantas arbustivas hasta 2 m de altura, con o sin tronco definido, extendidas formando agregados, ramas erectas o decumbentes..... 6

- 6a Frutos jugosos de paredes delgadas, caedizos al madurar, de color rojo, rojo intenso o púrpura profundo; artículos glabros, lustrosos; hojas cónicas rectas, verdes con coloración rojiza en el ápice, que se encuentran en areolas de artículos jóvenes..... 7
- 7a Artículos orbiculares, gruesos hasta 2.5 cm de grosor, 5 espinas por areola, divergentes, ausentes en las areolas basales, flores amarillo áureo y frutos globosos rojo intenso *O. lagunae*
- 7b Artículos obovados u oblanceolados, delgados, menos de 2 cm de grosor, sin o con 1-3 espinas en areolas superiores, frutos obovados o claviformes..... 8
- 8a Fruto púrpura profundo, claviforme, 3-5 (-6) cm de largo y 2-3 (-4) cm de diámetro; cladodios verde oscuro, con coloración púrpura alrededor de las areolas o completamente teñidos de ese color; 1 o 2 espinas blancas, subuladas, aplanadas en la base; flores pequeñas con pericarpelo estrechamente obcónico..... *O. bravoana*
- 8b Frutos rojo púrpura, obovados; cladodios verde amarillento a verde pálido, sin coloración púrpura alrededor de las areolas..... 9
- 9a Pocas o sin glóquidas setosas en areolas del pericarpelo; estilo color blanco, delgado, estigma verde con 8-10 lobulos..... *Opuntia* sp. 4
- 9b Abundantes glóquidas setosas en areolas del pericarpelo; estilo color rojo o rosado, grueso, estigma verde con 7-9 lobulos..... *Opuntia* sp. 5
- 6b Frutos secos de paredes gruesas, persistentes, verde-amarillentos con tonalidades púrpuras en las areolas; artículos finamente pubescentes; hojas cónicas recurvadas, verdes a rojizas que se encuentran en areolas de los artículos jóvenes y el pericarpelo..... 10
- 10a Artículos con 1 a 3 espinas por areola, ausentes en las areolas basales; porrectas o deflexas en artículos más viejos, de color blanco-amarillento a rojizo; abundantes glóquidas en las areolas; creciendo generalmente en matorral xerófilo y selva baja; diploide..... *O. tapona*
- 10b Artículos sin espinas, solo con abundantes glóquidas; artículos de color verde-azulado; plantas de porte arbustivo; creciendo en bosque de encino y ecotono de selva baja; tetraploide..... *O. tapona* (AHU)

Opuntia lagunae Baxter ex Bravo. **Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México 3: 181. 1932.**

Arbustos extendidos, ramificados desde la base, erectos hasta 1.5 m de altura. **Artículos jóvenes** con areolas tuberculadas que presentan fieltro color café-rojizo, largas glóquidas amarillo traslucido dispuestas en el ápice de la areola; generalmente una espina central, a veces 2, blancas con el ápice amarillo traslucido. **Hojas** cónicas, naciendo en la base de la areola, 5-7 mm de largo, verdes con ápice agudo color rojo-púrpura. **Artículos orbiculares** de 15-20 cm de ancho y 20-25 (-30) cm de largo, grosor de 1-2.5 cm, glabros y de **color verde azulado pálido**. **Aréolas** circulares, 5 mm de diámetro, con fieltro color café-rojizo, en algunas otras también crece lana grisácea; areolas dispuestas en 6-8 líneas paralelas en el artículo, con una distancia interareolar de aproximadamente 3-5 cm. **Glóquidas** color amarillo traslucido a amarillo moreno a rojizas las más viejas, dispuestas en semicírculo en el margen superior de la areola. **Espinas persistentes, ausentes en las areolas basales**, generalmente 5 llegando a tener hasta 8, subuladas, blancas, ápice amarillo traslucido y con la base aplanada, amarilla, que en vista frontal se disponen en 1(-2) espina central, porrecta o ascendente, espinas laterales divergentes 2-4 dobladas en sentido horizontal y 2-3 dobladas hacia abajo, paralelas a la superficie del artículo, todas entre 3-5 cm de largo. **Flores** de 7 cm de largo y aproximadamente 5-7 cm de diámetro en anthesis, con dos series de tépalos, **segmentos interiores** de color amarillo áureo, alrededor de 4.5 cm de largo y 2-2.5 cm de ancho, anchamente obovados a romboidales, mucronados, margen ligeramente eroso; **segmentos exteriores** con tintes verde-rojizo, obovados a deltoides, alrededor de 2-2.5 cm de largo y 1.5-2 cm de ancho, margen eroso; **estambres** numerosos insertos por arriba del anillo nectarial que no sobrepasan los lóbulos del estigma, filamentos blancos, los interiores ca. 4 mm y los exteriores ca. 15 mm, anteras basifijas de color blanco, 2 mm de longitud; **estilo** blanco en forma de botella, (2-)2.3-2.5 de longitud, parte superior del estilo de 3 mm de ancho, base ensanchada de 0.7-1 cm, **estigma** color verde con 10-12 lóbulos estigmáticos, digitados, 5 mm de longitud, con ápice redondeado y superficie papilada. **Pericarpelo** tuberculado, con 5-6 líneas de areolas, estas cubiertas con lana amarillo ocre a rojizo y abundantes glóquidas, aciculares, de color amarillo moreno, más largas en areolas cercanas al receptáculo, de la base de la areola crece una hoja cónica de color rojo, esta prontamente caduca. **Polen** esférico, apolares, 83.7 (88.2) 96.4 μm de

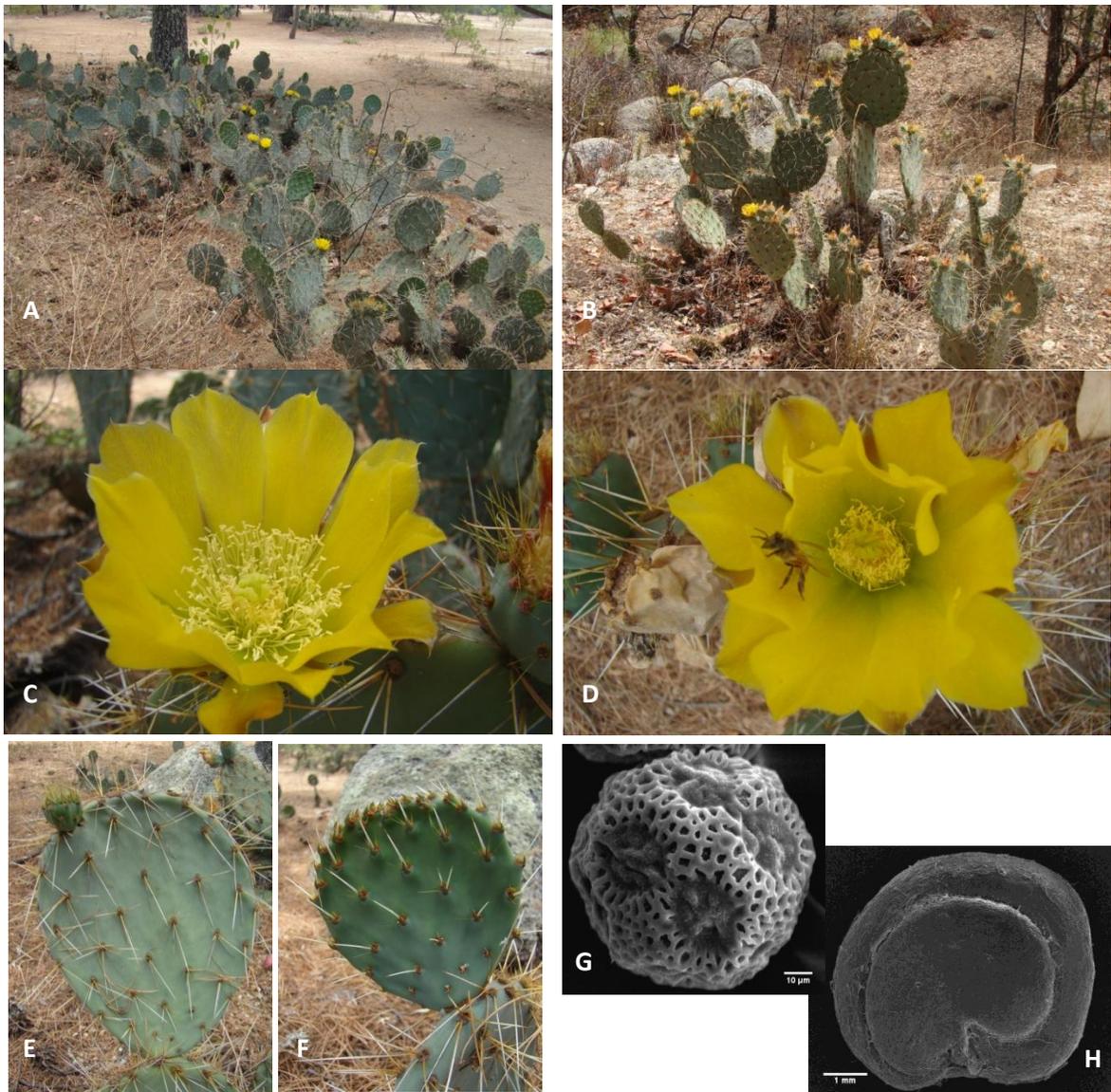
diámetro, periporados, tectum reticulado, muros lisos, 10-12 poros circulares con apertura de 16-28 μm . **Fruto** inmaduro algo tuberculado del mismo color que los artículos, al madurar ovoide o globoso, rojo escarlata intenso, 3-4 cm de diámetro y 4-7 cm de largo, umbilicado con poca profundidad, pulpa roja de sabor dulce. **Semillas** circulares, 4-6 mm de diámetro, café grisáceo. **Número cromosómico** $2n=4x=44$.

Fenología. En esta especie la floración ocurre durante los meses de mayo y abril. Los frutos maduran hacia el final del verano en los meses de septiembre-octubre.

Su distribución se encuentra restringida a la parte más alta de Sierra de La Laguna, entre 1600 y 2000 metros de altura. Habitando hacia los bordes del valle de La Laguna, entre la vegetación de Pino-Encino y el pastizal, sobre suelos arenosos derivados de la erosión, con algo de materia orgánica. Se presenta en manchones dispersos principalmente bajo la sombra de *Pinus lagunae*. Es una planta clonal, que se reproduce activamente por apómixis vegetativa.

Bravo-Hollis (1978) lo ubica como una especie poco conocida dentro de la serie Robustae. Es una especie cercanamente relacionada a *Opuntia robusta*, compartiendo características morfológicas como los artículos verde-azulados, gruesos y con espinas blancas o amarillentas, pericarpelo con areolas tuberculadas, flores amarillas y frutos globosos de color rojo intenso. Sin embargo difieren en el hábito de crecimiento, *O. lagunae* presenta un crecimiento postrado a rastrero, sin un tronco definido y formando agregados, mientras que *O. robusta* tiende a ser un arbusto ramificado de 1-2 m de altura y un tronco más o menos definido. Ambas especies presentan el mismo número cromosómico ($2n=44$), lo que hace pensar que puedan tratarse de taxa conespecíficos. Sería necesario llevar a cabo un análisis filogenético y filogeográfico para aclarar la historia evolutiva de estos dos taxa.

| | | <i>Opuntia lagunae</i> | <i>Opuntia robusta</i> |
|--------------------|--------------------|---------------------------|---------------------------|
| Habito | | Postrado | Erecto |
| Tronco definido | | No | Si |
| Articulo | Forma | Orbicular | Orbicular |
| | Tamaño | 20-25 (-30) cm de largo | 15-40 cm de largo |
| | Grosor | 1-2.5 cm | 1.5-2.5 cm |
| | Color | Verde azulado | Glauco |
| | Series de areolas | 6-8 | 7-9 |
| Areolas | Forma | Circular | |
| | Distancia entre | 3-5 cm | 3-5 cm |
| | Glóquidas | Amarillo moreno | Cafés |
| Espinass | | 5-8 | 2-12 |
| | Color | Blancas con base amarilla | Blancas con base amarilla |
| Flores | Color | Amarillas | Amarillas |
| | Diámetro | 5-7 cm | 5-7 cm |
| | Largo | 7 cm | |
| | Tépalos Interiores | Obovados a romboidales | Obovados |
| Estilo | | Blanco | Blanco |
| Estigma | | Verde | Verde |
| Numero Cromosómico | | 2n=44 | 2n=44 |
| Fruto | Color | Rojo intenso | Purpurino |
| | Largo | 4-7 cm | 4-8 cm |
| | Forma | Globoso | Subgloboso |



A-B. Forma de crecimiento de *O. lagunae*; **C-D.** Flor con tepalos amarillo aureo, polinizadas principalmente por abejas (*Apis* sp.) **E-F.** Cladodio maduro y joven con espinas blanco-amarillento y areolas con fieltro cafésoso; **G.** Microfotografía con MEB de grano de polen, escala 10 μm ; **H.** Microfotografía con MEB de semilla de *O. lagunae*, escala 1 mm.

Opuntia bravoana Baxter, **Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México 4: 149. 1933**

Planta postrada o pequeños **arbustos** de 70-80 cm hasta 1 m de altura, que puede formar agregados y extenderse por reproducción asexual hasta 3 o 4 m. **Artículos** jóvenes finamente pubescentes y areolas con abundante lana blanca, sin espinas. **Hojas** cónicas, con tonalidades rojo púrpura, de 3 mm de largo, prontamente caedizas. **Artículos** elípticos, oblanceolados u obovados de (19-) 20-30 (-36) cm de largo y (11-) 13-20 (-22) cm de ancho, 1-2 cm de grosor en la parte media, de color verde oscuro o verde amarillento con tonalidades rojo-púrpura alrededor de las areolas, en ocasiones completamente rojo-púrpura cuando hay estrés hídrico, cutícula lisa, lustrosa, con diminutos puntos blancos. **Aréolas** ovales a circulares de color blanco-grisáceo, presentando lana grisácea; las areolas dispuestas en 6-9 líneas paralelas, distancia interareolar de 2-3 (-4) cm. **Glóquidas** retrobarbadas, de color amarillo-castaño con la base blanca, hasta 4 mm de largo, dispuestas en semicírculo hacia el ápice de la areola. **Espinas** (0-) 1-3 (-4), aciculares de color blanco con la punta castaña o amarilla, que al MEB se observan células retrorsas parecidas a escamas, las espinas más largas miden de 1-3.5 cm mientras que las más cortas de 3-8 mm, rectas proyectadas hacia adelante o dobladas hacia abajo. **Flores** pequeñas aproximadamente 3-5 cm de diámetro y 4-7 cm de largo, con segmentos del perianto escasos; **segmentos interiores** amarillo pálido, truncados a obovados, finamente aserrados o erosos, con un pequeño mucrón, en ocasiones teñidos de rojo; **segmentos exteriores** de forma deltoides, color verde con tonalidades rojo púrpura; **estambres** con filamento amarillo moreno y la base color verde, anteras blancas, ca. 2 mm de largo; **estilo** blanco a verde pálido o en algunos individuos puede ser rojo; **estigma** verde a verde pálido, con 6-7 lóbulos de 5 mm de largo, digitados, ápice redondeado y superficie papilada. **Pericarpelo** de 3-5 cm de largo, obcónico, areolas grisáceas, glóquidas amarillas, lana café en la base del pericarpelo, justo en la unión con el cladodio. **Frutos** rojo-púrpuras a púrpura oscuro, claviformes o piriformes, 3-5 (-6) cm de largo y 2-3 (-4) cm de diámetro, zona pedicelar en el fruto maduro de 4-7 mm medida de la base del fruto a la base del ovario; paredes delgadas con abundante pulpa o funículos engrosados de color rojo-púrpura, de sabor dulce y ácido. **Polen** esférico, apolares, 104.15 (110.15) 118.20 μm de diámetro, periporados, tectum reticulado, muros lisos, 12-20 poros circulares con una apertura de 14 (21.3) 28.9

μm . **Semillas** circulares o semiorbiculares de 3-4 mm de diámetro, color grisáceo con arilo color café pálido. **Número cromosómico** $2n=6x=66$.

Fenología. La floración ocurre durante los meses de primavera, abril a junio a veces prolongándose hasta julio. Los frutos maduros se encuentran hacia el final del verano en los meses de septiembre-octubre.

En la zona de estudio se distribuye principalmente en las planicies aluviales desde el sur de la ciudad de la Paz hasta Todos Santos y de ahí extendiéndose, a través de las montañas de la Región de los Cabos hacia el sur hasta el municipio de Los Cabos, encontrándola en la Sierra de La Trinidad y en los alrededores de Miraflores. Se encuentra principalmente habitando en el matorral sarcocaula, selva baja caducifolia y la confluencia con el encinar, entre los 100 y 700 msnm, en suelos arenosos de origen aluvial, teniendo preferencia por habitar lugares bajo la sombra de árboles o arbustos.

Se le encuentra de forma individualizada o formando matorrales extendidos, indicando una presencia de reproducción asexual activa. Los frutos son consumidos principalmente por aves, las cuales se encargan de dispersar las semillas.

Esta especie forma parte de la serie Macdougalianae (Bravo, 1978: 299) que presentan artículos persistentes, anchos y planos, delgados; epidermis, al menos la del pericarpelo, pubescente; espinas amarillas. La serie Macdougalianae incluye 6 especies de las cuales la más relacionada a *Opuntia bravoana* es *O. wilcoxii*, compartiendo la mancha púrpura debajo de las areolas, a veces volviéndose todo el artículo púrpura, sin embargo *O. bravoana* es diferente ya que posee artículos glabros y su forma de crecimiento es más del tipo arbustiva decumbente, mientras que *O. wilcoxii* presenta cladodios pequeños y pubescentes, además de que se trata de un arbusto erecto y ramificado.

Scheinvar (2010, 2011) menciona que *Opuntia bravoana* es una especie microendémica para la Región de los Cabos, lo que hace pensar que solo se distribuya en esta región. Sin embargo, se tienen reportes de la presencia de *O. bravoana* en Isla Nolasco, Guaymas y Hermosillo, en el estado de Sonora (Shreve y Wiggins, 1964; Bravo-Hollis, 1978; Wiggins, 1980), por lo que se cree que la distribución de esta especie es mucho más amplia de lo que

se pensaba (Puente, 2013). Wilder *et al.* (2008) pone a consideración la presencia de esta especie en la parte continental, porque la que se encuentra en las islas y territorio del estado de Sonora difiere en la presencia de pubescencia y el patrón de las espinas.



A-D. Forma de crecimiento de *O. bravoana*, caldodios de color verde oscuro o totalmente púrpuras, espinas blancas, flores y frutos dispuestos en el ápice; **E-F.** Flores de color amarillo pálido, pequeñas, con pistilo blanco y estigma verde; **G.** Frutos piriformes de color púrpura oscuro.

Opuntia pubescens J.C. Wendl. ex Pfeiff., **Enum. Diagn. Cact. 149. 1837**

Opuntia pumila Rose, **Smiths. Misc. Collect. 50: 521. 1908**

Arbusto pequeño con muchas ramas, alrededor de 10-30 cm de altura. **Artículos** semicilíndricos a algo aplanado que se desprenden fácilmente, glabros o pubescentes, turgentes, tuberculados, color verde a verde grisáceo. **Areolas** pequeñas, con lana blanca. **Espinas** 1-3+, hasta 3 cm de longitud, aciculares, de color amarillo a rojizo con el ápice blanco-grisáceo. **Flores** amarillo verdoso, con el tiempo cambian de color a tonalidades rosadas, tépalos interiores obovados, mucronados, con los márgenes lisos, tépalos exteriores amarillos con línea media de color verde; **estambres** con filamentos verde ligero y anteras amarillo pálido; **estilo** y **estigma** blancos, con 8 lóbulos estigmáticos. **Pericarpelo** pubescente, areolas con glóquidas amarillas, algunas tipos cerdas en las areolas del ápice. **Frutos** globosos, rojizos, de 15 mm de longitud. **Número cromosómico** $2n=3x=$ ca. 33 en este trabajo, 44 (Baker, 2002).

Fenología. La floración ocurre durante los meses de verano, julio-agosto-septiembre. Los frutos maduran durante el otoño.



Hábito de *O. pubescens*, creciendo en suelos con hojarasca en el bosque de encino. Cladodios redondeados, areolas con indumento blanco, espinas delgadas, aciculares, de color amarillo-anaranjado.

Es una especie de amplia distribución, en la vertiente del pacifico desde el estado de Oaxaca en el sur, hasta el norteño estado de Sonora y la península de Baja California. En la península es posible ubicarla en la parte norte de Sierra La Giganta hasta la Región de los Cabos en el extremo sur. Habita los pies de monte de Sierra La Laguna principalmente en el ecotono de la selva baja caducifolia y el encinar, entre los 500 y 700 msnm, en suelos profundos con abundante materia orgánica.

Esta especie no había sido incluida en los diferentes tratamientos florísticos de la península y la región de los cabos (Wiggins, 1980; León de la Luz *et al.*, 1999), sino hasta nuevos estudios realizados para la selva baja caducifolia de la península (León de la Luz *et al.*, 2012) bajo el nombre de *O. pumila*. Especie perteneciente a la serie *Pumilae* descrita por Britton y Rose (1919), en la cual mencionan que es la transición entre *Cylindropuntia* y *Platyopuntia* (*Opuntia* sensu stricto).

Opuntia taponia Engelm. in Coulter **Contr. U.S. Nat. Herb. 3: 423. 1896.**

Opuntia comonduensis (Coul.) Britton & Rose, **Smiths. Misc. Coll. 50: 519. 1908.**

Opuntia angustata Eng. var. *comonduensis* Coul., **Contr. U.S. Nat. Herb. 3: 425. 1896.**

Arbustos con ramas extendidas ascendentes o decumbentes hasta algo rastreros, de (50-) 70-80 cm hasta 2 m de altura, con un corto tronco bien definido, corteza fisurada color café-amarillento o cladodios basales de color grisáceo. **Artículos** jóvenes pubescentes, **hojas cónicas, recurvadas**, 5-7 mm hasta 1 cm de largo, ápice rojo-púrpura; areolas cubiertas con lana amarillo ocre y abundantes glóquidas amarillas que se disponen en semicírculo hacia el ápice; **(0-) 1 espina** en las **areolas superiores, acicular**, amarilla con la base blanquecina y el ápice translucido, poco mas de 1 cm de largo. **Artículos maduros** generalmente orbiculares hasta anchamente obovados, ovales o algunos romboideos, 10-25 (-30) cm de largo, 8-20 (-25) cm de ancho y un grosor de 1 a 3 cm, pubescentes a papilados con la edad adquiriendo una textura áspera, generalmente verde amarillento pero presentándose tonalidades del verde pálido a verde azulado, a veces con manchas conspicuas de color púrpura alrededor de las aréolas, los artículos basales de color café-

amarillento o grisáceos. **Aréolas** ovoides, obovadas o circulares, de 4-6 mm de diámetro, lana amarillo ocre a grisácea con la edad, dispuestas en el cladodio en 7-10 series paralelas, con una distancia interareolar (1.5-) 2-3 (-3.5) cm. **Glóquidas** retrobarbadas, amarillas que se tornan rojizas con la edad, 4 mm de longitud, dispuestas en dos series, una al centro de la areola y otra hacia la circunferencia de la misma, o bien solo rodeando la aréola. **Espinas** naciendo por debajo del centro de la areola, en número de **1-3 (-4)**, ausentes en las areolas basales o presentándose solo en las areolas del tercio superior del cladodio, 1-5 cm de largo, cuando hay más de una espina la central es más larga que las otras, aciculares, porrectas o deflexas, con tonalidades que van del amarillo al gris y ápice amarillo, café-rojizo, deflexas y adpresas en cladodios más viejos. **Flores** naciendo en areolas del ápice del artículo, en ocasiones también en las laterales, 4-6 cm de diámetro y 6-7 de largo, segmentos del perianto hasta en 4 series; **segmentos interiores** de (2.5-) 3 (-3.5) cm de largo, obovados a espatulados algunos romboidales, amarillo pálido a amarillo-verdoso, con el tiempo amarillo-naranja, teñidos de rojo hacia el ápice, apiculados o mucronados y margen eroso, **segmentos exteriores** deltoides, 1.5-2 cm de largo y 1-1.5 de ancho, verde-amarillento teñidos de rojo-púrpura hacia el ápice, apiculados, margen liso; **estambres** numerosos con filamento amarillo moreno, verde en la base, 0.5-1 (-1.5) cm de largo, anteras blancas, ca. 2 mm, sensitivos; **estilo** blanco, 2-2.5 cm de largo, recto, **estigma** blanco-amarillento con 7-10 lóbulos estigmáticos, digitados y ápice redondeado, 5-7 mm de longitud. **Pericarpelo** obcónico, truncado, 3.5-4 cm de largo, superficie pubescente, una hoja recurvada color rojo-púrpura en cada areola, las areolas dispuestas en 7-9 líneas paralelas, espiraladas, abundantes glóquidas amarillas, 1-2 espinas aciculares, amarillas, en ocasiones ausentes. **Fruto** persistentes por más de una temporada, ovoides, globosos o claviformes, de color verde cuando inmaduro, al madurar se tornan de color amarillo-verdoso con tonalidades púrpuras, diámetro de (2-) 3-4 (-4.5) cm y 3-4 (-6) cm de largo, paredes interiores gruesas, con escasa pulpa o funículos parcialmente secos. **Polen** esférico a tetragonales, apolares, 62.5 (78.23) 90.6 μm de diámetro, periporados, tectum reticulado, muros lisos, 10-14 poros circulares con una apertura de 12.2 (15.7) 19.5 μm . **Semillas** semiorbiculares, de 3-5 mm de diámetro, a veces irregulares, color café-amarillento. **Número cromosómico** $2n=2x=22$.

Fenología. Esta especie inicia su floración al entrar la primavera, durante los meses de abril a junio. Los frutos pueden tardar en madurar hasta una temporada, ya que quedan unidos a la planta durante largo tiempo.

Es una especie endémica al estado de Baja California Sur, que se distribuye desde la parte norte de la sierra de La Giganta, en cerros y lomeríos de la vertiente del golfo hasta la Región de Los Cabos y las islas más sureñas, Espíritu Santo y Cerralvo; presentando un amplio rango altitudinal que va desde el nivel del mar hasta por arriba de los 1000 msnm. Forma parte del matorral sarcocaula, la selva baja caducifolia y el encinar, creciendo tanto en suelos rocosos como en suelos arenosos de origen aluvial.

Presenta una gran plasticidad morfológica, pueden existir individuos con abundante presencia de espinas pero también individuos donde estas son más bien escasas o nulas. Esto puede estar dado por las condiciones ambientales en donde se desarrolle la planta. Así mismo, la forma de crecimiento de la planta puede ser muy variable dependiendo de las condiciones imperantes según el tipo de vegetación. En sustratos rocosos es más habitual que las plantas desarrollen un tallo definido, mientras que en suelos arenosos el hábito de crecimiento tiende a ser decumbente, sin presentar un tallo monopódico definido.

Opuntia taponia (Coulter, 1896) presenta cierta confusión taxonómica con *O. comonduensis*. Esta última publicada por Coulter (1896) como *O. angustata* var. *comonduensis*, a partir de colectas realizadas por T. S. Brandegees en Comondú en el año de 1889, sin embargo esta no tenía nada que ver con *O. angustata* según la revisión que hicieron Britton y Rose en 1908. Estos últimos autores modificaron el nombre a *O. comonduensis* tomando como tipo una muestra con **cladodios pubescentes**, incorporándolo dentro de la serie Pubescentes (Britton y Rose, 1908), la cual describen como plantas bajas y extensas formando amplios grupos, con cladodios orbiculares y pubescentes; areolas llenas de lana café y glóquidas amarillas, espinas amarillas de 3-5 cm de largo; flores amarillas de 6 cm de largo; frutos púrpuras de 4 cm de largo, sin espinas.

Britton y Rose (1920:124 y 164) incluyen a *Opuntia taponia* dentro de la serie *Dillenianae*, donde describe plantas arbustivas que forman grupos extensos; **cladodios glabros**, orbiculares 20-25 cm de diámetro, verde pálido, 2-4 espinas, una más larga, 5-7 cm de

largo, delgadas, porrectas o dobladas hacia abajo; glóquidas cafesosas; **frutos claviformes** de 5-7 cm de largo, **púrpura oscuro por fuera, rojo por dentro, sin espinas**.

Ambas entidades coinciden en sus frutos en forma de clava, púrpuras, de 4-6 cm de largo y sin espinas, pero difieren en la condición glabra o pubescente de sus cladodios. Shreve y Wiggings (1964) mencionan que esta condición es parte del rango de variación intra-específica a lo largo de su distribución, por lo que unifican estas dos entidades dejando a *Opuntia tapona* por ser el primer nombre (Basónimo) en ser descrito. En la clasificación que hace Bravo (1978: 257) y siguiendo la propuesta de Shreve y Wiggings, coloca a *O. tapona* dentro de la serie *Basilares*, que dentro de la diagnosis las características principales es la de artículos finamente tomentosos y de color azulado; areolas pequeñas y numerosas; espinas ausentes o cuando presentes en número de 1-4, delgadas casi siempre deflexas, de color grisáceo a rojizo; fruto carnoso y rojo.

Al llevar a cabo la revisión taxonómica de este complejo, se propone utilizar el nombre de *Opuntia comonduensis* para aquellas plantas con artículos pubescentes a papilados, debido a que el ejemplar tipo para esta especie presentan estas características; mientras que el ejemplar tipo para *O. tapona* demuestra que son plantas con artículos totalmente glabros y no presenta ningún tipo de pubescencia en el cladodio, tal como lo describen Britton y Rose en su obra "Cactaceae" de 1920, además de que el número y la orientación de las espinas es distinta. La coloración de las partes florales también son distintas entre las dos entidades, en *O. comonduensis* el estilo y el estigma son amarillentos, mientras que en *O. tapona* el estigma es verde pálido y el estigma es blanquecino.

Opuntia tapona está más relacionada con alguna forma parecida al grupo de *O. phaeacantha*. Tanto *O. tapona* como *O. comonduensis* deben tratarse como dos especies diferentes, la primera tal vez sea una entidad que este restringida solo a los cerros de la sierra La Giganta, mientras que la segunda tenga una distribución más amplia.



Forma de *O. tapona* que se distribuye en la zona costera de Pichilingue. **A.** Forma de crecimiento; **B.** Frutos semisecos de color verde amarillento y tonalidades rojizas, sin espinas, abundantes gloquidas en las areolas; **C.** Flores de color amarillo intenso que con el tiempo se tornan a un color anaranjado; **D.** Pericarpelo con hojas recurvadas y espinas aciculares de color blanco.



A. Forma de crecimiento de *O. tapona* en la confluencia del encinar y la selva baja en la Región de los Cabos, cladodios con escasas espinas o a veces sin estas; **B.** Flor amarilla, se observan las hojas recurvadas en el pericarpelo; **C.** Frutos semisecos de color verde y tonalidades rojizas.

Opuntia tapona (AHU)

Arbustos postrados o erectos de 80 cm hasta 2 m de altura, presentando un tronco definido, de corteza color grisáceo. **Artículos** jóvenes finamente pubescentes, con **hojas** cónicas, recurvadas, de 0.5-1 cm de largo, color verde con el ápice rojo-púrpura, prontamente caedizas. **Artículos** maduros obovados a orbiculares de color verde azul, 20-25 (-30) cm de largo y 15-20 cm de ancho, y un grosor aproximado de 2.5 cm, superficie pubescente a papilada y áspera con la edad. **Aréolas** ovales o circulares, color moreno; lana blanca a parduzca; manchas púrpura alrededor de las aréolas en temporada de sequia; dispuestas en 10-12 series de líneas paralelas, con una distancia interareolar (1.8-) 2 (- 2.5) cm. **Glóquidas abundantes**, amarillas, morenas las más exteriores, de 1-5 mm de largo, retrobarbadas, dispuestas tanto en el centro como al contorno de la areola. Generalmente **sin espinas**, pero cuando presentes 1-2 en aréolas del tercio superior, de color amarillo, aciculares, aplanado en la base. **Flores** de 7-8 cm de diámetro y 7-8 cm de largo, amarillo verdoso con tonalidades rojizas, **segmentos interiores** de alrededor 2.5-3 cm de largo y 1.5-2 cm de ancho, obovados, ápice acuminado, los **segmentos exteriores** oblongos o romboidales de 2 cm de largo y 1.5-2 cm de ancho, ápice acuminado; **estambres** numerosos, sensitivos, con filamentos amarillo-moreno, verde en la base, 0.5-1 cm de largo, anteras blancas, aproximadamente 2 mm de largo; **estilo** blanco, 2-2.5 cm de largo, ensanchado en la base, **estigma** blanco-amarillento con 7-12 lóbulos estigmáticos, digitados, ápice redondeado, 5-7 mm de longitud. **Pericarpelo** pubescente, alrededor de 5 cm de largo, 5 líneas de aréolas, cubiertas por lana blanca-grisácea y glóquidas amarillas, además de presentar una hoja recurvada de color rojizo. **Frutos** persistentes, insertándose tanto en areolas superiores como en laterales, globosos, (3-) 4-4.5 (-5) cm de largo y diámetro de 3-4 cm, color verde tornándose algo amarillentos al madurar, superficie pubescente, glóquidas amarillas en las areolas. **Semillas** semiorbiculares de 3-4 mm de diámetro, de color café-amarillento. **Número cromosómico** $2n=4x=44$.

Fenología. Florece en los meses de abril a junio. La presencia de los frutos puede darse durante casi todo el año ya que tardan más de una temporada en madurar, quedando sobre la planta por un tiempo prolongado.

Su distribución se encuentra restringida a las Sierras de La Victoria y de la Laguna en la Región de Los Cabos. Encentrándose dentro de un rango altitudinal desde los 400 msnm, en San Antonio de la Sierra hasta los 1300 en rancho La Victoria, y cerca de los 1600 msnm en la ladera conocida como Cuesta de los Mezcales en Sierra de la Laguna. Habitando principalmente en el encinar y su confluencia con la selva baja caducifolia.

Es un taxón poco común en la Región de los Cabos. La presencia de hojas recurvadas en el pericarpelo y los frutos de color verde-amarillento, persistentes y con paredes anchas son características que comparte con *O. taponia*, sin embargo es posible considerarlo como una subespecie, debido a que es un tetraploide y que morfológicamente se caracteriza por la total ausencia de espinas, cladodios gruesos de color azulado y un hábito de crecimiento arbustivo, ramificado y de copa compacta.

Probablemente se trate de un organismo autoploiploide, que se haya formado a partir de gametos no reducidos. En comparación con organismos diploides, este híbrido es mucho más robusto, con cladodios muy gruesos, mostrando el fenómeno de heterosis o vigor híbrido, lo que le da una apariencia más robusta. Este fenómeno tal vez este asociado al aprovechamiento de nuevos nichos ecológicos.

Este podría ser un caso de especiación por hibridación, el cual por sus características morfológicas se ha adaptado a zonas de mayor altitud con diferentes condiciones ambientales, como la presencia de mayor humedad y sitios sombreados por la mayor presencia de árboles.

| | | | |
|--------------------|--------------------|--|---|
| | | <i>Opuntia tapona</i> 2x | <i>Opuntia tapona</i> (AHU) 4x |
| Habito | | Erecto o Postrado | Erecto |
| Tronco definido | | Puede o no tener | Si |
| Artículo | Forma | Obovados | Obovados a circulares |
| | Tamaño | 10-25 (-30) cm de largo | 20-25 (-30) cm de largo |
| | Grosor | 1-3 cm | 2.5 cm |
| | Color | Verde amarillento | Verde azul |
| | Pubescencia | Si | Si |
| | Series de areolas | 7-10 | 10-12 |
| Areolas | Forma | Ovoides a circulares | Ovales a circulares |
| | Distancia entre | 2-3 (-3.5) cm | 2-2.5 cm |
| | Glóquidas | Amarillas a rojizas | Amarillas a amarillo moreno |
| Espinass | | 1-4 | 0-1 |
| | Color | Amarillas a café rojizas | Amarilla |
| Flores | Color | Amarillas | Amarillo verdoso |
| | Diámetro | 4-6 cm | 7-8 cm |
| | Largo | 6-7 cm | 7-8 |
| | Tépalos Interiores | Obovados | Obovados |
| Estilo | | Blanco, 2-2.5 cm de largo | Blanco, 2-2.5 cm de largo |
| Estigma | Color | Blanco-amarillento | Blanco-amarillento |
| | Lóbulos | 7-10 | 7-12 |
| Numero Cromosómico | | 2n=22 | 2n=44 |
| Fruto | Color | Verde amarillento con tonalidades púrpuras | Verde amarillento |
| | Tamaño | 3-4.5 cm de diámetro x 3-4 cm de largo | 3-4 cm de diámetro x 4-4.5 (-5) cm de largo |

| | | | |
|--|-------|----------------------|---------|
| | Forma | Globoso a claviforme | Globoso |
|--|-------|----------------------|---------|



A. Forma de crecimiento arbustiva con un tronco bien definido y copa compacta, cladodios verde-azulado, abundantes gloquidas en las areolas y sin espinas; **B.** Frutos semisecos de color verde amarillento, algunas tonalidades rojizas; **C.** Flores de color amarillo verdoso, tinciones rojizas en el ápice, estilo y estigma de color blanco amarillento.

Opuntia sp. 1

Árbol de 3-4 m de altura, tronco bien definido, corteza fisurada, color café terroso con tonalidades grisáceas. **Artículos** jóvenes finamente pubescentes, areolas tuberculadas, cubiertas con lana parda, 1-2 cerdas, más evidentes en las areolas superiores; 1-2 espinas por areola de color blanco-amarillento. **Hojas** cónicas, rectas, ascendentes, 0.5-1 cm de largo, verde pálido en la base y ápice de color rojo púrpureo. **Artículos** color verde glauco, obovados a romboideos, ápice acusado o redondeado, 20-25 (-30) cm de largo, 15-20 (-22) cm de ancho y 1-2 cm de grosor, finamente pubescentes. **Aréolas** ovaladas, elevadas, de color marrón con lana blanca-grisácea; dispuestas en 8-10 series de líneas paralelas. **Glóquidas** generalmente ausentes, cuando presentes solo en las aréolas superiores, de color blanco grisáceo o translúcidas. **Espinas** 1-4, más común 3, dos más largas, 1-2 cm, divergentes, amarillas o blanco-grisáceo con la punta y la base amarillo-castaño; 1 o 2 cortas de 4-8 mm de long, proyectadas hacia abajo, 1-3 cerdas blanco-grisáceas, flexibles, presentes en la parte inferior de las aréolas. **Flores** rotadas, 9-10 cm de diámetro y 8-9 cm de largo; **segmentos exteriores** del perianto, verde-amarillento, angostamente obovados a obtusos, 2.5-3 cm de largo y 1.5-2 (-2.5) cm de ancho; **segmentos interiores** de color amarillo pálido, tornándose con el tiempo de color cobrizo, tintes rojizos en el ápice, obovados a espatulados, con pequeño mucrón en el ápice, 3.5-4 cm de largo y 2.5-3 cm de ancho, margen eroso en el ápice mientras que hacia la base es liso; **estambres** con filamento de color blanco a verde pálido en la base, anteras de color blanco, ca. 2 mm de largo; **estilo** en forma de botella color rosa a rojo magenta, de 3-3.5 cm de largo, la parte apical más angosta de 3-4 mm y la parte basal más ancha de 5-6 mm; **estigma** capitado, de color verde, con 9-10 lóbulos estigmáticos. **Pericarpelo** obcónico, de 2.5-3 (-3.3) cm de diámetro y 3-4 cm de largo, superficie pubescente, tuberculado, areolas cubiertas con lana parda y glóquidas amarillas, dispuestas en 5-8 series espiraladas. **Frutos** obovados a ovoides, color verde a rojo púrpura cuando maduros, 4-4.5 de diámetro y 5.5-7 cm de largo, superficie finamente pubescentes, aréolas con lana blanca y glóquidas amarillas, sin espinas, umbilicado con una profundidad de la cicatriz de 5-9 mm, pedúnculo o pedicelo de 5 mm a 1 cm, paredes gruesas, arilos engrosados de color rojo púrpura, sabor agridulce; lana pardo amarillenta en la inserción con el cladodio. **Polen** esférico, apolares, 92.7

(101.9) 112.5 μm de diámetro, periporados, tectum reticulado, muros lisos, 12-13 poros circulares entre 17-30 μm de diámetro. **Semillas** semiorbiculares, café-grisáceo con el arilo amarillento, cerca de 4 mm de diámetro. **Número cromosómico** $2n=5x=55$.

Fenología. La floración ocurre durante los meses de abril y mayo, a veces prolongándose hasta junio. Los frutos maduros se encuentran a partir del mes de septiembre, hacia el final del verano e inicios del otoño.

Esta especie se encuentra exclusivamente en Sierra de la Victoria. En el área comprendida de San Antonio de la Sierra a Rancho La Victoria y Chalet de Cano. Habitando en el encinar desde los 800 a 1400 msnm. Es posible encontrarlo tanto en sustratos rocosos como en suelos más del tipo arenoso.

Pentaploide ($2n=55$) natural formado por hibridación, cuyos padres putativos podrían ser las especies simpátricas *Opuntia taponia*, diploide ($2n=22$) y *O. ficus-indica*, octaploide ($2n=88$). Presenta características intermedias entre estas dos especies, de las cuales se asemeja con *O. taponia* por los cladodios pubescentes, mientras que las con *O. ficus-indica* la forma de crecimiento arborescente es una característica que comparten.

Opuntia sp. 1 queda incluida en la serie *Tomentosae* Britton & Rose, la cual incluye plantas arborescentes con artículos planos, pubescentes y espinas cuando presentes blancas (Britton y Rose, 1920; Bravo-Hollis, 1978). Esta serie incluye cinco especies que se distribuyen en México y Guatemala.

Opuntia sp. 1 podría estar relacionada con *O. spraguei* González Ortega (1929) y *O. rileyi* González Ortega (1929), ambas del estado de Sinaloa, con las cuales comparte la forma arborescente y la pubescencia en los artículos, flores amarillo pálido con tépalos espatulados y frutos rojos. Sin embargo se diferencia de ellas ya que presenta 2 o 3 espinas cortas, divergentes y persistentes, además de 2 o 3 cerdas por areola. En las otras dos especies no presentan espinas o al menos solo 1.

| | | <i>Opuntia</i> sp. 1 | <i>Opuntia spraguei</i> | <i>Opuntia rileyi</i> |
|--------------------|--------------------|------------------------------------|-----------------------------|--------------------------------------|
| Habito | | Arborescente | Arborescente | Arborescente |
| Tronco definido | | Si | Si | Si |
| Artículo | Forma | Obovados | Angostamente obovados | Angostamente obovados |
| | Tamaño | 20-25 cm de largo y 15-20 de ancho | 14 cm de largo y 7 de ancho | 13-32 cm de largo y 9-13 cm de ancho |
| | Pubescencia | Si | Si | Si |
| | Color | Glaucos | Verde oscuro | -- |
| | Series de areolas | 8-10 | -- | -- |
| Areolas | Indumento | Lana blanca | Lana blanca | Lana blanca |
| | Distancia entre | 3-5 cm | 3-5 cm | |
| | Glóquidas | Blanco grisáceo | Amarillo verdoso | Amarillas a grises |
| Espinass | | 2-4 | 0 | 1 |
| | Color | Blancas | -- | Blanca |
| Flores | Color | Amarillas pálido | Amarillas pálido | |
| | Diámetro | 9-10 cm | 6 cm | 7 cm |
| | Tépalos Interiores | Obovados a espatulados | Espatulados | Espatulados |
| Estilo | | Rosa a rojo | Blanco | Blanco |
| Estigma | | Verde | Verde claro | Blanco verdoso |
| Estambres | | Blanco verdoso | Amarillo verdoso | Anaranjados |
| Numero Cromosómico | | 2n=55 | -- | -- |
| Fruto | Color | Rojo púrpura | Rojo | -- |



A. Planta arborescente que habita en el encinar, cladodios pubescentes; **B.** Flores con tepalos de color amarillo pálido casi blancuecinos, no imbricados, estilo rojo y estigma verde; **C.** Frutos rojos al madurar, grandes, jugosos pero con paredes anchas, cutícula pubescente.

Opuntia sp. 2

Árboles con un tronco bien definido, de hasta más de 4 m de altura, corteza grisácea. **Artículos jóvenes** con areolas cubiertas por lana blanca y algunas glóquidas amarillo pálido. **Hojas** cónicas, ascendentes, naciendo en la base de la areola, 5-9 mm de largo, de color verde. **Artículos** obovados, 25-30 cm de largo y 15-16 (20) cm de ancho, 1-1.5 cm de grosor, color verde oscuro, glabros, lustrosos, con diminutos puntos blancos sobre la superficie. **Areolas** ovoides, alrededor de 5 mm de largo, con lana blanco-grisáceo a pardo en el centro de la areola, areolas dispuestas en 5-10 líneas paralelas, con una distancia interareolar de 3-4 cm. **Glóquidas** escasas, amarillas, 2 mm hasta 1 cm de largo, las más largas en las areolas del margen superior, retrobarbadas, dispuestas alrededor de la areola. **Espinas** 1-2 (-3), subuladas, porrectas, blancas con el ápice amarillo, 1-2.5 cm de longitud, más largas y en mayor número en las areolas del tronco, presentes generalmente en las areolas del tercio apical del cladodio, ausentes en las areolas basales; al microscopio electrónico se observan células escuamiformes en el ápice de la espina, hacia la base se presentan células rectangulares, con espacios intercelulares bien marcados. **Flores** rotadas, 5.5-6 (- 7) cm de diámetro y 6-7 cm de largo; **segmentos interiores** del perianto, obovados, amarillo pálido, teñidos de rojo en el ápice, emarginados o mucronados, de (2.5-) 3.5-4 cm de largo y 1.5-2 cm de ancho; **segmentos exteriores** deltoides, de 1-2 cm de largo y (1-) 1.5-2 cm de largo, verdosos con tonalidades amarillas en los márgenes, línea media rojo púrpura; **estambres** numerosos, filamentos amarillos y verde en la base, 0.5-1 (-1.5) cm de largo, anteras blancas, ca. 2 mm, sensitivos; **estilo** blanco, 2-2.5 cm de largo, recto, 3-5 mm de ancho hacia el ápice y 5-7 mm de ancho en la base; **estigma** verde pálido con 8-10 lóbulos estigmáticos, digitados, rostrados en el ápice, 5-6 mm de longitud. **Pericarpelo** obcónico, 2.5-3 (-3.5) cm de largo y (1.5-) 1.8-2 cm de ancho, 4-6 líneas de areolas, tomentoso, punteado. **Polen** esférico a tetragonales, apolares, 84.5 (96.1) 106.2 μm de diámetro, periporados, tectum reticulado, muros lisos, 12-16 poros circulares entre 18-26.3 μm de diámetro. **Frutos** rojo púrpura, obovados a piriformes, 3-4.5 cm de largo y 2.5-3 cm de diámetro, un pedúnculo corto de 3-5 mm de largo, umbilicados, con cerca de 30 areolas con lana grisácea, lana parda en la base del fruto; abundantes en el ápice del cladodio pero también creciendo en las areolas de las caras laterales. **Semillas** ovoides, alrededor 4 mm

de diámetro, café-grisáceo con arilo amarillo pálido, grueso. **Número cromosómico**
 $2n=6x=66$

Fenología. Florece de abril a junio, mientras que los frutos maduros pueden encontrarse durante los meses de agosto a octubre.

Su distribución ocurre en la Sierra de San Lorenzo, en el sitio denominado La Cieneguita. Se encuentra en un rango altitudinal desde los 600 a los 800 msnm, formando parte de la selva baja caducifolia y el encinar, creciendo preferentemente en suelos arenosos y profundos.



A. Planta arborescente que habita en la selva baja caducifolia de Sierra La Laguna; **B.** Flores amarillas con tinciones rojizas en el ápice, estilo blanco y estigma verde palido; **C.** Frutos obovados, de color púrpura, sin espinas.

Opuntia sp. 3

Árboles con un tronco bien definido o arbustos ramificados desde la base, de 2-3 m de altura, corteza grisácea. **Hojas** cónicas, ascendentes, 0.5-1 cm de largo, de color verde oscuro con el ápice rojizo. **Artículos** obovados, 20-25 (- 30) cm de largo y 15-17 cm de ancho, 1-1.5 cm de grosor, color verde oscuro, glabros, lustrosos. **Areolas** orbiculares a obovadas, alrededor de 5 mm de largo, con fieltro blanco-grisáceo y lana blanco-grisáceo a pardo en el centro de la areola, areolas dispuestas en 8-10 líneas paralelas, con una distancia interareolar de 3-4 cm. **Glóquidas** amarillas, 2 mm hasta 1 cm de largo, las más largas en las areolas del margen superior, retrobarbadas, dispuestas en semicírculo en la parte superior de la areola. **Espinas** (0-) 2 (-4+), subuladas, porrectas, blancas con el ápice amarillo translucido, 1-4 cm de longitud, generalmente en todas las areolas, ausentes en cladodios jóvenes, espinas más largas y en mayor número en las areolas de cladodios basales; al microscopio electrónico se observan células escuamiformes en el ápice de la espina, haciéndose rectangulares hacia la base. **Flores** rotadas, 4.5-6.5 cm de diámetro y 4.5-7 cm de largo; **segmentos interiores** del perianto, obovados, amarillo pálido, teñidos de rojo en el ápice, emarginados o mucronados, de (2 -) 2.5-3.5 cm de largo y 1.5-2 cm de ancho; **segmentos exteriores** deltoides, de 1-2 cm de largo y (1 -) 1.5-2 cm de largo, verdosos con tonalidades amarillas en los márgenes, línea media rojo púrpura; **estambres** numerosos con filamento amarillo anaranjado, 0.5-1 (-1.5) cm de largo, anteras blancas, ca. 2 mm, sensitivos; **estilo** rojo con la base blanco, 2-2.5 cm de largo, 2-3 mm de ancho hacia el ápice y 5 mm de ancho en la base; **estigma** verde pálido con 7-9 lóbulos estigmáticos, digitados, ápice agudo, 5 mm de longitud. **Pericarpelo** obcónico, 2.5-3 cm de largo y 2 cm de ancho, 8 líneas de areolas, tomentoso, punteado. **Frutos** rojo púrpura, ovoides a obovados, 3-3.5 cm de largo y 2-2.5 (-3) cm de diámetro, pedúnculo corto de 3-4 mm de largo, umbilicados con cicatriz floral deprimida de alrededor de 5-6 mm de profundidad, superficie glabra, alrededor de 45 areolas con lana grisácea, glóquidas amarillas. **Polen** esférico a algo tetragonales, apolares, 90.3 (98.6) 105.5 μm de diámetro, periporados, tectum reticulado, muros lisos, 13-15 poros circulares entre 22-26 μm de diámetro. **Semillas** ovoides, alrededor 4 mm de diámetro, rojizas con arilo amarillo-café translucido, grueso. **Número cromosómico** $2n=6x=66$

Fenología. Floreciendo de abril a junio, mientras que los frutos maduros pueden encontrarse durante los meses de agosto a octubre.

Su distribución ocurre en la porción norte de Sierra de La Laguna, en la zona conocida como San Simón, en las cercanías a Rancho Adonde y Rancho Covarrubias, así como en San Antonio de la Sierra. En la parte sur de Sierra la Laguna en la sierra conocida como San Lorenzo, en el sitio denominado La Cieneguita. Se encuentra en un rango altitudinal desde los 600 a los 800 msnm, formando parte de la selva baja caducifolia y el encinar, creciendo preferentemente en suelos arenosos y profundos.



A. Planta arborescente que habita en la selva baja caducifolia en Sierra La Laguna; **B.** Flores amarillas con tinciones rojizas en el ápice, ápice emarginado, estilo rojo, estigma verde; **C.** Frutos rojos, globosos, areolas con indumento blanquecino y gloquidas amarillas.

Opuntia sp. 4

Árboles pequeños o arbustos con un tronco bien definido, 1-2 (-2.5) m de altura. **Artículos** jóvenes glabros, areolas cubiertas de lana blanca y glóquidas amarillas. **Hojas** cónicas, verdes, ascendentes, (3-) 5-7 mm de largo. **Artículos maduros** obovados, (18-) 20-28 (-30) cm de largo, 15-20 (-25) cm de ancho y (1-) 1.5-2 cm de grosor, de color verde olivo a verde amarillento, cutícula lustrosa, algo papilados, 6-8 líneas de areolas. **Aréolas** ovaladas de color oscuro con lana blanca; distancia interareolar de 2-3 (-3.5) cm. **Glóquidas** amarillas, traslucidas, de 1-5 mm de largo, retrobarbadas, dispuestas en semicírculo hacia el ápice de la areola. **Espinas** 1-3 (-4), en ocasiones ausentes, subuladas, una de 1-2 cm y las otras cortas de 4-7 mm de largo, todas de color blanco-grisáceo, en cladodios más viejos las espinas incrementan en número y tamaño, presentando 3-4 espinas centrales de 2-3 cm color blanco y ápice pardo-amarillento, 5-10 radiales, adpresas de color grisáceo oscuro también de 2-3 cm. Las espinas al microscopio electrónico se observan con células escuamiformes en el ápice, que hacia la base se van volviendo rectangulares. **Flores** naciendo en las areolas apicales, de color amarillo pálido, con el tiempo se vuelven cobrizos o rosa anaranjado (salmón), de (4 -) 5-7 (- 7.5) cm de diámetro y 5-7 cm de largo; segmentos interiores obovados, 3-3.5 cm de largo y 1.5-2 cm de ancho, amarillo pálido, con tintes rojos en el ápice, mucronados, margen eroso; segmentos exteriores oblongos o deltoides, de 1.5-2 cm de largo, amarillo verdoso, con línea media rojiza, márgenes lisos; **estambres** numerosos con filamento amarillo, verde hacia la base, 0.5-1 (-1.5) cm de largo, anteras blancas, ca. 2 mm, sensitivos; **estilo** blanco, 2-2.5 cm de largo, recto, 3 mm de ancho en la parte más delgada y 5 mm en la más ancha, **estigma** verde a verde pálido con 8-10 lóbulos estigmáticos, digitados, ápice rostrado, 5-7 mm de longitud. **Pericarpelo** obcónico a turbinado, de 3-4 cm de largo y 2 cm de diámetro, superficie glabra, 5-6 líneas espiraladas de areolas, las areolas cubiertas con lana blanca, glóquidas amarillas y 1-2 espinas setosas. **Frutos** ovoides a oblongos, 4-5 (- 5.5) cm de largo y 3-3.5 de diámetro, con un corto pedicelo cerca de 2 mm, umbilicados, rojo púrpura al madurar, con alrededor de 50 areolas, con glóquidas amarillas y lana parda, pulpa rojo carmesí, de sabor ácido; umbilicados. **Polen** esférico a tetragonales, apolares, (62.5-) 78.23 (- 90.6) μm de diámetro, periporados, tectum reticulado, muros lisos, 10-14 poros circulares entre 27.3–37.8 μm de

diámetro. **Semillas** semiorbiculares, café-grisáceas, 3-5 mm de diámetro. **Número cromosómico** $2n=6x=66$.

Fenología. La floración es de abril a julio. Los frutos maduran durante los meses de agosto a octubre.

Esta especie se distribuye en la porción norte-noreste de Sierra de La Laguna, EL Ademado-San Simón y en la zona denominada San Antonio de la Sierra - Sierra La Victoria. Se encuentra en un rango altitudinal desde los 200 msnm, formando parte del matorral sarcocaula, hasta por arriba de los 1000 msnm en la selva baja caducifolia y el encinar, creciendo preferentemente en suelos arenosos de origen aluvial.



A. Planta arbustiva con tronco definido, cladodios lustrosos, areolas con indumento oscuro, espinas blancas; **B.** Frutos rojos a púrpura; **C.** Flores amarillo pálido, estilo blanco, estigma verde

Opuntia sp. 5

Planta prostrada extendiéndose más de 2 m, ramas erectas o ascendentes de 70 cm llegando hasta 1.5 m de altura. **Artículos** maduros obovados hasta semiorbiculares, 25-30 cm de largo y 15-20 cm de ancho, 1 cm de grosor, verde amarillento, cutícula lustrosa, lisa a algo papilados. **Areolas** circulares, fieltro o lana blanca, dispuestas en 6-8 (10) series. **Glóquidas** amarillas, retrobarbadas, dispuestas en forma de estrella en toda la areola, hasta 6 mm de largo, las centrales más largas. **Espinas** 0-3 (-4), ausentes en las areolas basales, la central más larga, hasta 1 cm de longitud, subulada, de color blanco-grisáceo, las otras dos cortas, aciculares a subuladas, amarillas o blanco-grisáceo con ápice castaño, alrededor de 0.5 cm, más largas las que crecen en las areolas superiores. **Flores** naciendo de las areolas superiores, rotadas en anthesis, color amarillo pálido y teñidas de rojo en el ápice, con el tiempo los tépalos se tornan color cobrizo, 7-8 cm de diámetro y 5-7 cm de largo, **segmentos interiores** obovados, (2.3-) 2.5-4 cm de largo y 1.7-2.5 de ancho, con un pequeño mucrón en el ápice, **segmentos exteriores** deltoides o romboides, de 1-2 cm de largo y 1-2 cm de ancho, mucronados a algo apiculados, verdes con tonalidades rojizas; **estambres** con filamento blanco-amarillento y verde en la base, 0.5-1.5 cm de largo, anteras blancas a crema, **estilo** rosado a rojizo con la base de color blanco, 2.5-3 cm de largo y 4-5 mm de grosor en la parte más delgada y (4-)5-7 mm en la parte más gruesa, **estigma** verde con 7-9 lóbulos estigmáticos de 6-7 mm, rostrados. **Pericarpelo** tomentoso, 3.5-4 cm de largo y 2-2.5 cm de ancho, areolas cubiertas por lana café-grisácea, glóquidas amarillo dorado, setosas, flexibles, dispuestas en areolas cercanas al receptáculo, de hasta 2.5 cm de largo, más evidentes en estadios tempranos de la flor. **Frutos** claviformes u obovados, de color rojo-púrpura al madurar, 4-5 cm de largo y 3-3.5 cm de ancho, umbilicados, pedúnculo 0.7-1.2 (-1.4) cm, alrededor de 35-40 areolas, estas con lana blanca, abundantes glóquidas amarillas y en ocasiones 1 espina de 0.5- 1 cm de largo. **Polen** esférico a tetragonales, apolares, (81.8-) 87.8 (- 93.1) μm de diámetro, periporados, tectum reticulado, muros lisos, gruesos, 10-12 poros circulares. **Semillas** semiorbiculares, (3-) 4-5 mm de diámetro, color café-grisáceo, con arilo de color más pálido. **Número cromosómico** $2n=6x=66$.

Fenología. La floración ocurre de abril a junio. Los frutos maduran hacia el final del verano e inicios del otoño, en los meses de septiembre-octubre.

Esta especie ha sido ubicada desde la parte norte de Sierra la Laguna, en la zona de cerro El Novillo-Divisaderos, en Rancho Adonde en camino a San Simón, entrada a La Cieneguita en Sierra San Lorenzo por Boca de la Sierra y también en los alrededores de Pescaderos-San Rafael, en la vertiente del pacífico. Habitando en el matorral sarcocaula sobre suelos aluviales, arenosos y en selva baja caducifolia hasta el encinar, a partir de los 200 hasta casi los 800 msnm.

Siguiendo la propuesta de Bravo-Hollis (1978), esta especie puede estar clasificada dentro de la serie Macdougalianae, ya que son arbustos con cladodios discoideos, con epidermis glabra pero tomentosa en el pericarpelo, con espinas blanco-amarillento. Difiere de los integrantes de esta serie por sus cladodios glabros, y unas glóquidas o espinas setosas en las areolas superiores del pericarpelo. Es una morfoespecie muy cercana a *O. bravoana* por lo que posiblemente se trate de una variedad de esta última.



A. Habito y forma de crecimiento se *Opuntia* sp 5; **B.** Flor amarillo intenso con tinciones rojizas en el ápice, estilo rojo, estigma verde; **C.** Areolas superiores del pericarpelo con abundantes gloquidas setosas; **D.** Frutos rojo púrpura.

| | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----|---|---|-----|---|---|-----|---|---|---|---|---|-----|---|---|---|---|---|
| 23 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 24 | 0 | 0 | 999 | 1 | 1 | 999 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 999 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 25 | 0 | 1 | 999 | 1 | 1 | 999 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 999 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 26 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| 27 | 0 | 1 | 999 | 1 | 1 | 999 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 999 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 28 | 0 | 0 | 999 | 1 | 0 | 999 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 999 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 29 | 0 | 0 | 999 | 0 | 0 | 999 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 999 | 1 | 2 | 1 | 0 | 2 |
| 30 | 1 | 1 | 999 | 1 | 1 | 999 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 999 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 31 | 2 | 1 | 999 | 1 | 0 | 999 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 999 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 |
| 32 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 33 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 34 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 |
| 35 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 36 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 37 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 38 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 39 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| 40 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 41 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| 42 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| 43 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 44 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 |
| 45 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 1 | 2 |
| 46 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| 47 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 |
| 48 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|----|---|---|-----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|-----|-----|---|---|---|---|
| 49 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | |
| 50 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| 51 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| 52 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 2 | |
| 53 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| 54 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | |
| 55 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | |
| 56 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | |
| 57 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| 58 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| 59 | 0 | 1 | 999 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 999 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 60 | 0 | 0 | 999 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 999 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 61 | 0 | 0 | 999 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 999 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| 62 | 1 | 0 | 999 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 999 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| 63 | 1 | 0 | 999 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 999 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| 64 | 0 | 0 | 999 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 999 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| 65 | 0 | 0 | 999 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 999 | 1 | 0 | 0 | 0 | |
| 66 | 0 | 0 | 999 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 999 | 0 | 1 | 0 | 1 | |
| 67 | 1 | 0 | 999 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 999 | 0 | 0 | 1 | 0 | |
| 68 | 1 | 1 | 999 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 999 | 1 | 1 | 0 | 1 | |
| 69 | 0 | 1 | 999 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 999 | 0 | 1 | 0 | 1 | |

ANEXO III

Análisis de cariotipo en nueve morfotipos de *Opuntia*. Fórmula cariotípica según Levan *et al.* 1964. Índices de asimetría, TF% (Huziwarra, 1962); A1 y A2 (Romero Zarco, 1986); CVci, CVcl y AI (Paszko, 2006); Mca (Peruzzi y Eroğlu, 2013). CL= cromosoma largo; CC= cromosoma corto; L=Brazo largo; S= Brazo corto.

| Nombre de la Especie | Código | Numero Cromosómico (2n) | Formula Cariotípica | Tamaño total del genoma (μm) \pm EE | Promedio del largo total del cromosoma (μm) \pm EE | Promedio brazo largo (L) (μm) \pm EE | Promedio Brazo corto (S) (μm) \pm EE | Rango (μm) | CL/C C | L/S | S/L |
|----------------------|--------|-------------------------|---------------------|--|---|---|---|-------------------------|--------|------|------|
| Opuntia tapona | I | 22 | 20 m + 2 sm | 79.5 \pm 0.2 | 4.59 \pm 0.10 | 2.55 \pm 0.06 | 2.05 \pm 0.05 | 2-6.7 | 3.35 | 1.24 | 0.80 |
| Opuntia tapona 2 | II | 44 | 42 m + 2 sm | 163.3 \pm 0.1 | 2.30 \pm 0.06 | 1.28 \pm 0.04 | 1.02 \pm 0.03 | 2.3-5.5 | 2.39 | 1.25 | 0.43 |
| Opuntia lagunae | III | 44 | 41 m + 3 sm | 133.1 \pm 0.1 | 2.33 \pm 0.06 | 1.3 \pm 0.03 | 1.02 \pm 0.03 | 2.2-4.6 | 2.09 | 1.27 | 0.79 |
| Opuntia sp 4 | IV | 66 | 62 m + 4 sm | 196.1 \pm 0.1 | 1.56 \pm 0.04 | 0.87 \pm 0.02 | 0.7 \pm 0.02 | 1.7-5.0 | 2.94 | 1.24 | 0.35 |
| Opuntia sp 2 | V | 66 | 64 m + 2 sm | 185.9 \pm 0.09 | 1.70 \pm 0.04 | 0.93 \pm 0.02 | 0.76 \pm 0.02 | 1.6-5.4 | 3.38 | 1.22 | 0.81 |
| Opuntia sp 1 | VI | 55 | 48 m + 7 sm | 187.3 \pm 0.1 | 1.77 \pm 0.05 | 0.99 \pm 0.03 | 0.77 \pm 0.02 | 1.4-5.7 | 4.07 | 1.29 | 0.77 |
| Opuntia bravoana | VII | 66 | 64 m + 2 sm | 178.3 \pm 0.1 | 2.30 \pm 0.06 | 1.27 \pm 0.04 | 1.02 \pm 0.03 | 1.5-3.4 | 2.27 | 1.25 | 0.80 |
| Opuntia sp 3 | VIII | 66 | 66 m | 210.5 \pm 0.1 | 1.69 \pm 0.04 | 0.93 \pm 0.02 | 0.75 \pm 0.02 | 1.4-5.5 | 3.93 | 1.24 | 0.34 |
| Opuntia sp 5 | IX | 66 | 63 m + 3 sm | 178.2 \pm 0.3 | 1.58 \pm 0.03 | 0.88 \pm 0.02 | 0.70 \pm 0.02 | 2.3-5.5 | 2.81 | 2.77 | 0.36 |
| Nombre de la Especie | Código | TF% | A1 | A2 | AI | CVci | CVcl | Mca | | | |
| Opuntia tapona | I | 44.66 | 0.19 | 0.21 | 1.92 | 8.86 | 21.68 | 22.62 | | | |
| Opuntia tapona 2 | II | 44.50 | 0.19 | 0.20 | 1.89 | 9.45 | 20.10 | 42.17 | | | |
| Opuntia lagunae | III | 43.78 | 0.22 | 0.18 | 2.02 | 11.08 | 18.24 | 46.39 | | | |
| Opuntia sp 4 | IV | 44.87 | 0.21 | 0.22 | 1.97 | 9.02 | 21.80 | 64.78 | | | |
| Opuntia sp 2 | V | 44.80 | 0.26 | 0.23 | 2.03 | 8.66 | 23.54 | 56.84 | | | |
| Opuntia sp 1 | VI | 43.50 | 0.19 | 0.23 | 2.35 | 10.03 | 23.29 | 65.74 | | | |
| Opuntia bravoana | VII | 44.50 | 0.19 | 0.20 | 1.89 | 9.83 | 24.97 | 56.95 | | | |
| Opuntia sp 3 | VIII | 44.50 | 0.32 | 0.25 | 2.45 | 9.15 | 21.72 | 56.20 | | | |
| Opuntia sp 5 | IX | 44.31 | 0.23 | 0.21 | 2.02 | 9.86 | 20.53 | 67.05 | | | |

