



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE *OPUNTIA*  
(CACTACEAE) Y SU RELACIÓN CON LA  
DOMESTICACIÓN EN LA ALTIPLANICIE  
MERIDIONAL DE MÉXICO

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**DOCTOR EN CIENCIAS**

P R E S E N T A

JUAN ANTONIO REYES AGÜERO

DIRECTOR DE TESIS: DR. JUAN ROGELIO AGUIRRE RIVERA

MÉXICO, D.F.

OCTUBRE, 2005



M:349742



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Autorizo a la Dirección General de Bibliotecas de la UNAM a difundir en formato electrónico e impreso el contenido de mi trabajo recepcional.

NOMBRE: Juan Antonio

Reyes Agüero

FECHA: 25 de octubre de 2005

FIRMA: [Firma]

Ing. Leopoldo Silva Gutiérrez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 13 de junio del 2005, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno REYES AGÜERO JUAN ANTONIO con número de cuenta 99810164 y número de expediente 3991184, con la tesis titulada: "Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) y su relación con la domesticación en a Altiplanicie Meridional de México", bajo la dirección del Dr. Juan Rogelio Aguirre Rivera .

Presidente:	Dra. Teresa Terrazas Salgado
Vocal:	Dr. Alejandro Casas Fernández
Vocal:	Dr. Rafael Lira Saade
Vocal:	Dr. Cecilia Beatriz Peña Valdivia
Secretario:	Dr. Juan Rogelio Aguirre Rivera
Suplente:	Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez
Suplente:	Dr. Héctor Manuel Hernández Macías

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 19 de septiembre del 2005.

[Firma]  
Dr. Juan Nañez Farfán  
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado

## **Reconocimiento a apoyos recibidos**

El trabajo de investigación “Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) y su relación con la domesticación en la Altiplanicie Meridional de México” fue realizado por Juan Antonio Reyes Agüero, como alumno del Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), adscrito a la Facultad de Ciencias. El trabajo se desarrolló en el Instituto de Investigación de Zonas Desérticas de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí (IIZD-UASLP). Se contó con la dirección del Dr. Juan Rogelio Aguirre Rivera (IIZD-UASLP) y la asesoría del Dr. Alejandro Casas Fernández (Centro de Investigaciones en Ecosistemas-UNAM), del Dr. Héctor M. Hernández M. y del Dr. Javier Caballero N. (ambos del Instituto de Biología-UNAM).

El proyecto se realizó gracias a diferentes apoyos. Durante todos los estudios la UASLP proveyó de un sueldo como Profesor Investigador; además, se contó con una beca de la Dirección de Intercambio Académico de la UNAM (de febrero de 1999 a julio de 2001) y una beca PROMEP (Folio UASLP-86, de julio de 2001 a diciembre de 2002). El trabajo de investigación fue financiado principalmente por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA) (clave K-180 A9702, de octubre de 1998 a diciembre del 2000). Se recibieron apoyos complementarios de la UNAM, a través de la Dirección General de Estudios de Posgrado (de agosto de 2000 a junio del 2001, Clave PAEP: 101330) y del Sistema Nacional de Inspección y Certificación de Semillas (SNICS-SAGARPA) a través de la Universidad Autónoma Chapingo (de agosto de 2002 a marzo de 2003).

Dedicatoria:

A mis padres Antonio y Alicia y a mi hijo Luis Antonio. Los extraño mucho.

A Patrushka, de quien ahora confirmo lo que supe desde los tiempos de la tesis profesional: es la mujer de gran corazón, mente clara y hombro firme. Te amo.

A Rocío y a Erandi, la jovencita y la niña más bonitas del mundo, con quienes tengo un compromiso de procurar un futuro de lucha y alegría. Las adoro.

A Maye, Aris, Laura, More y Gerardo. Porque en los momentos de alegría nos doblamos de tanta risa; porque en los momentos difíciles nos mantenemos firmes, atentos y siempre juntos. Los quiero.

Al Che, porque al vivir como vivió (voluntarioso, exigente, consecuente y alegre) y al morir como murió (convencido, luchando y a tiempo), se convirtió en el mejor ejemplo de vida.

## Agradecimientos

Un trabajo tan extenso como el que se presenta es imposible que lo realice una sola persona. Es una fortuna que seamos animales sociales; así, nadie camina solo, caminamos juntos. Por ello, me emociona y enorgullece dejar constancia de estos agradecimientos.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, en especial al Instituto de Biología y a la Facultad de Ciencias, por recibirme como su alumno; a la Dirección de Intercambio Académico por otorgarme una beca (de febrero de 1999 a julio de 2001) y a la Dirección General de Estudios de Posgrado, que me proporcionó recursos para culminar la exploración botánica (de agosto de 2000 a junio del 2001) (Clave PAEP: 101330).

A la Universidad Autónoma de San Luis Potosí, por brindarme todas las facilidades para realizar mis estudios doctorales, en particular al Instituto de Investigación de Zonas Desérticas por la infraestructura que siempre estuvo disponible para realizar el trabajo satisfactoriamente y a la Dirección de Desarrollo Institucional, que me procuró una beca PROMEP (Folio UASLP-86, de julio de 2001 a diciembre de 2002).

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), que junto con la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA) financiaron la mayor parte del trabajo de investigación (clave K-180 A9702) (de octubre de 1998 a diciembre del 2000). Al Sistema Nacional de Inspección y Certificación de Semillas (SNICS-SAGARPA), que a través de la Universidad Autónoma Chapingo, financió el final del trabajo de campo (de agosto de 2002 a marzo de 2003).

A los integrantes de mi Consejo Tutelar, quienes contribuyeron con lo mejor de su sabiduría para orientar constantemente mi trabajo doctoral. El Dr. Juan Rogelio Aguirre Rivera, quien es una fuente de conocimientos siempre originales y de crítica constante para mejorar lo realizado. Gracias Dr. Aguirre. El Dr. Alejandro Casas F. desde un principio su trato fue de camaradería y confianza absoluta y jamás escatimó en otorgarme un consejo que me ayudara. El Dr. Javier Caballero N. siempre estuvo dispuesto a transmitir su conocimiento y a discutir los avances y los retrocesos. El Dr. Héctor M. Hernández M., por su estímulo para atreverme a elaborar la descripción botánica de *O. ficus-indica*. De todos recibí las mejores atenciones y un trato excelente.

A los integrantes de mi jurado de examen predoctoral: Drs. Alfonso Valiente B., Robert Bye, Rafael Lira S. y Alejandro Casas F. y Dra. Léia Scheinvar. Por haberme dado en su momento, la confianza para proseguir mis estudios doctorales. Además, al Dr. Valiente B., le debo la propuesta y la ayuda para preparar el capítulo sobre biología de la reproducción de *Opuntia*.

A los integrantes de mi jurado de examen de grado: Dras. Teresa Terrazas, Cecilia B. Peña V. y Ma. del Carmen Mandujano S. y Drs. J. Rogelio Aguirre R., Alejandro Casas F., Rafael Lira S. y Héctor M. Hernández M.

El Dr. José Luis Flores F. me brindó desinteresadamente sus conocimientos para entender los programas estadísticos multivariados, estuvo atento a los progresos del trabajo y siempre tuvo palabras de ánimo para evitar que me ganara el desaliento.

El Dr. Clemente Gallegos V., profesor de la Universidad Autónoma Chapingo y presidente de la Red Nopal, se mantuvo al pendiente del desarrollo del trabajo y de que, en la última parte del trabajo de investigación, no faltaran los recursos económicos.

A los responsables de las plantaciones experimentales: Ing. Claudio Flores V., de la Universidad Autónoma Chapingo, en Chapingo, Méx.; Dr. Candelario Mondragón J. y M.S. Rafael Fernández M., del Campo Experimental Norte de Guanajuato del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, en San Luis de la Paz, Gto.; Ing. Javier Luna V., del Campo Experimental Palma de la Cruz, del mismo Instituto, en Soledad de Graciano Sánchez, S.L.P.

A los amigos, informantes, responsables, técnicos y propietarios de nopaleras silvestres, nopaleras de solar y plantaciones comerciales de nopal, quienes compartieron desinteresadamente su conocimiento, su tiempo, sus historias y sus variantes de nopal: al excelente y distinguido amigo Héctor Cervantes, además al Sr. Juan García Fuentes, Sr. José Sánchez Terán, Don Aureliano Terán y Sr. Armando Hernández A. (San Martín de las Pirámides, Méx.); Med. Fidel Jiménez, Sr. José Concepción Salgado y Sr. Artemio Solís Guzmán (Milpa Alta, D.F.); Ing. Fidel Mejía Lara (Axapusco, Méx.); Doña Concha, Sra. María Durán y Sra. Felipa Hernández (San Andrés Daboxtha, Cardonal, Hgo.); Ing. Vicente Calva (Actopan, Hgo.); Don Erasmo (González, González, Santiago de Anaya, Hgo.); Don Zeferino Arrieta H. (Epazoyucan, Hgo.); Sr. Fidel Cruz (Chicavasco, Hgo.); Sr. Ezequiel Rocha (San Elías, Armadillo de los Infante, S.L.P.); Sr. Francisco Rosas Z. (La Pila, San Luis Potosí, S.L.P.); Don Tomás Vázquez (Los Retes, Mexquitic, S.L.P.); Ing. Roberto Garfías C. (Rancho El Palmar, Villa de Arriaga, S.L.P.); Sr. Magdaleno Ramírez R. (La Mantequilla, San Luis Potosí); Don Pepe Ventura F. (Pozos, San Luis Potosí); Srs. Gil Rodríguez y Pablo Rodríguez (Loma Larga, Ahuelulco, S.L.P.); Sr. Carmen Coraciano (Charco del Lobo, Moctezuma, S.L.P.); Doña Virginia Ibarra (Potrero, Real de Catorce, S.L.P.); Dra. María Esther Jiménez Cataño (Barrio de San Miguelito, Cd. de San Luis Potosí); Sr. Antonio Díaz de León (La Monteza, Villa García, Zac.); Don Salvador Guevara Rocha (La Victoria, Pinos, Zac.); Don Ignacio Martín del Campo (El Sitio, Pinos, Zac.); Don Pablo Zavala (Trinidad Norte, Pinos, Zac.); Sr. Gustavo Mora J. (Trancoso, Guadalupe, Zac.); Don Fernando Torres (Las Papas de Arriba, Ojuelos, Jal.) y Don Tomás González Avarte (Albercones, Dr. Arroyo, N.L.).

Silvia Ramos L. y Mariana Vallejo R. abrieron las puertas de su casa para hacer muy agradable el tiempo que viví en el Distrito Federal. Rogelio Álvarez H., Margarita Soto A. y Julio Álvarez S. me brindaron hospedaje y calor de hogar durante mi estancia en Texcoco. Martha Ramos L., Daniela y Oscar Zueck R. siempre tuvieron la puerta de su casa abierta y la mesa puesta para mis estancias intermitentes en Coyoacán. El Dr. E. García Moya tuvo la amabilidad de facilitarme un espacio para trabajar en el Colegio de Postgraduados.

Fernando Carlín C. fue un apoyo invaluable durante la mayor parte de la investigación, siempre tuvo una gran disposición al trabajo, sin su participación desinteresada y sin su envidiable creatividad, esta tesis aún no vería la luz de la impresión. Macario Cruz, de la Universidad Autónoma Chapingo, fue un auxilio vital en las primeras etapas de la exploración botánica en Milpa Alta, San Martín de las Pirámides, Chicavasco y Valle Alto del Mezquital. Hugo M. Ramírez T. fue una gran ayuda en varias etapas de la investigación, le agradezco por valorar el

trabajo en términos de calidad y no en tiempo (que siempre fue en exceso). Anaelena Albarrán R. fue la responsable de la exploración botánica y de la preparación de especímenes del Valle de San Luis Potosí, demostró gran responsabilidad, deseo de ayudar y siempre hizo las cosas bien. Con Hugo y con Anaelena vivimos para contar nuestro accidente de carretera, cerca de Alfajayucan, Hgo. ¡Salud por ellos!. Claudia I. Monjarás R. trabajó como voluntaria evaluando frutos, a pesar de las jornadas llenas de gloquidios y manchas empalagosas de pulpa, siempre tuvo la mejor de las sonrisas. Adriana González D. fue la taxónoma insustituible para aproximarnos a la identidad taxonómica de los nopales. Adriana Vázquez O. realizó el trabajo de ordenar y conjuntar todas las muestras deshidratadas de las recolectas y ponerlas a punto para enviarlas a los herbarios; además, realizó el montaje de los especímenes que se depositaron en el Herbario SLP. Fue una fortuna contar con todos ustedes.

Marilú me ha acompañado durante este viaje con lo mejor de sí misma: su amistad y su solidaridad; siempre ha sido reconfortante escuchar su risa, se lo agradezco.

A mis alumnos tesisistas: Lucía Gabriela García P., quien trabajó aspectos nutrimentales y sensoriales de los xoconostles; José Antonio Carranza S., se empeñó en realizar el análisis morfológico de la colección de nopal de la URUZA-UACH, en Bermejillo, Dgo.; Araceli Aguilar E. realizó las mediciones de la mayor parte de las semillas de todos los frutos recolectados, contó para ello con la ayuda de Rocío Reyes R., Fernando Carlín C., Jéssica G. Loza L. y las prestadoras de servicio social Ma. Guadalupe Xolocotzin G., Perla E. Hernández G. y Adriana Sánchez G. Además, gozó del apoyo que nos brindó la I.A. Leticia Vega R., de la Fac. de Ciencias Químicas de la UASLP, para usar la máquina universal de pruebas en la evaluación de la dureza de las semillas.

A mis alumnos de los cursos, quienes siempre entendieron los compromisos de mi trabajo de investigación, toleraron mis ausencias y, sobre todo, me permitieron mantenerme en forma: estudiando, preparando las clases y exponiéndoselas.

A mis multiplicados amigos del Grupo de los Ocho (creo que ya somos como 64). En especial Hilario Charcas y José Luis Flores, quienes muy cercanamente estuvieron al pendiente de que siguiera adelante.

La Doctorissima Peña, Martina Medina, Elsa Chávez y Alejandra Núñez, que por correspondencia electrónica nunca dejaron de echarme porras.

La presencia, amistad, estímulo y ayuda de todos ustedes, siempre fueron buenos motivos para ganarle a la pereza y al desánimo y lograr un final feliz de esta investigación. Por fin terminé esta etapa; terminamos, dijeron todos ustedes. Terminamos, pues. Tarde, pero seguro.

**¡Muchas gracias!**



## Contenido

Resumen .....	4
Abstract .....	7
Introducción general .....	10
Literatura citada .....	17
<b>I Indicios sobre la domesticación de <i>Opuntia</i> en México</b> .....	19
Resumen .....	20
Summary .....	20
Introducción .....	21
Antecedentes históricos .....	22
Etnobotánica de <i>Opuntia</i> .....	23
Usos .....	23
Posible proceso y contexto de la domesticación .....	24
Nomenclatura de las variantes tradicionales .....	26
Táxones relacionados con el proceso de domesticación .....	28
Grados de domesticación .....	30
Síndromes de la domesticación .....	32
Discusión .....	36
Conclusiones .....	39
Literatura citada .....	40
<b>II Reproductive Biology of <i>Opuntia</i>: a review</b> .....	44
Abstract .....	45
Content .....	45
Introduction .....	46
Floral Biology .....	47
Floral bud growth .....	47
Floral morphology .....	48
Anthesis .....	51
Pollinators and fecundity .....	52
Breeding Systems .....	55
Apomixis .....	59
Fruits .....	59
Seed .....	61
Germination .....	64
Seedlings .....	65
Multiplication .....	66
Discussion .....	68
Conclusions .....	70
Acknowledgements .....	70
Appendix .....	71
References .....	74

<b>III Systematic notes and a detailed description of <i>Opuntia ficus-indica</i> (L.) Mill. (Cactaceae)</b>	82
Abstract	83
Resumen	83
Introduction	83
Materiales and methods	84
Results and discussion	85
Systematic notes	85
Common nomenclature	85
Origin	87
Reproductive biology	87
Cytogenetics	89
Botanical description of <i>O. ficus-indica</i>	89
Taxonomical relationships with other <i>Opuntia</i> species	92
Conclusions	95
Acknowledgements	95
Literature cited	95
<b>IV Análisis del complejo morfológico <i>Opuntia ficus-indica</i> (L.) Mill. en México. I. Ordenación y clasificación de variantes</b>	97
Resumen	98
Abstract	99
Introducción	100
Materiales y métodos	100
Resultados y discusión	105
a) Ordenación de variantes con base en sus atributos morfológicos	105
b) Clasificación de variantes con base en sus atributos morfológicos	110
Conclusiones	117
Literatura citada	118
<b>V Análisis parcial del complejo morfológico <i>Opuntia ficus-indica</i> (L.) Mill. en México II. Ordenación y clasificación de atributos.</b>	122
Resumen	123
Abstract	123
Introducción	124
Materiales y métodos	125
Resultados y discusión	126
a) Ordenación de atributos con base en su variación en las 38 variantes.	126
b) Clasificación de atributos con base en su variación en las 38 variantes	133
Conclusiones	138
Literatura citada	138
<b>VI Variación morfológica de <i>Opuntia</i> (Cactaceae) en relación con su domesticación en la Altiplanicie Meridional de México</b>	143
Introducción	144
Materiales y métodos	145
Resultados y discusión	146

a) Aspectos descriptivos.....	146
b) Ordenación.....	147
c) Clasificación.....	149
Conclusiones.....	151
Agradecimientos.....	152
Referencias.....	152
<b>VII Discusión general</b> .....	153
La relación <i>Homo sapiens-Opuntia</i> .....	154
Biología de la reproducción.....	156
Taxonomía y variabilidad morfológica en <i>Opuntia ficus-indica</i> .....	157
Variación morfológica de <i>Opuntia</i> (Cactaceae) en relación con su domesticación en la Altiplanicie Meridional de México.....	163
Literatura citada.....	169
<b>Apéndice</b> .....	176

## RESUMEN

En México existen entre 66 y 83 especies de *Opuntia (sensu stricto)*. La Altiplanicie Meridional es la región del país con la mayor riqueza de especies del género, con 29 especies. También en esta altiplanicie se encuentra la mayor riqueza de variantes cultivadas del género. Unas 144 de estas variantes han sido preservadas en las nopaleras de solar, pero sólo 14 de ellas han sido la base para miles de hectáreas de plantaciones para tuna y para nopalito en el territorio nacional. Las variantes cultivadas de nopal son el producto de la relación, al menos durante 9.000 años, entre *Homo sapiens* y *Opuntia*. La importancia económica que ha adquirido el nopal en México, sus numerosas variantes útiles, su amplia variación morfológica y el interés de los fitomejoradores ha motivado el estudio de la variabilidad morfológica de *Opuntia*, en especial de sus órganos de interés económico. Sin embargo, estos análisis sólo han considerado algunas de las variantes existentes, y los materiales estudiados proceden de pocas localidades ubicadas en una sola zona de la Altiplanicie Meridional. El escaso tratamiento taxonómico de las variantes estudiadas, así como el atraso general en el estudio taxonómico de *Opuntia* puede deberse al supuesto de que sólo la selección natural ha influido en la variabilidad actual de *Opuntia*.

Los objetivos del presente trabajo son: documentar la relación *Homo sapiens-Opuntia* en la Altiplanicie Meridional de México; analizar la biología de la reproducción de *Opuntia*, en relación con su éxito ecológico y evolutivo, y como oportunidad de un recurso domesticable; y describir y analizar la variabilidad morfológica de *Opuntia* y su relación con las probables presiones de selección bajo domesticación. Para lograr los objetivos se realizó una exploración botánica en 21 localidades de la Altiplanicie Meridional. Se obtuvieron 487 recolectas de nopaleras silvestres, nopaleras de solar, plantaciones comerciales y plantaciones experimentales. Se registró información sobre 118 atributos morfológicos de seis plantas de cada recolecta, de cada una de ellas se prepararon especímenes de herbario y una parte del material se mantiene en una colección viva. Se identificó hasta especie el 89.73 % de las 487 recolectas, del resto fue imposible determinar su identidad específica. Se obtuvo información oral de los propietarios o responsables de las nopaleras y plantaciones. Con la información de las recolectas se prepararon bases de datos computarizadas, las cuales se analizaron por medio de técnicas de ordenación (Decorana) y clasificación (Twinspan).

*Opuntia* fue uno de los géneros importantes para los pobladores del territorio nacional cuando su sobrevivencia dependió de la caza y la recolección; luego siguió siendo importante en el

período agrícola prehispánico y períodos históricos subsecuentes, como recurso espontáneo y como cultivo, pues al menos una de sus especies fue domesticada. Así, la relación prolongada de los grupos humanos de la Altiplanicie Meridional de México con *Opuntia* explica la existencia de una especie con domesticación acentuada (*O. ficus-indica*), y de otras especies con menores y variables grados de humanización. El éxito evolutivo y ecológico de *Opuntia* posiblemente se relaciona con su diversidad de formas de reproducción y multiplicación vegetativa. En comparación con la multiplicación vegetativa, la reproducción sexual es más compleja, ya que involucra más órganos y estadios y sus probabilidades de generar individuos adultos es baja, pero a través de ella la dispersión natural es mayor y produce individuos genéticamente únicos. En contraste, la multiplicación vegetativa es menos compleja y más eficiente, pero sólo produce clones. La mayoría de las especies de *Opuntia* presenta tanto reproducción sexual como multiplicación vegetativa, lo cual posiblemente ha contribuido al éxito ecológico y evolutivo de este género. *Opuntia ficus-indica* es la cactácea de mayor importancia económica en el mundo y se le cultiva en varios países para la producción de fruta, forraje o como hospedante de la cochinilla de grana, pero sólo en México sus cladodios tiernos son consumidos como verdura. Esta especie es nativa de México, donde presenta su mayor riqueza de cultivares, y en el siglo XVI fue llevada a Europa. Citogenéticamente se han identificado individuos con diversos niveles de ploidía, se reproduce sexual y asexualmente, y ésta es el medio más difundido para su cultivo. En este estudio se encontró evidencia suficiente de que *O. ficus-indica* es una especie distinta de *O. albicarpa*, *O. megacantha* y *O. streptacantha*. La domesticación en *O. ficus-indica* presenta dos patrones: a) Variantes seleccionadas para nopalito, en las cuales el cladodio es pequeño, sin gloquidios y con varias aréolas con espinas aciculares; además, el nopalito presenta hojas relativamente largas, con algunas espinas aciculares y espinas setosas en sus aréolas; el fruto es amarillo, pequeño, con pulpa poco dulce, semilla abortiva abundante y semilla normal escasa y pequeña. b) Variantes seleccionadas para fruto, con cladodio grande, ovalado a rómbico, de color verde pálido, alta cantidad de aréolas, ninguna de ellas con espinas aciculares, pero sí con abundancia de gloquidios; nopalito inerme; y fruto rojo, grande, con semilla normal grande y abundante. Las 38 variantes estudiadas de *O. ficus-indica* se clasificaron en 12 grupos; dicha clasificación es congruente con la riqueza de variantes y propósitos de cultivo y a la vez, revela los atributos morfológicos fundamentales para la comprensión de la variabilidad de la especie y la precisión de la identidad de las variantes. Por otra parte, la clasificación de los 37 atributos estudiados, en el análisis de *O.*

*ficus-indica*, generó ocho grupos. Los atributos más útiles para el reconocimiento de estas variantes infraespecíficas con distinto grado y propósito de domesticación son: a) del cladodio, la forma, el número de aréolas por cara, el número de aréolas con espinas y la cantidad de gloquidios; b) del nopalito, el número de espinas aciculares y setosas por aréola; c) del fruto, la forma, el peso, la densidad de aréolas, la profundidad de la cicatriz floral, el color de la cáscara, el peso de la pulpa, el color de la pulpa, el número de semillas normales y el número de semillas abortivas. Los atributos probablemente ajenos al proceso de domesticación y por ello probablemente con mayor valor para la sistemática del género son: los atributos florales, la longitud de las hojas de los nopalitos y el número total de semillas. Las 243 variantes de *Opuntia* consideradas en el análisis de variabilidad morfológica correspondieron a *O. albicarpa*, *O. atropes*, *O. chavena*, *O. cochinera*, *O. compressa*, *O. duranguensis*, *O. ficus-indica*, *O. hyptiacantha*, *O. jaliscana*, *O. joconostle*, *O. lasiacantha*, *O. leucotricha*, *O. lindheimeri*, *O. matudae*, *O. megacantha*, *O. oligacantha*, *O. robusta*, *O. rzedowski*, *O. spinulifera*, *O. streptacantha* y *O. velutina*, y a los posibles híbridos *O. streptacantha* x *O. robusta* y *O. streptacantha* x *O. cochinera*. De tres variantes no se reconoció su especie. Los atributos con coeficientes de variación > 100 % fueron: número de espinas menores que 0.99 cm, número de semillas abortivas por fruto, número de espinas radiales y de longitud mayor que 3.0 cm. El primer eje de ordenación correspondió a un gradiente de domesticación hacia plantas con frutos grandes y cladodios sin espinas; el segundo eje de ordenación mostró otra tendencia de domesticación hacia plantas, también con frutos grandes, pero con cladodios con espinas prominentes. Se propone que el gradiente general de domesticación de *Opuntia*, inicia con variantes silvestres de *O. streptacantha*, continúa con variantes de *O. hyptiacantha*, siguen, en la parte intermedia, variantes de *O. megacantha*, luego de *O. albicarpa* y por último, las variantes de la especie domesticada, *O. ficus-indica*. En la clasificación se obtuvieron 76 grupos de variantes; los atributos más importantes para su clasificación fueron la cantidad de espinas radiales y el número de espinas por aréola en el cladodio, y el color y peso de la pulpa. Esta clasificación revela los elementos del síndrome de domesticación de *Opuntia* para fruto, dentro del cual el peso de la pulpa del fruto aparece como el elemento principal, secundado por las características de las aréolas y espinas, y luego por la longitud y color del fruto.

## ABSTRACT

In Mexico there are among 66 and 83 species of *Opuntia (sensu stricto)*, The Meridional High Land Plateau is the region of the country, with the biggest richness, with 29 species. Also in this plateau there are the biggest richness of cultivated variants of the genus. Some 144 of these variants have been preserved in the homegardens, but only 14 of them have been the base of thousands of hectares of plantations for fruit and nopalito in the national territory. The cultivated variants of cactus pear are the product of the relationship, at least 9,000 years, between *Homo sapiens* and *Opuntia*. The economic importance that cactus pear has acquired in Mexico, their numerous useful variants, their wide morphological variation and the interest of the breeders, has motivated the study of the morphological variability of *Opuntia*, especially its organs of economic interest. However, these analyses have only considered a small part than the existent variants, and the studied materials come from some localities from one region of the Meridional High Land Plateau. The scarce taxonomical treatment of the studied variants, as well as the general backwardness in the taxonomical study of *Opuntia* can be due to the supposition that the natural selection has only influenced in the current variability of *Opuntia*.

The objectives of this work are: to document the relationship between *Homo sapiens* and *Opuntia* in the Meridional High Land Plateau; to analyze the biology of the reproduction of *Opuntia* in connection with their ecological and evolutionary success and as an opportunity of domesticable resource; and to describe and to analyze the morphological variability of *Opuntia* spp. and its relationship with the probable selection pressures under domestication. To achieve the objectives was carried out a botanical exploration in 21 towns of the Meridional High Land Plateau; 487 cactus pear were gathered from wild nopaleras, homegarden nopaleras, commercial plantations and experimental plantations. We registered information on 118 morphological attributes of six plants of each cactus pear gathered; of each one of them, herbarium specimens were made and one part of the material stays in an alive collection; 89.73 % from 487 collects were identified, the other part was impossible to find its taxonomical identity. Oral information from owners or responsible for the nopaleras and plantations was obtained. With the information gathered, we prepared databases, which were analyzed by means of technical of ordination (Decorana) and classification (Twinspan).

*Opuntia* was one of the most important genus for the first settlers of the Mexican territory, when their survival depended on hunting and gathering; then it continued being important during

the whole prehispanic agricultural period and subsequent historical periods, as spontaneous resource and like cultivation, because at least one of species was domesticated. This way, the lingering relationship of the human groups from Meridional High Land Plateau of Mexico with *Opuntia* explain the existence of a species with accented domestication (*O. ficus-indica*), and other species with smaller and more variable grades of humanization. The evolutionary and ecological success of *Opuntia* is related with its diversity in reproduction ways and vegetative multiplication. In comparison with the vegetative multiplication, the sexual reproduction is more complex, since it involves more organs, stages and processes and the probabilities of achieving mature individuals it is low; but through sexual reproduction, the natural dispersion is bigger the advantage is the production of genetically unique individuals. In contrast, the vegetative multiplication is less complex and more efficient, but it only produces clones. Most of the species of *Opuntia* present sexual reproduction and vegetative multiplication, that which possibly contributed to the ecological and evolutionary success of this genus. *Opuntia ficus-indica* is the cacti of more economic importance in the world and it is cultivated in several countries for the fruit production, forage or as host of the cochineal insect, but only in Mexico their young cladodes are consumed as vegetables. This species is native of Mexico, where the highest cultivar richness is found, and in the XVI century it was taken to Europe. From a cytogenetic standpoint, specimens with varying ploidy levels have been identified and reproduction is sexual and propagate asexually, the latter being the most extensively used for cultivating. There was enough evidence that *O. ficus-indica* is a different species from *O. amyclae*, *O. megacantha* and *O. streptacantha*. The domestication of *O. ficus-indica* presents two patterns: a) Variants selected for nopalito, in which the cladode is small, without glochids and with several areoles with acicular spines; also, the nopalito presents long leaves, with some acicular spines and setose spines in its areoles; the fruit is yellow, small, with not very sweet pulp, abundant abortive seeds and scarce and small normal seeds. b) Variants selected for fruit, with big cladode, oval to rhombic, green pale, high quantity of areoles, none of them with acicular thorns, but with a lot of glochids; inermous nopalito; and red, big fruit, with big and abundant normal seeds. The 38 studied variants of *O. ficus-indica* were classified in 12 groups; this classification is appropriate with the richness of variants and cultivation purposes and at the same time, it reveals the fundamental morphological attributes for the understanding of the variability of the species and the precision of the identity of the variants. On the other hand, the classification of the 37 studied attributes, in the analysis of *O. ficus-indica*, generated eight groups.



The attributes more useful for the recognition of these infraspecific variants with different grade and domestication purpose are: a) of the cladode, the form, the number of areoles in a face, the number of areoles with spines and the quantity of glochids; b) of the nopalito, the number of acicular spines and setose spines by areole; c) of the fruit, form, weight, density of areoles, the depth of the floral scar, the color of the skin, the weight of the pulp, the color of the pulp, the number of normal seeds and the number of abortive seeds. The attributes probably without relation to the domestication process and probably with more value for the systematic of the domestications are: the floral attributes, the longitude of the leaves of the nopalitos and the total number of seeds. The 243 variants of *Opuntia* considered in the analysis of morphological variability corresponded to *O. albicarpa*, *O. atropes*, *O. chavena*, *O. cochineria*, *O. compressa*, *O. duranguensis*, *O. ficus-indica*, *O. hyptiacantha*, *O. jaliscana*, *O. joconostle*, *O. lasiacantha*, *O. leucotracha*, *O. lindheimeri*, *O. matudae*, *O. megacantha*, *O. oligacantha*, *O. robusta*, *O. rzedowski*, *O. spinulifera*, *O. streptacantha* and *O. velutina*, to the possible hybrids *O. streptacantha* x *O. robusta* and *O. streptacantha* x *O. cochineria*. From three variants their species was not recognized. The attributes with coefficients of variation > 100% were: number of spines smaller than 0.99 cm, number of abortive seeds by fruit, number of radial spines and spines with longitude more than 3.0 cm. The first ordination axis corresponded to a domestication gradient toward plants with big fruits and cladodes without thorns; the second ordination axis showed another domestication tendency toward plants, also with big fruits, but with cladodes with prominent spines. We intend that, the general gradient of domestication of *Opuntia*, begins with wild variants of *O. streptacantha*, continues with variants of *O. hyptiacantha*, continues, in the intermediate part, with variants of *O. megacantha*, after *O. albicarpa* and lastly, those of *O. ficus-indica*. In the classification, 76 groups of variants were obtained; the most important attributes for their classification were the quantity of radial spines and the number of spines for areole in the cladode, and the color and weight of the pulp. The classification reveals the elements of the syndrome of domestication of *Opuntia* for fruit, inside which the weight of the pulp of the fruit appears as the main component, seconded by the characteristics of the areoles and spines, and then for the size and color of the fruit.

## Introducción general

*Opuntia* es un género americano que incluye de 191 a 215 especies (Anderson, 2001; Hunt, 2002; Stuppy, 2002; Wallace y Dickie, 2002). De ellas, en México existen entre 66 y 83 (Bravo, 1978; Guzmán *et al.*, 2003). En este país, en la región de la Altiplanicie Meridional se encuentra la mayor riqueza de *Opuntia*, con 29 especies, de las cuales 16 son endémicas de la región (Guzmán *et al.*, 2003). Además, ahí mismo aún existen relictos del matorral crasicale, comúnmente conocido como nopalera, por el predominio de poblaciones de *Opuntia* (Rzedowski, 1978) y también se encuentra la mayor riqueza de variantes cultivadas del género (Barbera, 1995). Numerosas de estas variantes (entendiéndose por variante “cada uno de los individuos que integran una clase por coincidir en un mismo carácter”, de acuerdo con Font Quer, 1953) han sido preservadas en las nopaleras de solar (Figuroa, 1984), pero sólo 14 de ellas (Fernández *et al.*, 2000) han sido la base de más que 66,000 ha de plantaciones comerciales de nopal tunero que existen en la Altiplanicie Meridional de México (Gallegos *et al.*, 2003) y de más que 10,500 ha para la producción de nopalito en todo el territorio nacional (Flores, 2001). Las variantes cultivadas de nopal son el producto de la larga relación entre *Homo sapiens* y *Opuntia* y las nopaleras de solar concentran el mayor riqueza de ellas (Figuroa *et al.*, 1980).

En el sur de la Altiplanicie Meridional (norte de Mesoamérica), el nopal fue una planta muy importante para las culturas indígenas, como lo muestra su amplia representación iconográfica prehispánica (Bravo, 1978) y como lo sugieren las elaboradas formas de uso culinarias y farmacéuticas, en el pasado y en el presente (Martín del Campo, 1957; Bravo, 1978). Pero las evidencias arqueobotánicas de su uso se remontan a más de 9000 años en el Valle de Tehuacán (Callen, 1967), y seguramente este género ya fue importante para los pobladores pre-agrícolas de Mesoamérica, desde el inicio de la ocupación de la altiplanicie, varios milenios antes. Todo indica que la especie de *Opuntia* más ampliamente domesticada en esta parte de la altiplanicie es *O. ficus-indica* (Bravo, 1978) (las autoridades para las especies mencionadas en el texto se anotan en el Apéndice 1).

En la parte norte de la Altiplanicie Meridional (sur de Aridoamérica), no existen evidencias de domesticación de alguna especie de *Opuntia*; en esta región la recolección de productos del nopal persistió entre los grupos indígenas chichimecas (Valdés, 1995). Seguramente, el hábito de recolectar frutos (o tunas) y nopalitos prevaleció en los grupos de colonizadores indígenas y españoles que sustituyeron a las tribus chichimecas al final del siglo XVI (Powell, 1977), así como

en los actuales grupos mestizos a quienes dieron lugar y que han habitado estas zonas en los últimos 400 años (Aguirre, 1983).

La recolección continua y sistemática de los nopales favoreció que algunas plantas (derivadas de mutaciones somáticas, híbridos y extremos de variación de los nopales silvestres) con características excepcionales (forma y tamaño del fruto, sabor y textura de la pulpa, cantidad y dureza de las semillas, grosor de la cáscara y densidad de glóquidas; y forma, color, abundancia, precocidad, sabor, textura y firmeza de los nopalitos), fueran sometidas a diferente grado de tolerancia, auspicio o cultivo, y que comenzaran a ser llevadas al ambiente doméstico, esto es, a los huertos o solares alrededor de la casa-habitación, tal y como lo sugieren Figueroa *et al.* (1980) y Colunga *et al.* (1986). En estos lugares los clones de nopal elegidos han recibido las condiciones necesarias para su persistencia (por ejemplo, control de competencia interespecífica, mejores condiciones de humedad, protección contra depredadores, multiplicación y poda), las cuales difícilmente se darían en condiciones naturales como para permitir allí su continuidad (Figueroa *et al.*, 1980). Así, las plantaciones de nopal en los solares son la síntesis del esfuerzo de generaciones de recolectores por acopiar lo más útil de la diversidad genética del nopal en sus respectivos territorios de recolecta y de cientos de años de cuidados para preservarlos. Parte del producto de la relación de los humanos con los nopales son las 144 variantes de *Opuntia* nombradas y apreciadas por los recolectores y cultivadores de nopal, pero difícilmente asignables a una especie en particular (Reyes y Aguirre, en prensa). Hasta hace relativamente pocas décadas, la producción de las plantaciones de solar fue suficiente para satisfacer el autoconsumo y la reducida demanda regional de tuna y nopalito (Figueroa *et al.*, 1980); sin embargo, después de los años cincuenta del siglo pasado, esta demanda se convirtió en nacional, e incluso internacional. Las plantaciones comerciales aumentan paulatinamente, pues la demanda sigue creciendo, pero también comienzan a presentarse los primeros problemas en el mercado exterior, como la falta de normalización de los productos y la imposibilidad de satisfacer ciertas demandas con los cultivares actualmente plantados (cultivar se refiere a variante cultivada; es un conjunto de plantas cultivadas que se distinguen claramente por cualquiera de sus caracteres, y que de generación en generación se mantienen diferenciadas; de acuerdo con Jeffrey, 1968 y Jones, 1987).

En cuanto a las plantaciones de solar, el proceso que les dio origen comenzó a perderse en las últimas décadas, a la destrucción acelerada e irreversible de las grandes nopaleras de donde se nutrían, y debido también al abandono creciente que han sufrido los solares, por la emigración campesina y otros efectos de los cambios sociales, económicos y culturales recientes (Guzmán, 1998). Por lo tanto, si se pierde lo que aún existe en los solares, difícilmente podrá recuperarse; es

decir, se perderá para siempre esta herencia cultural milenaria de los grupos humanos de la Altiplanicie Meridional.

Sobre las relaciones entre los humanos y los nopales se han escrito varios trabajos, casi todos ellos sobre sus usos (Martín del Campo, 1957; Meyer y McLaughlin, 1981). En el altiplano potosino-zacatecano Figueroa *et al.* (1979, 1980) y Figueroa (1984) realizaron el primer estudio exploratorio, con el propósito de describir ampliamente dicha relación. Posteriormente, Colunga *et al.* (1986) realizaron el primer análisis cuantitativo de la domesticación del *Opuntia*, con base en su variabilidad morfológica y en los diferentes grados de importancia agrícola. Pimenta y Muñoz (1995) al discutir sobre la domesticación de *Opuntia*, reconocieron la alta variabilidad morfológica de los nopales en los solares, y postularon a los habitantes de las zonas áridas y semiáridas de México como los domesticadores del género.

Los análisis iniciales sobre la domesticación de *Opuntia* se centraron en especular sobre las especies ancestrales de *O. ficus-indica* (Reyes *et al.*, 2005). Posteriormente, Bravo (1978) señaló que algunas especies (*O. hyptiacantha*, *O. lasiacantha*, *O. megacantha* y *O. streptacantha*) tenían también algún grado de humanización (la biota humanizada útil o deseable es aquella que es objeto de recolección o que se produce; la biota recolectada se encuentra en ecosistemas relativamente naturales, corresponde a poblaciones naturales, auspiciadas o incrementadas; la biota producida, a su vez se obtiene en agroecosistemas y se divide en aquella que se cría o se cultiva sin domesticación, y la que tiene algún grado de domesticación: ya sea incipiente, media o avanzada). Otras 15 especies con grado variable de humanización (*O. atropes*, *O. cantabrigiensis*, *O. chavena*, *O. cochineria*, *O. crassa*, *O. fuliginosa*, *O. guilanchi*, *O. joconostle*, *O. leucotricha*, *O. pachona*, *O. rastrera*, *O. robusta*, *O. tomentosa*, *O. undulata* y *O. velutina*) fueron analizadas por Figueroa (1984) y Colunga *et al.* (1986). Posteriormente se documentaron las 144 variantes adicionales de *Opuntia*, mencionadas líneas arriba, denominadas y apreciadas por los recolectores y cultivadores de nopal, pero difícilmente asignables a una especie en particular (Reyes y Aguirre, en prensa).

La importancia económica que ha adquirido el nopal en México, sus numerosas variantes útiles, su amplia variación morfológica y el interés de los fitomejoradores, motivaron a varios autores (Rodríguez, 1982; Peralta, 1983; Mauricio, 1985; Mondragón, 2002; Aguilar *et al.*, 2003; Gutiérrez *et al.*, 2003; Molina *et al.*, 2003) a estudiar su variación morfológica. En la mayor parte de estos estudios el área de procedencia de las variantes estudiadas fue el altiplano potosino-zacatecano, esto es, sólo parte de la Altiplanicie Meridional. Dichas variantes se identificaron sólo ocasionalmente con nombres científicos. El número total de variantes fue de seis a 66 y los

atributos analizados variaron de dos a 33; y las técnicas estadísticas utilizadas fueron análisis de varianza y métodos de análisis multivariable como ordenación (componentes principales) y clasificación (agrupación aglomerativa).

Así, se ha avanzado en el estudio de la variabilidad morfológica de *Opuntia*, en especial de sus órganos de interés económico en relación con procesos de domesticación. Sin embargo, sólo se ha considerado una parte menor de las variantes existentes, y los materiales estudiados proceden de unas pocas localidades ubicadas en una sola región de la Altiplanicie Meridional (el altiplano potosino-zacatecano). Por otra parte, es posible que la falta de un tratamiento taxonómico de las variantes estudiadas, así como el atraso general en la taxonomía de *Opuntia* se deba al supuesto implícito de que sólo la selección natural ha influido en la variabilidad actual de las especies de este género.

Con base en lo precedente los objetivos del presente trabajo son:

- 1.- Documentar la relación *Homo sapiens-Opuntia* en la Altiplanicie Meridional de México.
- 2.- Analizar la biología de la reproducción de *Opuntia*, en relación con su éxito ecológico y evolutivo, y como oportunidad de un recurso domesticable.
- 3.- Describir y analizar la variabilidad morfológica de *Opuntia* y su relación con las probables presiones de selección bajo domesticación.

Las hipótesis correspondientes son:

- 1.- El análisis documental de la relación *Homo sapiens-Opuntia* proporciona las pistas principales sobre los propósitos de la selección cultural y sobre los atributos morfológicos que pudieron ser alterados durante la domesticación.
- 2.- La polivalencia en la reproducción de *Opuntia* se relaciona con su gran riqueza específica, su amplia distribución geográfica y ecológica y su relativa facilidad de domesticación
- 3.- El análisis comparativo de las variantes de *O. ficus-indica*, la especie con mayor domesticación, puede facilitar la comprensión del problema de la domesticación de *Opuntia* y allanar dificultades para el tratamiento del conjunto numeroso de variantes con distinto grado de humanización supuesta y pertenecientes a varias especies.
- 4.- La comparación de un gran número de poblaciones de especies diferentes con distinto grado supuesto de humanización a través de atributos usuales en las claves taxonómicas, más los relacionados con los órganos de interés humano, puede revelar los elementos del síndrome general de domesticación de *Opuntia*, así como los atributos morfológicos con mayor valor taxonómico al haber permanecido inalterados por la domesticación.

## Generalidades metodológicas

Para lograr los objetivos y probar las hipótesis se realizó una exploración botánica que permitió recolectar materiales vivos en 21 localidades de la Altiplanicie Meridional (Tamayo, 1988) (Fig. 1), desde el sur del valle de México ( $19^{\circ} 11' N$ ), hasta el sur de Nuevo León ( $23^{\circ} 42' N$ ), y desde el sureste del valle de Epazoyucan, Hgo. ( $98^{\circ} 38' O$ ), hasta el noroeste del altiplano potosino-zacatecano ( $102^{\circ} 21' O$ ). Se obtuvieron 487 recolectas de nopaleras silvestres (ambientes con vegetación primaria de matorral crasicaule de *Opuntia*), nopaleras de solar (el solar es la vivienda rural, incluye la casa-habitación, áreas para guardar los aperos agrícolas, almacenar la cosecha, corral para que el ganado pernocte; también se incluye una área en donde se cultivan plantas, en los solares de la Altiplanicie Meridional, comunmente se mantienen poblaciones de *Opuntia*, entre otros géneros), plantaciones comerciales (plantaciones en extensiones de una

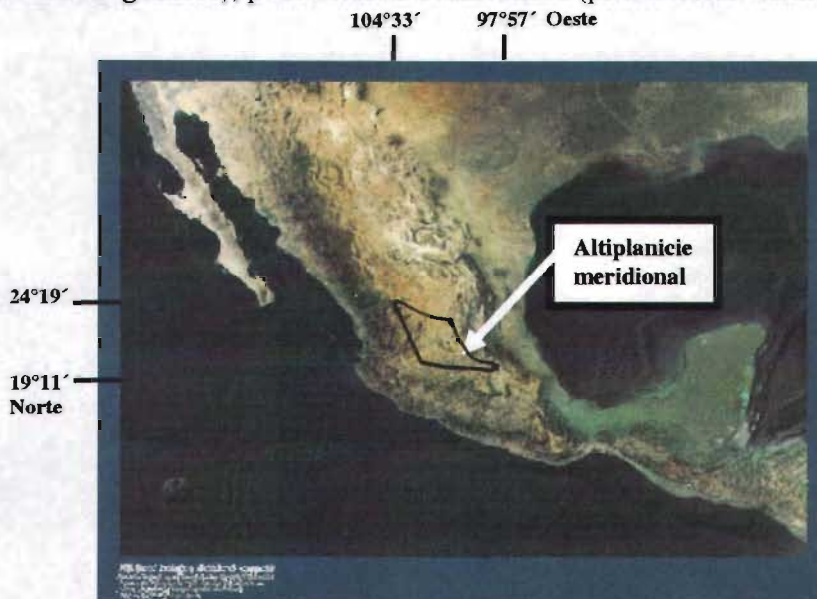


Fig. 1. La Altiplanicie Meridional, en la región centro-norte de México (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México: Imagen desde el espacio. Mosaico 2002 de imágenes, bandas 1,4,3 (RGB))

pocas hasta decenas o cientos de hectáreas, en donde se cultivan una o dos variantes de *Opuntia* con el propósito de cosechar sus frutos para su venta; en el caso de las plantaciones para nopalito, las extensiones pueden ser desde algunos metros cuadrados, hasta hectáreas) y plantaciones experimentales (colecciones vivas de *Opuntia* que se mantienen en instituciones de investigación). Se registró información sobre 118 atributos morfológicos de seis plantas de cada una de las recolectas, y se prepararon seis especímenes de herbario por cada una de ellas (que se depositaron en los herbarios

SLPM, MEXU y CHAP) y parte del material se mantiene en una colección viva en el Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, de la Universidad de San Luis Potosí, en la ciudad de San Luis Potosí, México (22°07'38" N, 100°57'39" O y 1875 msnm). Se identificó hasta especie el 89.73 % de las 487 recolectas. Se obtuvo información oral de los propietarios o responsables de las nopaleras y plantaciones (comerciantes, cultivadores, ganaderos, agroindustriales, indígenas otomís, mestizos rurales y urbanos, técnicos agrícolas, investigadores, agentes gubernamentales y amas de casa). Se hizo acopio y revisión de más de 280 fuentes bibliográficas. Con la información de las recolectas se prepararon bases de datos computarizadas, las cuales se analizaron por medio de técnicas de ordenación (Decorana) y clasificación (Twinspan).

Esta tesis la integran siete capítulos. El primero es una revisión crítica sobre el estado del conocimiento existente hasta finales del siglo XX, sobre la relación *Homo sapiens-Opuntia*. El segundo es una revisión crítica sobre la biología de la reproducción de *Opuntia*, con mayor énfasis en el papel de la reproducción en el éxito ecológico y evolutivo del género. En el tercero se analiza la sistemática de *O. ficus-indica* y se define su separación de especies cercanas, y con información original se presenta una descripción detallada de esta especie. En los dos capítulos siguientes se realiza un análisis de la variabilidad morfológica de *O. ficus-indica*; en el primero de ellos se trata la ordenación y clasificación de 38 variantes, con base en 37 atributos; y en el segundo se ordenan y clasifican los atributos con base en su variación entre las variantes. En el capítulo sexto se presenta la ordenación y clasificación de 243 variantes de nopal, correspondientes a 21 especies más dos híbridos probables, con base en 42 atributos morfológicos. Finalmente se presenta una discusión general.

#### Literatura citada

- Aguilar E.. A.; J.A. Reyes A.; J.R. Aguirre R. 2003. Caracterización de la semilla de 403 variantes de nopal (*Opuntia* spp.). En: G. Esparza F.; MAY. Salas L.; J. Mena C.; R.D. Valdez Z. (Eds.). Memoria del IX Congreso Nacional y VII Congreso Internacional sobre Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Universidad Autónoma Chapingo, Universidad Autónoma de Zacatecas e Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Zacatecas, Zac. México. pp. 117-120.
- Aguirre R.. J. R. 1983. Enfoques para el estudio de las actividades agrícolas en le altiplano potosino-zacatecano. En: J. T. Molina G. (Ed.). Recursos agrícolas de zonas áridas y semiáridas de México. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx. pp. 105-115.
- Anderson, E.F. 2001. The cactus family. Timber. Portland, Oregon. Estados Unidos. 776 p.



- Barbera, G. 1995. History, economic and agroecological importance. En: G. Barbera; P. Inglese; E. Pimienta B.; E. de J. Arias J. (Eds.). Agroecology, cultivation and uses of cactus pear. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome. Italy pp. 1-11.
- Bravo H., H. 1978. Las cactáceas de México I. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. México. 743 p.
- Callen, E. 1967. Analysis of the Tehuacan coprolites. In: D. S. Byers (Ed.). The prehistory of the Tehuacan Valley. I. Environment and subsistence. University of Texas. Austin, Texas, USA. pp. 261-289.
- Colunga G. M., P.; E. Hernández X.; A. Castillo M. 1986. Variación morfológica, manejo agrícola tradicional y grado de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío guanajuatense. Agrociencia. 65:7-49.
- Fernández M., M.R.; C. Mondragón J.; F. Gutiérrez A.; L.A. Sáenz Q.; J.A. Zegbe D.; S.J. Méndez G. y J.C. Martínez G. 2000. Principales cultivares mexicanos de nopal tunero. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. San Luis de la Paz, Guanajuato, México. 34 p.
- Figuroa H., F. 1984. Estudio de las nopaleras cultivadas y silvestres sujetas a recolección para el mercado en el altiplano potosino-zacatecano. Tesis profesional. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. San Luis Potosí, S.L.P. México. 171 p.
- Figuroa H., F.; J. R. Aguirre R.; E. García M. 1979. Estudio de las nopaleras cultivadas y silvestres sujetas a recolección para el mercado. Avances en la Enseñanza e Investigación. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx. México. pp. 10-11
- Figuroa H., F.; J. R. Aguirre R.; E. García M. 1980. Estudio de las nopaleras cultivadas y silvestres sujetas a recolección para el mercado en el altiplano potosino-zacatecano. Avances en la Enseñanza e Investigación. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx. México. pp. 31-32
- Flores V., C.A. 2001. Producción, industrialización y comercialización de nopalitos. Centro de Investigaciones Económicas, Sociales y Tecnológicas de la Agroindustria y la Agricultura Mundial. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx. México. 27 p.
- Font Quer, P. 1953. Diccionario de botánica. Editorial Labor. Barcelona. España. 1244 p.
- Gallegos V., C.; J. Cervantes H.; J. Corrales G.; G. Medina G. 2003. La cadena productiva del nopal en Zacatecas: bases para un desarrollo productivo. Fundación Produce Zacatecas, A.C., Universidad Autónoma Chapingo, Secretaría de Economía. Zacatecas. Zac. México. 201 p.



- Gutiérrez A., F.; R.D. Valdez C.; F. Blanco M.; J.L. García H.; J.D. López M. 2003. Clases de accesiones de tuna blanca considerando atributos de fruto. En: G. Esparza F.; M.A. Salas L.; J. Mena C.; R.D. Valdez Z. (Eds.). Memoria IX Congreso Nacional y VII Congreso Internacional Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Universidad Autónoma Chapingo, Universidad Autónoma de Zacatecas e Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Zacatecas, Zac. México. pp. 101-105.
- Guzmán C., M. G. 1998. Procesos de adaptación en el altiplano potosino: un estudio de ecología humana sobre los ejidatarios de Margaritas, San Luis Potosí. Tesis de maestría. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social. Guadalajara, Jal. México. 250 p.
- Guzmán, U.; S. Arias; P. Dávila. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. México. 315 p.
- Hunt, D., 2002. Alphabetical list of currently accepted species. En: D. Hunt; N. Taylor. (Eds.). Studies in the Opuntioideae. David Hunt, The Manse and Chapel Lane, Sherborne, Englad. pp. 250-255.
- Jeffrey, C. 1968. Systematic categories for cultivated plants. Taxon. 17: 109-204.
- Jones, S. B. 1987. Sistemática vegetal. McGraw Hill. México, D. F. 535 p.
- Martín del Campo, R. 1957. Las cactáceas entre los mexica. Cactáceas y Suculentas Mexicanas. 2:27-39.
- Mauricio L., R. 1985. Caracterización fenológica y morfológica de formas de nopal tunero (*Opuntia* spp.) en el altiplano potosino zacatecano. II Primavera-Verano 1983. Tesis profesional. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jal. México. 113 p.
- Meyer, N.B.; J.L. McLaughlin. 1981. Economics uses of *Opuntia*. Cactus and Succulent Journal. 53:107-112.
- Molina V., M.; R.D. Valdez C.; R.E. Vázquez A.; G.E. Salinas G.; R. González G.; F. Blanco M.; J.L. García H.; F. Gutiérrez A. 2003. Agrupamiento de 51 accesiones de nopal con base en atributos físicos y bromatológicos. En: G. Esparza F.; M.A. Salas L.; J. Mena C.; R.D. Valdez Z. (Eds.). Memoria IX Congreso Nacional y VII Congreso Internacional Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Universidad Autónoma Chapingo, Universidad Autónoma de Zacatecas e Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Zacatecas, Zac. México. pp.105-110.
- Mondragón J., C. 2002. Caracterización genética de una colección de nopal (*Opuntia* spp.) de la región centro de México. Agricultura Técnica en México. 28:3-14.

- Peralta M., V. M. 1983. Caracterización fenológica y morfológica de formas de nopal (*Opuntia* spp.) de fruto (tuna) en el altiplano potosino-zacatecano. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Aguascalientes. Aguascalientes, Ags. México. 88 p.
- Pimienta B., E.; A. Muñoz U. 1995. Domestication of opuntias and cultivated varieties. In: G. Barbera; P. Inglese; E. Pimienta B. ; E. de J. Arias J. (Eds.). Agroecology, cultivation and uses of cactus pear. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome. Italy. pp. 58-63.
- Powell, P. W. 1977. La guerra chichimeca (1550-1600). Fondo de Cultura Económica. México, D. F. México. 308 p.
- Reyes A., J.A.; J.R. Aguirre R. (En prensa). Indicios sobre la domesticación de *Opuntia* en México. En: A. Casas; B. Rendón (Eds.). Procesos de evolución de plantas bajo domesticación en Mesoamérica. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. México, D.F. México.
- Reyes-Agüero., J.A.; Aguirre R., J.R. y H. Hernández. 2005. Systematic notes and detailed description of *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. (Cactaceae). Agrociencia. 39:395-408
- Rodríguez B., J. de J. 1982. Caracteres morfológicos en clones de plantas adultas y juveniles de nopal (*Opuntia albicarpa* Tenore). Tesis de maestría. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx. México. 50 p.
- Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Limusa. México, D. F. México. 432 p.
- Stuppy, W., 2002. Seed characters and the generic classification on the Opuntioideae (Cactaceae). En: D. Hunt; N. Taylor. (Eds.). Studies in the Opuntioideae. David Hunt, The Manse and Chapel Lave, Sherborne, England. pp. 25-58.
- Tamayo, J. I. 1988. Geografía moderna de México. 9ª edición. Trillas. México, D. F. México. 400 p.
- Valdés, C. M. 1995. La gente del mezquite. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social e Instituto Nacional Indigenista. México, D. F. México. 279 p.
- Wallace, R.S., Dickie, S.L., 2002. Systematic implications of chloroplast DNA sequence variation in subfam. Opuntioideae (Cacataceae). En: D. Hunt; N. Taylor. (Eds.). Studies in the Opuntioideae. David Hunt, The Manse and Chapel Lave, Sherborne, England. pp. 9-24.

## I Indicios sobre la domesticación de *Opuntia* en México

## I Indicios sobre la domesticación de *Opuntia* en México<sup>1</sup>

Juan Antonio Reyes Agüero  
Juan Rogelio Aguirre Rivera

Instituto de Investigación de Zonas Desérticas. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. Altair 200. Fracc. del Llano. San Luis Potosí, S.L.P. México. 78377. Correo-e: reyesaguero@uaslp.mx

### RESUMEN

*Opuntia* fue uno de los géneros más importantes para los pobladores del territorio nacional cuando su sobrevivencia dependía de la caza y la recolección; después siguió siendo importante durante todo el período agrícola prehispánico y períodos históricos subsecuentes, como recurso espontáneo y como cultivo, pues al menos una de sus especie fue domesticada con variantes para diferentes propósitos. Así, la relación prolongada de *Opuntia* con los grupos humanos del centro y centro-norte de México explica la existencia de una especie con domesticación acentuada (*O. ficus-indica*), de otras especies con menores y variables grados de humanización (*O. albicarpa*, *O. atropes*, *O. cochineru*, *O. crassa*, *O. chavena*, *O. fuliginosa*, *O. guilanchi*, *O. hyptiacantha*, *O. joconostle*, *O. lasiacantha*, *O. leucotricha*, *O. megacantha*, *O. pachona*, *O. robusta*, *O. streptacantha*, *O. tomentosa*, *O. undulata* y *O. velutina*), y de al menos 144 variantes de *Opuntia* sin reconocimiento taxonómico formal, con diferente grado de domesticación y asociadas con ambientes antrópicos diversos. Su riqueza de tipos de reproducción sexual y multiplicación vegetativa ha determinado una alta variabilidad y que la domesticación instantánea haya sido la predominante en este género. Los procesos de domesticación en *Opuntia* se han dirigido hacia el fruto (tunas) y verdura (nopalito), pero se desconoce el síndrome de domesticación en relación con su uso como hospedante de la cochinilla de grana.

### SUMMARY

*Opuntia* was one of the most important genus for the first settlers of the Mexican territory when their survival depended on hunting and gathering; then *Opuntia* continues being important during all the prehispanic agricultural period and later historical periods, as a spontaneous resource and as a crop. Therefore, one *Opuntia* species was domesticated for several purposes. The long

---

<sup>1</sup> Reyes A., J.A.; J.R. Aguirre R. (en prensa). Indicios sobre la domesticación de *Opuntia* en México. En: Casas, A.; B. Rendón (Eds.). Procesos de evolución de plantas bajo domesticación en Mesoamérica. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. México. pp.

relation of *Opuntia* with human groups of the Center and Center-North of Mexico or Meridional High Land Plateau accounts for the existence of one species with high degree of domestication (*O. ficus-indica*), and other species with lower degree of humanization (*O. albicarpa*, *O. atropes*, *O. cochineru*, *O. crassa*, *O. chavena*, *O. fuliginosa*, *O. guilanchi*, *O. hyptiucantha*, *O. joconostle*, *O. lasiacantha*, *O. leucotricha*, *O. megucantha*, *O. puchona*, *O. robusta*, *O. streptucantha*, *O. tomentosa*, *O. undulata* y *O. velutina*), and at least 144 traditional variants without formal taxonomic recognition, with different degrees of domestication and related to different anthropic environments. Variation in sexual and asexual reproduction mechanisms, has determined great variation of *Opuntia* and that the instantaneous domestication had been the predominant one in this genus. The processes of domestication in *Opuntia* have been directed toward fruits (tunas) and stems (nopalitos); the syndrome of domestication in relation to its use as host of the cochineal insect is unknown.

## INTRODUCCIÓN

*Opuntia* es un género americano que incluye de 191 a 215 especies (Anderson 2001, Hunt 2002, Stuppy 2002, Wallace y Dickie 2002): de ellas, en México existen entre 66 y 83 (Bravo 1978; Guzmán *et al.* 2003). En este país, en su región Altiplanicie Meridional se encuentra la mayor riqueza de *Opuntia*, con 29 especies, de las cuales 16 son endémicas de la región (Guzmán *et al.* 2003). Algunas de las especies de *Opuntia* son dominantes fisonómicos de tipos de vegetación natural conocidos como matorral crasicaule o nopaleras (Rzedowski 1978). Además de los táxones silvestres, existe una riqueza considerable de variantes de *Opuntia* con diferente grado de domesticación; estas variantes se cultivan, con intensidad variable, en agostaderos, milpas, huertos de traspatio o solares, y en plantaciones comerciales (Figueroa *et al.* 1980, Figueroa 1984, Colunga *et al.* 1986).

Los intentos por dilucidar el proceso de domesticación de *Opuntia* se iniciaron desde el siglo XX, al postularse posibles ancestros silvestres de *O. ficus-indica* (Britton y Rose 1937, Benson y Walkington 1965); posteriormente Bravo (1978) reconoció que la dimensión del problema era mayor y se planteó que para conocer la ascendencia de las numerosas variantes se requería combinar los conocimientos botánicos con los tradicionales. Varios autores se han propuesto contribuir a dilucidar este proceso, de manera que la presente revisión tiene como objetivo analizar el estado actual del conocimiento sobre la domesticación de *Opuntia*.

## ANTECEDENTES HISTÓRICOS

La relación de *Homo sapiens* L. con *Opuntia* se inició hace al menos unos 15.000 años, cuando los humanos al llegar al continente americano (Nemecek 2000) se encontraron con animales y plantas como las cactáceas, que crecían sólo en esta parte del mundo. La evidencia arqueobotánica hasta hoy conocida, de que las especies de *Opuntia* han formado parte de la dieta humana, se remontan a unos 9000 años antes del presente (Callen 1966). La caza y la recolección fueron comunes en el centro-norte de México hasta comienzos del siglo XVII, cuando las tribus nómadas del Altiplano Septentrional y del norte del Altiplano Meridional fueron sometidas o exterminadas por la sociedad colonial (Valdés 1995). Esta zona ha sido denominada Aridoamérica para distinguirla de la Mesoamérica sedentaria y agrícola (West y Augelli 1976). Para el siglo XVI, los cazadores y recolectores ya habían desarrollado un fino sistema de subsistencia, en el cual las especies de maguey, mezquite y nopal fueron los principales componentes (González 1978).

En Mesoamérica los grupos humanos evolucionaron culturalmente de practicar sistemas de caza y recolección a realizar sistemas de producción de cosechas de especies como el maíz y el frijol, pero también incluyeron plantas perennes como diversas especies de árboles, magueyes y nopales (González 1978). En lo que respecta a *Opuntia*, la culminación de ese proceso fue la domesticación de *O. ficus-indica* Mill. (L.) (Bravo 1978) y el cultivo de otras especies con menor grado de domesticación, como *O. streptacantha* Lem., *O. megacantha* Salm-Dyck y *O. amyclae* Tenore (especie ahora considerada *O. albicarpa* Scheinvar) (Dressler 1953, Bravo 1978, Muñoz 1998). La profunda relación de los mesoamericanos con el nopal quedó registrada en varios códices, esculturas y leyendas que incluyen a *Opuntia* como elemento principal (Sodi 1968). La unión de las dos grandes vertientes culturales prehispánicas (la de Aridoamérica y la de Mesoamérica) sucedió el 13 de julio de 1325, cuando un grupo de nómadas provenientes de Aridoamérica o del occidente del actual territorio de México, encontraron la señal profética para reconocer la tierra prometida. Esta señal era un nopal que crecía entre rocas y sobre el que se posaba una águila, que a su vez sostenía con una de sus patas una víbora, según la versión más difundida (Sodi 1968), o una tuna como símbolo del corazón humano, según otra versión (Dufétel 2002). En ese lugar los nómadas fundaron Tenochtitlán, que significa "donde el nopal silvestre" (Sodi 1968) o "lugar del tunal sobre la piedra" (Simeón 1999) o "el tunal divino donde está Mexitli" (Corona 2000), la cual luego llegaría a ser la capital del imperio azteca.

Los españoles que llegaron a México en el siglo XVI se encontraron gran riqueza de frutos de *Opuntia* en los huertos y en los mercados (Dressler 1953). Existen indicios de que, además de aprovechar los nopales que cultivaban en sus huertos, recolectaban frutos de poblaciones silvestres, como lo demuestra el hallazgo de semillas de *O. hyptiacantha* A. Web., *O. matudae* Scheinvar, *O. robusta* Wendl., *O. spinulifera* Salm-Dyck, *O. streptacantha* y *O. tomentosa* Salm-Dyck en un sitio arqueológico de 1800 años de edad en Teotihuacan (Scheinvar y González 1985).

## ETNOBOTÁNICA DE *OPUNTIA*

### Usos

A diferencia de los magueyes que tienen su diosa prehispánica (Mayahuel), no se ha identificado alguna deidad de los nopales. Sin embargo, los nopales se usaron en algunas ceremonias: el tallo seco era la leña sagrada para el Fuego Nuevo, y las flores el ornamento especial para adorar a la diosa otomí del agua *Acpaxapo* (Sodi 1968). A los corazones obtenidos en los sacrificios humanos se le llamaba *teonochtli* (tuna divina) o *cuauhnochtli* (tuna de águila) (Martín del Campo 1957). Los usos prehispánicos de las especies de *Opuntia* eran diversos. Los indios de Aridoamérica consumían principalmente tunas frescas durante tres meses, tiempo durante el cual sólo se dedicaban a la danza, pero también deshidrataban tunas que almacenaban para consumirlas meses después (Valdés 1995). El nopalito era preparado de muy diversas maneras: cocido, asado, crudo, combinado con verduras, semillas, carne (de mamíferos, aves o peces), con huevos del insecto *Axayacatl* (*Corixella texcocana* Jacz.) o con hormigas *Azcamolli* (*Liometopum apiculatum* Mayr) (Sodi 1968); los botones florales se consumían como verduras (Meyer y McLaughlin, 1981). Con la tunas se preparaba miel, queso de tuna y la bebida fermentada *nochoctli* (de *nochtli*, tuna y *octli*, vino o bebida fermentada) o colonche, como se le denominó en español (Martín del Campo 1957, Sodi 1968, Meyer y McLaughlin, 1981, Sánchez 1982). El nopal como medicina tenía aplicaciones desde el nacimiento, pues el mucilago mezclado con agua se daba a beber a la parturienta (Sahagún 2001). Para curar escoriaciones en pies, labios y manos el mucilago del nopal se mezclaba con grasa del insecto *Axocuillin* (*Coccus axin* Llave) y se aplicaba en las partes afectadas (Sodi 1968). La infusión de nopal se usaba para remediar los efectos alucinógenos de algunas plantas (Sodi 1968). El colorante o grana que se obtenía del insecto conocido como cochinilla (*Dactylopius coccus* Costa), se denominaba *nocheztli*, lo cual significa sangre de nopal (Martín del Campo 1957). El mucilago se usó para

fijar colores en los textiles y en los murales, para precipitar partículas suspendidas en el agua, como pegamento y en la argamasa que se usaba para unir adobes y para cubrir la pared levantada (Diguet 1928, Meyer y McLaughlin 1981, Sánchez 1982).

El nopal fue aceptado por los españoles de tal forma que su uso se afianzó en las poblaciones criollas y mestizas resultantes (Bye 1979). Durante la colonia aumentó el número de vegetales y tipos de carnes con los que los nopales se combinaron para hacer platillos (Sodi 1968). Al inicio de la evangelización del siglo XVI, en la versión jeroglífica del *Pater noster*, como medio mnemotécnico para dicha oración, se usó una bandera y un nopal, que se leían *pantli nochtli* (Sodi 1968). Desde la Colonia se venera en el cerro de San Andrés Reglita, Hidalgo, al Cristo del Nopal, y en El Mezquital, perteneciente al mismo estado, a Nuestra Señora del Nopal (Sodi 1968). Durante la colonia y el período independiente el nopal siguió usándose como medicina, en especial para disentería, erisipela, diabetes, amigdalitis y para dolores de cabeza, nariz y oídos; se continuó la cría de la cochinilla (Sodi 1968); se inició el uso del nopal como forraje en la ganadería (Flores y Aguirre 1979) y durante el siglo XIX se aprovecharon las peroxidasas del mucílago para desteñir el cabello humano (Sodi 1968). Aún a mediados del siglo XX era frecuente la conservación de la fruta con técnicas al parecer de origen prehispánico, como las “tunas pasadas” (rodajas deshidratadas de la fruta) y las “tunas aparceradas” (fruta enterrada en bancos de arena por seis meses), y también eran muy populares la miel y el queso de tuna, la melcocha y el colonche (Diguet 1928, Bye 1979, Figueroa 1984).

Muchos de esos usos aún perduran, aunque en forma decadente (Figueroa 1984, Meyer y McLaughlin 1981). Durante el siglo XX se agregaron usos nuevos, principalmente como materia prima para la industria de transformación (pulpa para papel, alcohol, azúcar, vinagre, potasa, ácido oxálico, fertilizante y aceite), en particular para elaborar cosméticos (champús, acondicionadores, jabones, cremas y lociones) (Corrales y Flores 2000).

### **Posible proceso y contexto de la domesticación**

Durante esa larga relación de los humanos con *Opuntia*, se puede suponer que la recolección continua y sistemática de los nopales favoreció el reconocimiento de plantas con características excepcionales (en el caso del fruto: forma y tamaño del mismo, sabor y textura de la pulpa, cantidad y dureza de las semillas, grosor de la cáscara y densidad de gloquidios; en el nopalito: forma, color, abundancia, precocidad, sabor, textura y firmeza; y en los joconostles:



cáscaras gruesas y ácidas). Luego, estas plantas pudieron ser sometidas a diferente grado de tolerancia, auspicio o cultivo *in situ* o en el ambiente doméstico; esto es, los individuos elegidos comenzaron a ser favorecidos en las propias nopaleras silvestres o en campos de cultivo derivados de ellas, para aprovechar sus productos, usarlos como sombra y guardar aperos, o a ser cultivados en los huertos de traspatio o solares (el solar es la vivienda rural, incluye la casa-habitación, áreas para guardar los aperos agrícolas, almacenar la cosecha, corral para que el ganado pernocte: también se incluye una área en donde se cultivan plantas, en los que comúnmente se mantienen poblaciones de *Opuntia*, entre otros géneros), o en épocas recientes, en forma intensiva en plantaciones comerciales, tal y como lo sugirieron Figueroa *et al.* (1980). En estos lugares, los clones de nopal escogidos (posibles mutaciones somáticas, híbridos y extremos de variación) han recibido las condiciones necesarias para su persistencia (por ejemplo, multiplicación, control de la competencia interespecífica, mejores condiciones de humedad y nutrición, protección contra depredadores y poda) (Colunga *et al.*, 1986). Dichas condiciones difícilmente se darían en su ambiente natural como para permitir ahí su continuidad (Figueroa *et al.* 1980, Pimienta y Ramírez 1999).

La recolección de materiales de *Opuntia* para autoconsumo en el Bajío guanajuatense (Colunga *et al.* 1986) se realiza en lugares cercanos a los asentamientos humanos, pero cuando la recolecta se planea para la venta, se buscan los parajes con mayor densidad de nopales. De junio a diciembre se recolectan tunas y de agosto a febrero los joconostles; de las variantes más apreciadas se procura la recolecta moderada y cuidadosa; algunas pencas de las plantas recolectadas se plantan en forma vertical para favorecer su arraigamiento. En el altiplano potosino-zacatecano la recolección de nopalitos, principalmente de *O. robusta*, se inicia desde los primeros meses del año y disminuye hacia julio-agosto; los recolectores de nopalito operan prácticamente sin restricción alguna, en apariencia anárquica, sin organización ni control (Figueroa *et al.* 1979, Figueroa 1984).

En el Bajío los nopales tolerados o fomentados en campos agrícolas en los cuales se cultiva tradicionalmente maíz de secano (milpas o huamites), se benefician de las prácticas agrícolas dirigidas a los cultivos anuales. En efecto, los nopales fomentados se escogen cuidadosamente, se plantan en la parte más apropiada del terreno, y se les beneficia con deshierbas, podas y control de plagas y enfermedades: las podas que reciben son más intensas que en las plantas toleradas, por el mayor tamaño de los cladodios y frutos de estos nopales. Las plantaciones de

nopal en los huamiles son para comercializar sus productos, y resulta necesario vivir cerca de ellas para atenderlas y vigilarlas de posibles robos (Colunga *et al.* 1986). En el huerto de solar y cercos vivos, los nopales espontáneos originales son gradualmente sustituidos casi en su totalidad por individuos de las variantes más apreciadas. En estas nopaleras la deshierba y control de plagas son más intensos y más específicos, las podas se realizan con mayor frecuencia, cuidado e intensidad, se “protegen” de los eclipses, y se les aplican cenizas, gallinaza, agua y pequeñas cantidades de estiércol y basura. En ocasiones, individuos nacidos de semilla en el huamil o en el agostadero se trasplantan al huerto con propósitos de evaluación (Colunga *et al.* 1986).

En los huertos de traspatio del altiplano potosino-zacatecano, Figueroa (1984) y Mauricio (1985) destacaron la riqueza de variantes de *Opuntia*, hasta 18 variantes en un mismo solar. Estas nopaleras de solar se delimitan generalmente con cercos vivos de nopal y maguey; aunque originalmente la nopalera se conforma como un huerto frutícola, el desarrollo de la planta, y la reproducción vegetativa incontrolada generan un huerto de aspecto caótico, que incluso dificulta el paso de la gente y animales. En estas nopaleras no se realizan labores culturales sistemáticas, pero por ser a la vez el corral del ganado, el granero y el almacén de pajas y frecuentemente también el espacio usado por la gente para defecar, reciben constantemente materia orgánica, así como agua de desperdicio de las labores domésticas o de la proporcionada a los animales domésticos (Figueroa 1984, Mauricio 1985, Colunga *et al.* 1986).

Las plantaciones comerciales modernas de nopal se iniciaron en México durante la segunda mitad del siglo XX (Mondragón 2001), esto es, unos 100 años después que en Sicilia, Italia (Barbera *et al.* 1992). En el altiplano potosino-zacatecano el establecimiento de las plantaciones comerciales implica una selección cuidadosa del terreno, su preparación (desmonte, si se va a usar por primera vez, aradura, rastreo, rallado y cercado), selección cuidadosa del material vegetativo (variante, edad, tamaño, sanidad, etc.), selección precisa de la fecha de plantación y de la forma de plantar. Posteriormente se vigila el enraizamiento de los cladodios y se reponen los nopales muertos; durante el crecimiento y producción de las plantas se realizan deshierbes y podas, y se aplican abonos, fertilizantes, pesticidas y, si es posible, riegos (Figueroa 1984, Savás 1995, Gallegos y Méndez 2000).

### **Nomenclatura de las variantes tradicionales**

En México el nombre común más extendido para el género *Opuntia* es el de nopal. Una versión indica que proviene del náhuatl *nopalli* que significa nuestra bandera (de *no*, nuestra y

*palli*, bandera), y la otra indica que de *nochpalli* (de *nochtli*, tuna y *palli*, cosa ancha, extendida, en alusión a los cladodios planos) (Martín del Campo 1957, Santamaría 1959). Además del náhuatl, en al menos 16 lenguas indígenas existe una palabra para nopal: *A'xittl* en totonaca, *Chog* en chinanteco. *Guichi* en zapoteca. *Héel* en seri, *Irá* en tarahumara, *Ixhkähä* o *Sāthä* en otomí, *Laponecadzol* en chontal, *Lo* en chinanteco, *Naabo* en mayo, *Nucá* en cora, *Nacarité* en huichol, *Ndi-tu* en cuicatleco, *Pak'un* en maya, *Paré* en purépecha, *Vindia* en mixteco y *Vishi-vishio* en zapoteca (Martínez 1979).

El nombre común actual de algunas especies proceden del náhuatl, como Cuijo (*O. cantabrigiensis* Lynch) de *cuixu*, lagartija pequeña, por extensión planta alta y flaca; Chamacuero (*O. tomentosa* Salm-Dyck. ), del náhuatl *chamauac*, grueso, en alusión a su cáscara gruesa; Güilanchi (*O. guilanchi* Griffiths) del *huilantli*, tullido, que anda a rastras (Santamaría 1959). Seguramente que la mayor parte de las especies de nopales tuvieron o tienen su nombre indígena, como *Tenochtli* o *Tzapotlnochtli* para *O. ficus-indica* o *Tecolonochnopalli* para *O. streptacantha* (Estrada 1989), pero en varios casos, tal y como sucedió con esta especie, prevaleció su nombre español Cardón, por su aspecto espinoso y corpulento.

En la actualidad, la nomenclatura de las variantes tradicionales es muy rica. Existen nombres comunes para los mismos nopales que se comparten entre regiones diferentes, como el Bajío guanajuatense y el Altiplano potosino-zacatecano (Anaranjado, Blanco, Cardón, Pachón, Sangre de Toro y Sanpedreña) (en todo el texto, el nombre de las variantes se escribe de acuerdo con Jones 1988), entre el Bajío y el Valle del Mezquital (Chamacuero) y entre las tres regiones (Joconostle) (Figuería 1984, Colunga *et al.* 1986, Rodríguez *et al.* 1987). Pero la mayor parte de los nombres son exclusivos para cada una de esas tres regiones. Los nombres masculinos (Amarillo, Sanjuanero, Cardón, etc.) por lo general se asignan a la planta y frecuentemente se le antepone la palabra nopal; los nombres femeninos (Amarilla, Sanjuanera, Cardona, etc.) se asignan a la fruta y es común que se mencione antes la palabra tuna. Existen precisiones, como la planta denominada Tuna Blanca, a la que nunca se le agrega la palabra nopal para no confundirlo con el Nopal Blanco, que es cultivado para nopalito (Colunga 1984).

Los nombres de los nopales son descriptivos de algún atributo destacado, como el color (Amarillo, Anaranjado, Morado y Rojo) o forma (Jarrilla, Larguito y Barrilito) del fruto; el sabor (Agridulce y Zorrillo) o consistencia (Masuda) de la pulpa; el sabor (Joconostle, por su acidez) o características destacadas de la cáscara (Chamacuero, por su grosor; Boludito, por los podarios

prominentes, etc.). También son frecuentes los nombres derivados de la época de maduración de los frutos (el Cuaresmeño madura en la época de la cuaresma; el Octubreño en octubre; y la Sanjuanera por el día de San Juan) o del lugar de su procedencia (Yurireña, de Yuriria. Guanajuato, Milpa Alta, de Milpa Alta. Distrito Federal y Paloalteña, de Palo Alto. Aguascalientes) (Figuroa 1984, Colunga *et al.* 1986, Rodríguez y Nava 1998).

Lo destacable en este respecto es que entre los campesinos de cada una de las regiones, los nombres de las variantes tradicionales están consensuados y en la mayor parte de los casos, se asignan inequívocamente a las plantas que les corresponden, lo cual implica que se reconocen los atributos etnobotánicos y morfológicos de cada una de ellas.

#### TÁXONES RELACIONADOS CON EL PROCESO DE DOMESTICACIÓN

Para la Dra. Helia Bravo (1978) la especie de nopal con mayor grado de domesticación es *Opuntia ficus-indica*. En efecto, de esta especie existen numerosos cultivares para el mayor número de formas de uso, ya sea por sus frutos (tunas) y cladodios tiernos (nopalitas) para consumo humano, o por sus cladodios desarrollados (pencas) como hospedante de la cochinilla de grana (*Dactylopius coccus*) o como forraje de herbívoros domesticados (Barbera *et al.* 1992). Britton y Rose (1937) postularon que la serie *Ficus-indicae* (compuesta por *O. ficus-indica*, *O. crassa* Haworth y *O. undulata* Griffiths) es parte de la serie *Streptacanthae*, pero la separaron de ésta sólo por carecer de espinas. Sin embargo, Berger (citado por Bravo 1978) afirmó que *O. ficus-indica* es sólo una forma sin espinas de *O. albicarpa*, en tanto que Benson y Walkington (1965) opinaron que lo es de *O. megacantha*. A su vez, Sosa y Acosta (1966) afirmaron que *O. albicarpa* y *O. megacantha* son la misma especie, dada su similitud citológica. Bravo (1978) destacó a *O. megacantha* como una especie con frutos comestibles grandes y agradables y numerosos cultivares; y que esta especie se hibridiza fácilmente con otros nopales, particularmente de la propia serie *Streptacanthae* (*O. hyptiacantha*, *O. joconostle* Weber, *O. lasiacantha* Pfeiffer, *O. spinulifera* y *O. streptacantha*) (Bravo 1978).

La cantidad de especies de *Opuntia* identificadas en relación con el proceso de domesticación aumentó considerablemente después de los trabajos de Figuroa (1984) y Colunga *et al.* (1986). Estos últimos autores reconocieron 82 variantes en una zona del Bajío mexicano, las cuales asignaron a 13 especies con certeza, cinco especies con dudas (*affinis*) y dos supuestos híbridos (Tabla 1); los táxones con mayor cantidad de variantes fueron *O. megacantha* y *O. aff. joconostle*. Por su parte, en el trabajo de Figuroa (1984) se reconocieron 80 variantes no

Tabla 1. Táxoncs y el número de variantes de *Opuntia* en Valle de Santiago, Guanajuato (Tomado de Colunga 1984).

Serie	Táxoncs	Núm. de variantes	Nombres de las variantes
Elatiores	<i>O. aff. fuliginosa</i>	1	Viudita
Ficus-indicae	<i>O. ficus-indica</i>	5	Amarilla sin Espinas, Cenizo, Manzana sin Espinas, Morada y Nunca Vista
	<i>O. undulata</i>	2	Burrióna y Yurireña
	<i>O. crassa</i>	1	Sandía
Leucotrichae	<i>O. aff. leucotricha</i>	2	Jocotuna Blanca y Peludita
Macdougalinae	<i>O. atropes</i>	3	Nopal Blanco Chico, Nopal Blanco Espada y Nopal Blanco Grande
	<i>O. jaliscana</i>	1	Gigante
	<i>O. aff. jaliscana</i>	3	Chamacuerito, Duraznillo y Verija de Chepa
	<i>O. aff. velutina</i> var. <i>macdougalinae</i>	2	Boludito y Cardona Cimarrona
Robustae	<i>O. robusta</i> var. <i>larreyi</i>	2	Camuesa Alargada y Camuesa Redonda
	<i>O. robusta</i> var. <i>robusta</i>	1	Camuesa Cimarrona
Streptacanthae	<i>O. joconostle</i>	3	Joconostle Agrío, J. Colorado y J. Cuaresmeño
	<i>O. aff. joconostle</i>	14	Joconostle Amarillo, J. Anaranjado, J. Anaranjado Chico, J. Barrilito-1, J. Barrilito-2, J. Blanco, J. de Burro-1, J. de Burro-2, J. de Burro de Rincón de Parangueo, J. Cenizo, J. Chaveño, J. Chapeadito, J. Cuerdo y J. Liso.
	<i>O. hyptiacantha</i>	3	Lisita, Peralteña y Sotaleña
	<i>O. lasiacantha</i>	4	Joconostle Ahuevado, J. Anaranjado, J. Blanco y J. Perón
	<i>O. megacantha</i>	12	Agridulce, Amarillo con Espinas, Apastillada Bajita, Apastillada Silvestre, Apastillada Subida, Jitomatilla Grande, Languano, Manzana con Espinas, Piltrillo, Sanjuaneña, Sanpedreña y Tuna blanca
	<i>O. megacantha</i> x <i>O. streptacantha</i>	2	Anaranjado y Conguito
	<i>O. streptacantha</i>	5	Cardona, Hartona, Jocotuna Morada, Sangre de Toro Cimarrón y Sotaleña Cimarrona
	<i>O. streptacantha</i> x <i>O. hyptiacantha</i>	4	Nopal de Puerco, Platero, Sangre de Toro y Torito
Tomentosae	<i>O. tomentosa</i>	12	Aguamielilla, Ceniza, Chiquihuitilla, Huesuda, Giganta, Jitomatilla, Negrita, Nopal Doroteo, Pachona, Peludita, Zarquita y Zorrillo
	Total	82	

identificadas taxonómicamente, más las especies *O. cantabrigiensis*, *O. chavena* Griffiths, *O. cochineria* Griffiths, *O. ficus-indica*, *O. guilanchi*, *O. joconostle*, *O. leucotricha* De Candolle, *O. pachona* Griffiths, *O. rastreña* Weber, *O. robusta* y *O. streptacantha*. Así, en el análisis de

domesticación del género, de sólo considerarse como importantes a los integrantes de las series Ficus-indicae y Streptacanthae, se pasó a incluir especies de las series Dillenianae, Elatiores, Leucotrichae, Macdougalianae, Phaecanthae, Robustae y Tomentosae.

## GRADOS DE DOMESTICACIÓN

A) ser la domesticación un proceso evolutivo. en las regiones donde ha tenido lugar, es posible localizar poblaciones de plantas y animales con diferentes grados de asociación con los humanos, esto es, elementos de un gradiente de diferenciación morfológica que va desde las variantes idénticas a las silvestres, a las variantes totalmente domesticadas. Pero este proceso evolutivo no es unidireccional ni determinístico, por lo que en los procesos de domesticación de plantas se localizan poblaciones difíciles de reconocer como auténticamente espontáneas o domesticadas (Harris 1989). Una planta o animal totalmente domesticado es completamente dependiente del hombre para sobrevivir; por lo tanto, la domesticación implica un cambio en la adaptación ecológica, y ésta usualmente se encuentra asociada a diferenciación morfológica (Harlan 1992). Así, resulta fundamental el reconocimiento del o de los ambientes de domesticación, sus peculiaridades físicas y bióticas y su grado de humanización.

Para el reconocimiento de grados de domesticación de *Opuntia*, Figueroa *et al.* (1980) agruparon las variantes reconocidas tradicionalmente en: a) espontáneas o propias de ambientes poco humanizados (nopaleras silvestres o agostaderos); b) de solares; y c) de plantaciones comerciales. Posteriormente, Colunga *et al.* (1986) y Rodríguez y Nava (1992) reconocieron variantes tradicionales correspondientes a ambientes con características intermedias entre esos tres tipos básicos.

Para el Altiplano Potosino-Zacatecano, Figueroa (1984), Mauricio (1985), Orea (1986) y Rodríguez y Nava (1998) han registrado las variantes tradicionales de *Opuntia* de los tres ambientes básicos esto es, en nopaleras silvestres, nopaleras de solar y nopaleras en plantaciones comerciales (Tablas 2 y 3).

En el Bajío destaca *O. megacantha* como la especie con variantes en todos los ambientes de domesticación reconocidos, mientras que *O. streptacantha* sólo las presenta como poblaciones de monte; también cabe señalar que las tres especies de la serie Ficus-indicae (*O. ficus-indica*, *O. crassa* y *O. undulata*) junto con *O. robusta* var. *larreyi* sólo existen plantadas en los huertos, estos cuatro táxones carecen de espinas (Tabla 4).

Para el Valle Alto del Mezquital, en el estado de Hidalgo, Rodríguez *et al.* (1987) registraron 26 variantes tradicionales de *Opuntia* de solar, pero ninguna la relacionaron con alguna entidad taxonómica reconocida: *Bäst'ä*, Chamacuero, *Demxi-kähä*, *Dogju-kähä*, *Donza ixkähä*, *Hintuani-kähä*, *Ix-kähä*, *Jidri-kähä*, *Kähä-mi'ño*, *Kähä-kähä*, *K'as-kähä*, *Megja-kähä*, *Mboho-kähä*, *Mondu-kähä*, *Njunxi*, *Nonda-kähä*, *Nunu-kähä*, *Pep'ni*, *T'axä-kähä*, *T'sebe-kähä*, *Ts'iba-kähä*, *Ua*, *Us'mini* y *Xim-bäst'ä*.

Tabla 2. Especies y variantes de *Opuntia* el altiplano potosino-zacatecano (Figuroa 1984, Mauricio 1985, Orea 1986, Rodríguez y Nava 1998).

---

**Especies en nopaleras silvestres:**

*O. cantabrigiensis* o Cuijo, *O. chavena*, o Chaveño, *O. cochineri* o Cochineri, *O. guilanchi*, *O. hyptiacantha*, *O. joconostle*, *O. leucotricha* o Duraznillo, *O. pachona*, *O. rastrera* o Rastrero, *O. robusta* o Tapón y *O. streptacantha* o Cardón

---

**Variantes en nopaleras silvestres sin reconocimiento taxonómico:**

Amarilla Naranjita, Amarilla Plana, Amarilla San Nicolás, Bayito Penca Grande, Blanca las Trojes, Blanca Plana, Brígido, Cacalote, Cagón, Caidillo, Cambray, Cardón Blanco, Cardón Chatito o Chinchilla, Cardón Durazno o Cardón Negrito, Ceniza, Chiquihuitilla o Huesuda, Chivo, Coloradito, Coyotillo, Cuaresmeño, Cuatralva, Erizo, Gato, Huevo de Gato, Jarrilla, Jocoquillo, Larguito, Lobito, Mantequilla Blanca, Masuda Roja, Meloncillo, Meloncillo Memelo, Meloncillo Rosa, Morada Villa Hidalgo, Negrito, Pachón Blanco, Pachón Cimarrón o Pachón Castaño, Piniche, Quebradillo, Rastrero Duraznillo, Rebusco, Redonda, Redonda Coral, Roja Cereza, Rubio y Tapón Bayito

**Variantes tradicionales en nopaleras de solar sin reconocimiento taxonómico:**

Amarilla China, Amarillo Carretero, Amarillo Sanjuanero, Amarillo Tuna Anaranjada, Amarillo Venadero, Apastillado, Blanca de Agua, Blanca Dura, Blanca Mieluda, Blanca San José, Blanco Chinchilla, Blanco Corriente, Blanco Débil, Blanco Manso, Blanco Pepino, Blanco Pescuezón, Blanco Resistente, Blanco Sanjuanero con Espinas, Pelón Tuna Roja, Blanco Sanjuanero sin Espinas, Pitayo, Blanco Teco, Blanco Tuna Roja, Bola de Masa, Camueso Legítimo, Camueso Redondo, Camueso Tuna Anaranjada, Camueso Tuna Blanca, Camueso Tuna Morada o Moradilla, Tapón de Castilla, Camueso Tuna Roja, Cardón Amarillo, Chapeado de Castilla, Chapeado Rojo, Colonche, Colorado, Curra, Estanzueño, Fafayuco Globoso, Fafayuco Legítimo, Jarrilla Amarilla, Melón, Mieloso o Jagüño, Morada La Blanca, Morado, Mulato, Pachón de Castilla, Pelón Blanco, Pelón Rojo Sandía, Pelón Tuna Blanca, Rojo Dulce, San José, Sandío, Sanmigueloño, Sanpedreña, Septiembre, Tapón Blanco, Tenagueño o Andreseño, Trompo,

**Variantes en plantaciones comerciales sin reconocimiento taxonómico:**

Amarilla, Burrón, Cristalina, Chapeado, Fafayuco, Mexital, Papantón, Pepinillo, Pico Chulo, Reina, Roja Gorda y Verdulero Huarachón

---

Todo indica que las plantaciones comerciales modernas existentes en varios estados de México, se establecieron con material vegetativo de las variantes o cultivares tradicionales más destacadas de los huertos de traspatio. La elección de variantes para este propósito debió ser muy

rigurosa: producción alta, muy adaptables y resistentes a estreses ambientales y a los herbívoros, pero sobre todo con las cualidades demandadas por el mercado urbano (Figueroa *et al.* 1980, Pimienta y Muñoz 1995). En las plantaciones comerciales del país se han registrado 22 cultivares de nopal tunero, ocho de nopal verdulero y tres de joconostle (Tabla 5). De los nopales tuneros sólo se tiene certeza de la identidad de las variantes Alfajayucan, Burrón, Cristalina y Reina como correspondientes a *O. albicarpa*; la mayor parte de los nopales para nopalito pertenecen a *O. ficus-indica*, y los joconostles a *O. matudae* y *O. oligacantha* Förster (Tabla 3).

Tabla 3. Variantes tradicionales de *Opuntia* en relación con diferentes ambientes en tres regiones de México.

Región	Tipos de poblaciones (número de variantes)	Fuente
Bajío (Valle de Santiago, Gto.)	Del monte o silvestres (11)	Colunga <i>et al.</i> (1986).
	Toleradas o fomentadas en el huamil (16)	
	Plantadas en el huamil (14)	
	Cerco vivo (3)	
	De huerto o solar (13)	
Altiplano potosino-zacatecano (en varios municipios)	Nopaleras silvestres (47)	Figueroa (1984), Mauricio (1985), Orea (1986), Rodríguez y Nava (1998).
	Nopaleras de solar o huerto de traspatio (59)	
	Nopaleras en plantaciones comerciales (12)	
Valle Alto del Mezquital (Cardonal, Hgo.)	Nopaleras de solar (26)	Rodríguez <i>et al.</i> (1987)

## SÍNDROMES DE LA DOMESTICACIÓN

Las características generales de las plantas muy humanizadas (reducción de la habilidad competitiva interespecífica, gigantismo de algunos órganos de interés, mayor variabilidad morfológica, supresión de los procesos naturales de dispersión, eliminación de estructuras o sustancias de defensa, reducción o pérdida de la fertilidad seminal en variantes de reproducción vegetativa, cambios de hábitos y respuestas al fotoperiodo, pérdida del letargo y germinación rápida y homogénea, procesos de autocompatibilidad, etc.), han sido reconocidas como resultado de procesos complejos de selección artificial. A estas características en conjunto Hawkes (1983) denomina síndrome de domesticación, el cual por supuesto difiere según la naturaleza de la planta, los motivos para su domesticación y las características naturales y culturales del ambiente de domesticación.



En contraste con las variantes espontáneas, de ambientes casi naturales, las poblaciones de *Opuntia* que crecen en los ambientes humanizados, como los solares, son más susceptibles a depredación, competencia, plagas y enfermedades, responden mejor a suelos profundos sin pedregosidad, sus frutos y cladodios son más grandes, fructifican a edad más temprana y más pronto en el año, tienen menor proporción de semillas normales, y requieren cuidados y “el calor de gente y animales” (Colunga 1984). En las nopaleras de solar se ha medido mayor variación en el color y peso de la cáscara y la pulpa, y en la cantidad y tipo de semilla, que en las poblaciones espontáneas o en plantaciones comerciales (Pimienta y Ramírez 1999). En general, en el Bajío

Tabla 4. Cantidad de variantes tradicionales de *Opuntia* en Valle de Santiago, Gto., en relación con cinco ambientes (Colunga *et al.*, 1986).

Ambiente	Especies	Número de variantes
Monte o poblaciones silvestres en el agostadero	<i>O. tomentosa</i>	3
	<i>O. megacantha</i>	2
	<i>O. joconostle</i>	2
	<i>O. lasiacantha</i>	1
	<i>O. aff. Jaliscana</i>	1
	<i>O. aff. fuliginosa</i>	1
	<i>O. aff. leucotricha</i>	1
Toleradas o fomentadas en el huamil	<i>O. joconostle</i>	4
	<i>O. megacantha</i>	3
	<i>O. streptacantha</i>	3
	<i>O. tomentosa</i>	3
	<i>O. aff. velutina</i>	2
	<i>O. aff. jaliscana.</i>	1
Plantadas en el huamil	<i>O. joconostle</i>	4
	<i>O. atropes</i>	3
	<i>O. streptacantha</i>	3
	<i>O. hyptiacantha</i>	2
	<i>O. lasiacantha</i>	1
	<i>O. megacantha</i>	1
Cultivadas en los linderos como cerco vivo	<i>O. megacantha</i>	3
Cultivadas en huerto o solar	<i>O. megacantha</i>	5
	<i>O. ficus indica</i>	3
	<i>O. undulata</i>	2
	<i>O. robusta var. larreyi</i>	2
	<i>O. crassa.</i>	1

Tabla 5. Cultivares de *Opuntia* registrados en las plantaciones comerciales de México

Cultivares	Estados donde se cultiva	Referencias
<b>Para fruto</b>		Flores <i>et al.</i>
Alfajayucan	Hgo. y Méx.	1995,
Amarilla Huesona	Jal. y Zac.	Fernández <i>et al.</i> 2000,
Amarilla Monteza	Ags., Jal., Gto., S.L.P. y Zac.	Gallegos y
Burrona	Ags., Gto., Jal., Qro., S.L.P. y Zac.	Méndez
Blanca de la Gavia	N.L. y S.L.P.	2000
Blanca San José	Zac.	
Cristalina	Ags, Gto., Jal., Pue., S.L.P. y Zac.	
Chapeada	Jal., S.L.P. y Zac.	
Esmeralda	Gto. y Qro.	
Fafayuco	Ags. y Zac.	
Gavia	S.L.P.	
Miquihuana	S.L.P. y Tamps.	
Morada	Ags.	
Naranjona	Jal., S.L.P. y Zac.	
Papantón	Zac.	
Picochulo, Naranjona o Apastillada	Ags., Jal. y Zac.	
Reina	Hgo., Gto., Mex., Pue., Qro., S.L.P. y Zac.	
Roja Lisa	Gto., Jal., S.L.P. y Zac.	
Rubí Reina	S.L.P. y Zac.	
San Martín	Hgo. y Méx.	
Torreoja	Ags., Jal. y Zac.	
Villanueva	Pue.	
<b>Para nopalito</b>		Flores 2001
Atlixco	Pue	
Blanco	Mich.	
Negro	Mich.	
Copena VI*	B.C., Hgo., Gto. y Mex.	
Copena FI*	B.C., Méx., Pue. y Tlax.	
Milpa Alta	D.F. y Mor.	
Moradilla	Méx.	
Polotitlán	Méx.	
<b>Para joconostle</b>		Scheinvar
Cuaresmeño Colorado, Cuaresmeño	Méx.	1999
Blanco y Chivo		

\*Las variantes Copena (acrónimo derivado de Colegio de Postgraduados de la Escuela Nacional de Agricultura) se han ostentado como cultivares mejorados por métodos fitotécnico, pero esto nunca se ha acreditado, por lo que probablemente sólo constituyen variantes tradicionales o segregantes destacados de sus cruza simples.

las variantes cultivadas en el huamil presentan características más acordes con las preferencias y necesidades directas de los campesinos (autoconsumo), lo cual en los nopales tuneros, equivale a color rojo y sabor más dulce del fruto, así como un periodo más amplio de producción (Colunga

*et al.* 1986). Las presiones de selección artificial en las variantes tuneras en el Bajío son para favorecer frutos de color rojo o amarillo, grandes, dulces, muy succulentos y de pulpa consistente; con mayor proporción pulpa/cáscara y pulpa/semillas, cicatriz floral poco profunda, sin pedúnculo y semillas pequeña; sin espinas ni gloquidios, y con cáscara gruesa (Colunga *et al.* 1986).

En el altiplano potosino los frutos de los cultivares Blanca y Burróna, los más apreciados con fines comerciales y que se plantan en grandes extensiones de secano, son más pesados (de 202.81 a 239.52 g) que los frutos de las especies silvestres *O. hyptiacantha* y *O. streptacantha* (de 59.15 a 71.67 g) (Peralta 1983; Mauricio 1985). Además, las variantes cultivadas presentaron más semillas totales (9.71 g) que las silvestres (2.07 g) (Peralta 1983). Asimismo, en dichos cultivares tradicionales se registró el mayor peso de semillas abortivas (0.16 g), y en *O. streptacantha* el menor peso de estas semillas (0.005 g), pues su número fue mayor en los cultivares que en las especies silvestres (Mauricio 1985). La dulzura es importante como un atributo de calidad del fruto, pero su relación (en grados Brix) con el grado de domesticación de las variantes, de acuerdo con el grado de humanización de sus ambientes respectivos, no fue lineal. Así, entre los cultivares se encontraron tanto las mayores cantidades de sólidos solubles (Anaranjada, 16.93; Roja, 15.86) como los menores (Pachóna, 10.4; Burróna, 11.51), y entre ambos extremos se situaron las variantes silvestres (Peralta 1983, Mauricio 1985). Esta tendencia se repitió cuando los cultivares y las variantes silvestres se desarrollaron en ambientes homogéneos de plantaciones experimentales (Valdez *et al.* 1996) lo que indica que la dulzura es un atributo con gusto variable y propio de cada variante. En lo que respecta al color de los frutos, en las variantes cultivadas tienden a predominar los colores verde-claro, amarillo-castaño y rojo-púrpura; en cambio, en las nopaleras espontáneas, la mayoría de las variantes producen frutos de color rojo-púrpura (Pimienta y Ramírez 1999).

En los frutos ácidos o joconostles el síndrome de la domesticación se manifiesta en frutos de tamaño mayor; alta proporción cáscara/pulpa; cáscara gruesa, ácida y consistente; y semillas con envolturas funiculares poco hidratadas (Colunga *et al.* 1986). En lo que se refiere a los órganos vegetativos, en los nopalitos las presiones de la selección artificial parecen orientarse hacia la presencia de tomento sólo en el caso de *O. atropes*, y en general al color verde claro, poco grosor y mucílago, vasos poco fibrosos, espinas escasas y erectas, podarios prominentes y

oxidación lenta después de cortados. Mientras que en los cladodios maduros la tendencia ha sido hacia mayor longitud, anchura y tamaño de las aréolas (Tabla 6) (Colunga *et al.* 1986).

## DISCUSIÓN

El género *Opuntia* ha estado estrechamente relacionado con la evolución cultural en México; así, cada uno de los períodos reconocibles de su relación con *Homo sapiens*, es posible asociarlo con alguna de las principales etapas históricas del país. En efecto, en la fase cazadora recolectora, la sobrevivencia de muchos de los primeros grupos humanos dependió del desarrollo oportuno de un sistema de subsistencia muy adaptado, en el que la recolección y uso de *Opuntia*, *Agave* y *Prosopis* fue primordial (González 1978). Para el período agrícola hay evidencias de algún grado de domesticación de *O. albicarpa* y la domesticación plena de *O. ficus-indica* (Bravo 1978). Cuando nuestro país fue conquistado por los españoles, *O. ficus-indica* fue parte de la contribución de biota domesticada que México hizo al mundo. Durante el siglo XVII se estableció la política de fundar pueblos y comunidades (Cavazos 1999), especialmente al norte de las fronteras de Mesoamérica, y *Opuntia* fue importante en la humanización de los nuevos asentamientos, como uno de los principales componentes de los nacientes huertos de traspatio.

Tabla 6. Diferencias medias en algunas características morfológicas de variantes silvestres y domesticadas de *Opuntia* (Con base en Colunga *et al.* 1986).

Atributos	Silvestres <sup>1</sup>	Domesticadas <sup>2</sup>
Longitud del cladodio (cm)	30.05	37.96
Anchura del cladodio (cm)	16.63	21.58
Longitud de aréola (mm)	0.34	0.38
Anchura de aréola (mm)	0.24	0.26
Aréolas/cm <sup>2</sup>	0.11	0.07
Peso del fruto (g)	35.71	239.52
Peso de la pulpa (g)	160.21	12.84
Número total de semillas	431	96
Semillas abortivas (%)	33.7	1.0
Color de fruto	Rojo	Verde
Grosor de cáscara	Delgada	Gruesa

<sup>1</sup>*O. streptacantha*, *O. hyptiacantha* y *O. megacantha*

<sup>2</sup>*O. ficus-indica*, *O. undulata* y *O. crassa*

Así, los huertos de traspatio gradualmente se convirtieron en la síntesis del esfuerzo de generaciones de recolectores, quienes reconocieron y luego acopiaron lo más útil o más atractivo

de las extensas nopaleras, proceso que continuó durante los siglos de la colonia y el México independiente. A partir de los años cincuenta del siglo XX, de esos solares se derivó el material vegetativo de las variantes de *Opuntia* elegidas para ir conformando las más de 50,000 ha de plantaciones comerciales de nopal tunero (Gallegos y Méndez 2000) y 10,500 ha para producir nopalito (Flores 2001).

Durante la primera mitad del siglo XX, la discusión sobre la domesticación de *Opuntia* se centró en especular sobre el ancestro de *O. ficus-indica*. Luego, Bravo (1978) señaló que al respecto se debían considerar las especies de la serie Streptacanthae, como *O. hyptiacantha*, *O. lusiacantha*, *O. megacantha* y *O. streptacantha*, por presentar algún grado de domesticación, aunque el interés continuaba centrado en establecer cuál de las especies de dicha serie era el ancestro silvestre de *O. ficus-indica*. La dimensión del problema cambió cuando la cantidad de especies involucradas en la domesticación de *Opuntia* aumentó considerablemente, pues Figueroa (1984) y Colunga *et al.* (1986) agregaron otras 13 especies con algún grado de humanización: *O. atropes*, *O. cantabrigiensis*, *O. cochinerana*, *O. crassa*, *O. chavena*, *O. guilanchi*, *O. joconostle*, *O. leucotricha*, *O. pachona*, *O. rastrera*, *O. robusta*, *O. tomentosa* y *O. undulata*, y otras dos dudosas (*O. fuliginosa* y *O. velutina*). El problema se hizo aun más complejo cuando con el registro parcial de varios autores (Figueroa 1984, Mauricio 1985, Colunga *et al.* 1986, Orea 1986, Rodríguez *et al.* 1987, Rodríguez y Nava 1998), se pudo integrar una lista de unas 144 variantes tradicionales de *Opuntia*, la mayoría localizada en huertos de traspatio. El grado de complejidad del problema se aprecia en la imposibilidad de identificación taxonómica confiable de la mayoría de estas variantes; por ello, sólo se han registrado sus nombres comunes y para algunas de ellas se prepararon especímenes de herbario (Figueroa 1984, Colunga *et al.* 1986), fotografías y descripciones (Rodríguez y Nava 1998). Es posible que una de las limitaciones para solucionar las dificultades taxonómicas de este género señaladas por Bravo (1978), Britton y Rose (1937) y Puente (1992) entre otros, radique en suponer que las únicas fuerzas que han influido en la evolución del género, sean las relacionadas con la selección natural, pues se ha obviado reconocer el papel sobresaliente que ha tenido la selección artificial, como se evidencia en la existencia de estas numerosas variantes tradicionales. De hecho Bravo (1978) ya había reconocido la importancia de considerar en el análisis taxonómico el papel de la domesticación, pues afirmó que los táxones de la serie Streptacanthae han originado híbridos naturales, y por el cultivo, a muy numerosas variedades y formas hortícolas, y que "... el conocimiento de la ascendencia de estas entidades, en relación con las especies que les dieron origen, es muchas

veces difícil de precisar y demanda una investigación especial en la que, a los amplios conocimientos del botánico especialista, se aunarán los muy atinados y acuciosos de los campesinos." Así, queda claro que acercarse a la comprensión del proceso de la domesticación de *Opuntia* será aproximarse a la solución de su problema taxonómico.

En este análisis de la relación entre *Homo* y *Opuntia*, se debe examinar con particular cuidado la participación del grupo otomí en el proceso de domesticación del nopal. Es posible que este grupo de agricultores y domesticadores sobresalientes, que en su momento vivió entre las culturas mesoamericanas y aridoamericanas, y que en el siglo XVII participó en la colonización del norte de México (Carrasco 1979, Soustelle 1993), haya jugado un papel importante, tanto en la domesticación, como en la dispersión de las variantes de *Opuntia* a diversos lugares del altiplano meridional.

Con la incorporación de mayor cantidad de variantes tradicionales pertenecientes a otras especies de *Opuntia* al análisis de la domesticación, fue indispensable considerar los ambientes de domesticación en los cuales esas variantes se desarrollaban. De todos los ambientes de domesticación de *Opuntia*, el que contiene la mayor riqueza de variantes es el solar, con 59 variantes exclusivas de ese ambiente en el altiplano potosino-zacatecano, 26 en el Valle Alto del Mezquital y 13 en el Bajío; les siguen en riqueza las nopaleras silvestres con 11 variantes tradicionales en el Bajío y 47 en el altiplano potosino-zacatecano. Estos datos confirman que huerto de solar es el lugar donde se ha materializado y sintetizado el esfuerzo y conocimiento de generaciones de recolectores y cultivadores; de estos solares han surgido las variantes de las plantaciones comerciales actuales y aún contienen la reserva de variantes disponible para satisfacer inmediatamente las demandas diferentes de nuevos mercados. Pero también constatan la importancia de *O. megacantha*, pues al menos en el Bajío (Colunga *et al.* 1986), es la única especie con variantes en todos los ambientes de domesticación; en contraste, las tres especies de la serie *Ficus-indicae*, junto con una subespecie de la serie *Robustae*, son exclusivas de los ambientes más humanizados, lo cual concuerda con la propuesta de que *O. ficus-indica* es la especie con mayor grado de domesticación.

La gran riqueza de variantes tradicionales existente, permite postular que las especies de *Opuntia* han sido fáciles de domesticar, pero parece más probable la explicación derivada de un proceso de interacción humana muy prolongado, sobre millones de hectáreas de nopaleras silvestres, con fuerte flujo genético inter e intrapoblacional, y respaldado por los solares como

áreas de acopio, conservación y dispersión de variantes sobresalientes. Para explicar los procesos de domesticación de plantas ha sido necesario distinguir básicamente dos modelos: vegecultura y seminicultura o espermacultura (Harlan 1992, Harris 1968). La seminicultura explica la domesticación de plantas propagadas por semillas, mientras que la vegecultura refiere cómo surgió y se desarrolló la domesticación de plantas propagadas vegetativamente. En general, el modelo de la seminicultura ha sido más utilizado para las plantas anuales, principalmente cereales, mientras que la vegecultura se ha propuesto para plantas perennes, tanto geófitas como fanerófitas (Harlan 1992). Harlan (1992) menciona que en las plantas propagadas vegetativamente con facilidad, como es el caso de *Opuntia*, la domesticación suele ser instantánea. Es decir, una vez que se encuentra una planta con características sobresalientes (por su calidad, fenología, rareza o complementaridad), puede ser recolectada y propagada y el cultivar se desarrolla inmediatamente. La facilidad y rapidez con la cual estas plantas se dispersan ha hecho suponer que la vegecultura sea más antigua que la seminicultura (Harlan 1992).

En relación con los síndromes de domesticación, claramente destacan las dos principales causas aplicables a *Opuntia*: para fruto y para nopalito. El primer caso debe ser subdividido en frutos ácidos, de cáscara gruesa y succulenta y poca pulpa (joconostles), y en frutos dulces, de cáscara delgada y mucha pulpa (tunas). Es de notar la falta de información en relación con otros posibles síndromes de domesticación, como podrían ser las modificaciones asociadas a su uso desde tiempos prehispánicos, como hospedante de la cochinilla productora de la grana o colorante granate, y las más recientes, desde los tiempos de la colonia, relacionadas con el uso de *Opuntia* como forraje para rumiantes domésticos.

La característica que indica el extremo de domesticación de una especie o variante, es su dependencia de los humanos y sus agrohábitats para poder sobrevivir. Esta característica es evidente en la vulnerabilidad de *O. ficus-indica* en ambientes desprotegidos, expuesta a la herbivoría de animales silvestres y domésticos. Sin la protección humana, esta especie difícilmente cumpliría su ciclo biológico.

## CONCLUSIONES

La especie con el mayor grado de domesticación es *O. ficus-indica*.

Otras especies con algún grado de domesticación pueden ser: *O. albicarpa*, *O. atropes*, *O. cantabrigiensis*, *O. cochineria*, *O. crassa*, *O. chavena*, *O. fuliginosa*, *O. guilanchi*, *O. hyptiacantha*, *O. joconostle*, *O. lasiacantha*, *O. leucotricha*, *O. megacantha*, *O. pachona*, *O. rastrera*, *O. robusta*, *O. streptacantha*, *O. tomentosa*, *O. undulata* y *O. velutina*.

Existen al menos 144 variantes tradicionales de *Opuntia* sin reconocimiento taxonómico formal, con diferente grado de domesticación, asociadas a varios tipos de ambientes antrópicos con distinto grado de humanización.

El análisis taxonómico del género *Opuntia* ha sido insuficiente porque hasta ahora se ha excluido el papel de la selección artificial.

El grupo humano otomí tiende a aparecer como protagonista en la domesticación de *Opuntia*.

La domesticación instantánea ha sido probablemente la más importante en *Opuntia*.

La domesticación de *Opuntia* se ha dirigido hacia fruto (tunas y joconostles) y verdura (nopalito), pero se desconoce el síndrome de domesticación asociado al uso del género como hospedante de cochinilla, y el probable relacionado con su uso forrajero.

#### LITERATURA CITADA

- Anderson, E.F.**, 2001. The Cactus Family. Timber Press, Portland, Oregon. USA.
- Barbera G., F. Carimi y P. Inglese.** 1992. Past and present role of prickly pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller, Cactaceae) in the agriculture of Sicily. *Economic Botany* 46:10-22.
- Benson L. y D. L. Walkington.** 1965. The southern Californian prickly pear invasion, adulteration and trial-by-fire. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 52:262-273.
- Bravo H. H.** 1978. Las cactáceas de México. 2a Ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. México.
- Britton N. L. y J. N. Rose.** 1937. The Cactaceae. 2nd Ed. Carnegie Institution of Washington (Dover Reprint, 1963). New York, Estados Unidos de América.
- Bye R. A.** 1979. An 1878 ethnobotanical collection from San Luis Potosí: Dr. Edward Palmer's first major mexican collection. *Economic Botany* 33:135-162.
- Callen E. O.** 1966. Analysis of the Tehuacan coprolites. Pág. 261-289. *En: D.S. Byers (Ed.) The prehistory in Tehuacan Valley. 1. Environment and subsistence.* University of Texas. Austin, Texas, Estados Unidos de América.
- Carrasco P. P.** 1979. Los otomíes, cultura e historia prehispánica de los pueblos mesoamericanos de habla otomiana. Gobierno del Estado de México. Toluca, Méx. México.
- Cavazos G. I.** 1999. Los tlaxcaltecas en la colonización de Nuevo León. El Colegio de San Luis y Gobierno del Estado de Tlaxcala. San Luis Potosí, S.L.P. México.
- Colunga G.M. P.** 1984. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío guanajuatense. Tesis de maestría, Centro de Botánica, Colegio de Postgraduados, Chapingo, Méx. México.
- Colunga G.M. P., E. Hernández X. y A. Castillo.** 1986. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío guanajuatense. *Agrociencia*



65:7-49.

- Corona N. J.** 2000. México-Tenochtitlan. Pág. 5339. *En*: A. Lafuente y S. Negrete. Coords., Enciclopedia de México. México, D.F. México.
- Corrales G. J. y C. A. Flores V.** 2000. Tendencias actuales y futuras en el procesamiento del nopal y la tuna. Centro de Investigaciones Económicas Sociales y Tecnológicas de la Agroindustria y la Agricultura Mundial, Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx., México.
- Diguet L.** 1928. Les cactacées utiles du Mexique. Archives d'Histoire Naturelle. Paris. Francia.
- Dressler R. L.** 1953. The pre-columbian cultivated plants of Mexico. Botanical Museum Leaflets Harvard University 16:115-172.
- Dufétel D.** 2002. Mística de tunas antiguas. Artes de México 59:52-57.
- Estrada L. E. I.** 1989. El código Florentino. Colegio de Postgraduados. Chapingo. Méx., México.
- Fernández M. M. R., C. Mondragón J., F. Gutiérrez A., L. A. Sáenz Q., J. A. Zegbe D., S. J. Méndez G. y J. C. Martínez G.** 2000. Principales cultivares mexicanos de nopal tunero. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. San Luis de la Paz, Guanajuato, México.
- Figuroa H. F.** 1984. Estudio de las nopaleras cultivadas y silvestres sujetas a recolección para el mercado en al altiplano potosino-zacatecano. Tesis de Licenciatura, Escuela de Agronomía, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, S.L.P. México.
- Figuroa H. F., J. R. Aguirre R. y E. García M.** 1979. Estudio de las nopaleras cultivadas y silvestres sujetas a recolección para el mercado. Págs. 10-11. *En* Anónimo. Avances en la Enseñanza e Investigación. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx., México.
- Figuroa H. F., J. R. Aguirre R. y E. García M.** 1980. Estudio de las nopaleras cultivadas y silvestres sujetas a recolección para el mercado en al altiplano potosino-zacatecano. Págs. 31-32. *En* Anónimo. Avances en la Enseñanza e Investigación. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx., México.
- Flores V.C.** 2001. Producción, industrialización y comercialización de nopalitos. Centro de Investigaciones Económicas Sociales y Tecnológicas de la Agroindustria y la Agricultura Mundial, Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx., México.
- Flores V. C. y J. R. Aguirre R.** 1979. El nopal como forraje. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx., México.
- Flores V.C., J. M. de Luna E. y P. Ramírez M.** 1995. Mercado mundial de la tuna. Centro de Investigaciones Económicas Sociales y Tecnológicas de la Agroindustria y la Agricultura Mundial, Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx., México.
- Gallegos V. C. y S. J. Méndez G.** 2000. La tuna, criterios y técnicas para su producción comercial. Universidad Autónoma Chapingo, Colegio de Postgraduados y Fundación Produce Zacatecas. Chapingo, Méx., México.
- González Q. L.** 1978. Origen de la domesticación de los vegetales en México. Págs. 77-92 *En*: J. Lorenzo L. (Coord.). Historia de México. Tomo 1. Medio ambiente y primeras etapas. Salvat. México. D.F., México.
- Guzmán, U., S. Arias y P. Dávila.** 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. México: Universidad Nacional Autónoma de México; Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. México
- Harlan J. R.** 1992. Crops & man. 2nd ed. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America. Madison, Wisconsin, Estados Unidos de América.
- Harris D. R.** 1989. An evolutionary continuum of people-plant interaction. Págs. 11-26 *En*: D.

- R. Harris; G. C. Hillman (Eds.). Foraging and farming. Unwin Hyman. London, Inglaterra.
- Hawkes J. G.** 1983. The diversity of crop plants. Harvard University Press. Cambridge, Ma., Estados Unidos de América.
- Jones, S.B.** 1988. Sistemática vegetal. McGraw-Hill. México, D.F. México.
- Martín del Campo R.** 1957. Las cactáceas entre los mexica. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas*. 2:27-38.
- Martínez M.** 1979. Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. Fondo de Cultura Económica. México, D. F. , México.
- Mauricio L. R.** 1985. Caracterización fenológica y morfológica de formas de nopal tunero (*Opuntia* spp.) en el altiplano potosino zacatecano. II Primavera-Verano 1983. Tesis de Licenciatura, Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jal., México.
- Meyer N. B. y J. L. McLaughlin.** 1981. Economics uses of *Opuntia*. *Cactus and Succulent Journal* 53:107-112.
- Mondragón J.C.** 2001. Cactus pear domestication and breeding. *Plant Breeding Reviews*. 20:135-166.
- Muñoz C. D.** 1998. Historia de Tlaxcala. Manuscrito 210 de la Biblioteca Nacional de París. Gobierno del Estado de Tlaxcala, Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social y Universidad Autónoma de Tlaxcala. Tlaxcala, Tlax., México.
- Nemecek, S.** 2000. Who where the first americans?. *Scientific American*. 283:80-87.
- Orea R. T.** 1986. Variación morfológica de *Opuntia* spp. en nopaleras silvestres del suroeste del Desierto Chihuahuense. Tesis de Licenciatura, Escuela de Agronomía, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, S.L.P. México.
- Peralta M. V. M.** 1983. Caracterización fenológica y morfológica de formas de nopal (*Opuntia* spp.) de fruto (tuna) en el altiplano potosino-zacatecano. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma de Aguascalientes, Aguascalientes, Ags., México.
- Pimienta B. E y B. C. Ramírez H.** 1999. Contribuciones al conocimiento agronómico y biológico de los nopales tuneros. *Agrociencia* 33:323-331.
- Pimienta B. E. y A. Muñoz U.** 1995. Domestication of opuntias and cultivated varieties. Págs. 58-63. *En: G. Barbera, P. Inglese y E. Pimienta B., eds., Agroecology, cultivation and uses of cactus pear. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma, Italia.*
- Puente M. R.** 1992. El género *Opuntia* en el valle de San Luis Potosí, S.L.P. Tesis de Licenciatura, Escuela de Agronomía, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, S.L.P. México.
- Rodríguez M. O., A. Reyes, A. Hernández G. y M. E. Pérez G.** 1987. Algunas notas etnobotánicas del género *Opuntia* en Santiago de Anaya, Hgo. Pág. 26. *En: L. Scheinvar y M. Villegas, comp., Memorias de la II Reunión Nacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. México, D. F. México.*
- Rodríguez S. E. y A. Nava C.** 1998. Nopal, riqueza agroecológica de México. Dirección de Educación Tecnológica Agropecuaria, Secretaría de Educación Pública. México, D. F. México.
- Rzedowski J.** 1978. La vegetación de México. Limusa. México, D. F., México.
- Sahagún, Fr. B. de.** 2001. Historia general de las cosas de la Nueva España. Dastin. Madrid, España..
- Sánchez M. H.** 1982. Some prehispanic uses of cacti among the indians of Mexico. Government of Mexico State. Toluca, Méx., México
- Santamaría F. J.** 1959. Diccionario de mejicanismos. 5ª Ed. Porrúa. México, D. F. México.
- Savás P. G.** 1995. Caracterización agroecológica de la producción tunera en Ojo de Agua de la

- Palma, Pinos, Zac. Tesis de Licenciatura, Programa de Agroecología, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Méx., México.
- Simeón R.** 1999. Diccionario de la lengua náhuatl o mexicana. Siglo Veintiuno. México, D.F. México.
- Scheinvar L.** 1999. Biosistemática de los xoconostles mexicanos y su potencial económico. Págs. 255-274. *En:* J.R. Aguirre R. y J.A. Reyes A. edits., Memoria del VIII Congreso Nacional y VI Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. San Luis Potosí, S.L.P. México.
- Scheinvar L. y J. González V.** 1985. Identificación de semillas carbonizadas de cactáceas procedentes del sitio arqueológico Tlajinga, Teotihuacan, Edo. de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 2B9:71-93.
- Sodi P. E.** 1968. Las cactáceas en la épocas pre-colombina y virreynal. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 13:3-12.
- Sosa Ch. R. y A. Acosta.** 1966. Poliploidía en *Opuntia* spp. *Agrociencia* 1(1): 100-106.
- Soustelle J.** 1993. La familia otomí-pame del México central. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. México.
- Stuppy, W.** 2002. Seed characters and the generic classification on the Opuntioideae (Cactaceae). *In:* D. Hunt y N. Taylor. edits., *Studies in the Opuntioideae*. David Hunt, The Manse and Chapel Lave, Sherborne. Inglaterra.
- Valdés C. M.** 1995. La gente del mezquite. Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social, Instituto Nacional Indigenista, México, D. F. México.
- Valdez C. R., C. Gallegos V. y F. Blanco M.** 1996. Clasificación numérica de *Opuntia* spp. mediante características de su fruto (tuna). *Geografía Agrícola* 22-23:287-293.
- Wallace, R.S. y S.L. Dickie.** 2002. Systematic implications of chloroplast DNA sequence variation in subfam. Opuntioideae (Cacataceae). *In:* D. Hunt y N. Taylor (Eds.), *Studies in the Opuntioideae*. David Hunt, The Manse and Chapel Lave, Sherborne. Inglaterra.
- West R. C. y J. P. Augelli.** 1976. Middle America. 2<sup>nd</sup> ed. Prentice-Hall. New Jersey, Estados Unidos de América.

## **II Reproductive Biology of *Opuntia*: a review**



Review

## Reproductive biology of *Opuntia*: A review

J.A. Reyes-Agüero<sup>a,\*</sup>, J.R. Aguirre R.<sup>a</sup>, A. Valiente-Banuet<sup>b</sup>

<sup>a</sup>*Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, Altair Núm. 200 Fracc. del Llano, C.P. 78377, San Luis Potosí, México*

<sup>b</sup>*Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-275, C.P. 04510, México, D.F.*

Received 31 July 2003; received in revised form 16 April 2005; accepted 16 June 2005

### Abstract

A review of the reproductive biology of fleshy-fruited species of *Opuntia* sensu stricto was conducted. Among Cactaceae, *Opuntia* is the most diverse and widely distributed genus in the Americas. The genus is strongly associated with bee pollination and coevolution with at least two bee genera is suggested. Fruits and vegetative parts, such as spiny cladodes, are closely linked with seed dispersal and highly efficient vegetative dissemination by animals. Vegetative multiplication appears to be more efficient than sexual reproduction for plant recruitment. Both sexual reproduction and plant multiplication seem to have contributed to the ecological and evolutionary success of the genus, but empirical evidence is lacking.

© 2005 Elsevier Ltd. All rights reserved.

**Keywords:** Cactaceae; Anthesis; Germination; Pollination; Multiplication; Seedling

### Contents

1. Introduction .....	2
2. Floral biology .....	3
2.1. Floral bud growth .....	3
2.2. Floral morphology .....	4
3. Anthesis .....	7

\*Corresponding author. Tel.: +52 444 44 842 2475x108; fax: +52 444 44 842 2359x106.

E-mail addresses: reyesaguero@uaslp.mx (J.A. Reyes-Agüero), avali@servidor.unam.mx (A. Valiente-Banuet).

4. Pollinators and fecundity . . . . .	8
5. Breeding systems . . . . .	11
6. Apomixis . . . . .	15
7. Fruits . . . . .	15
8. Seed . . . . .	17
9. Germination . . . . .	20
10. Seedlings . . . . .	21
11. Multiplication . . . . .	22
12. Discussion . . . . .	24
13. Conclusions . . . . .	26
Acknowledgements . . . . .	26
Appendix A . . . . .	27
References . . . . .	30

## 1. Introduction

Among angiosperms, the Cactaceae is one of the most distinctive and successful families of plants of the New World with 1600 species (Barthlott and Hunt, 1993). These species are distributed from Canada to Argentina, with Mexico being the most important center of diversity with 669 species and 244 subspecies (Bravo, 1978; Guzmán et al., 2003). In this geographical area, different types of vegetation acquire their names depending on their physiognomic and/or structural dominance (Miranda and Hernández, 1963; Rzedowski, 1978). Spectacular examples of these plant associations are the “nopaleras”, consisting of several species of *Opuntia* sensu stricto, which comprises the most diverse genus of the plant family (Miranda and Hernández, 1963; Valiente-Banuet and Godínez-Alvarez, 2002). This kind of natural plant association, also referred as crassicaulescent shrubland, predominates in the Chihuahuan Desert and the Balsas River Basin (Rzedowski, 1978), with the former being the center of diversification of the genus (Bravo, 1978; Rebman and Pinkava, 2001). In addition, there are other types of nopaleras, growing on bordering farm fields, in home gardens and in commercial plantations (Figueroa et al., 1979; Colunga et al., 1986). Within nopaleras, there are approximately 144 variants of *Opuntia* with different levels of domestication (Reyes and Aguirre, in press). The genus also grows naturalized and cultivated in diverse environments on other continents (Barbera, 1995; Arias, 1997).

Since the time of Darwin, it has been considered that the evolutionary and ecological success of different groups of angiosperms is largely associated with their reproductive efficiency, which includes mechanisms of pollination, seed dispersal and seedling establishment (Stebbins, 1970). Considerable attention has been devoted to the analysis of plant pollination by animals that have been associated in a correlative manner with angiosperm success and diversification (Crepet, 1983). Some authors have proposed that interactions between plants and animal pollinators tend to be specialized and that this has been a pre-requisite to angiosperm speciation and evolutionary radiation (Baker, 1963; Grant and Grant, 1965; Stebbins, 1970). Although these ideas are supported by a considerable number of studies, it has

become evident that pollination systems often are more generalized and dynamic than previously supposed (Waser et al., 1996). Therefore, empirical evidence is necessary to determine if floral traits of specific animal-pollinated plants have been shaped in evolutionary time by the selective action of the current pollinating agent (Herrera, 1996). Animals are also the main transfer agents during seed delivery to germination sites, a mutually beneficial relationship since animals use the various resources provided by plants such as thin fleshy pulp (Jordano, 1987). In a similar way, seed dispersal has been considered as a major factor in the evolution of angiosperms (Mulcahy, 1979; Tiffney, 1984). This has been considered a key process in the maintenance of plant populations because seed vectors act as the link between plant reproduction and the subsequent recruitment of new individuals (Herrera et al., 1994; Schupp and Fuentes, 1995), which has been traditionally documented as one of the most critical factors during ontogeny (Harper, 1977).

Because flowers and fruits of *Opuntia* are strongly associated with pollination and seed dispersal by animals (Gibson and Nobel, 1986; Valiente-Banuet et al., 1996), the success of the group might be related to its distinctive reproductive biology. Likewise, both sexual reproduction and plant multiplication through fragmentation (Font, 1953) are common and may explain the success of the genus *Opuntia*. Extensive information about the reproductive biology of *Opuntia* exists, but most of it involves only a few aspects of the reproduction process. Therefore, a comprehensive literature analysis is indispensable for obtaining a general overview of reproduction and multiplication in a genus that includes 202 species (Hunt, 2002), well above the average number of 20 species per genus in the Cactaceae family (Hunt, 1999).

The emphasis in this work is *Opuntia* sensu stricto (Stuppy, 2002; Wallace and Dickie, 2002), particularly fleshy-fruited species, but also there is information about dry fruited and xocconostle-fruited (fruit with seeds, little pulp and thick and acid peel) species. This work stresses phenological patterns of *Opuntia* in both hemispheres of the American continent and adds some data obtained in the Mediterranean region where several species have been introduced. Reference is made to one floral syndrome of the genus in relation to pollination process and to the analysis of the geographical range of plants and pollinators as a pre-requisite for specialization (Waser et al., 1996). The diversity of crossbreeding systems for *Opuntia* is analyzed, which includes most modalities existing in angiosperms, as well as the seed-forming processes. Seedling vulnerability is documented and details are provided about the multiplication processes of the genus.

## 2. Floral biology

### 2.1. Floral bud growth

In contrast to all other cacti, new cladodes (nopalitos) and floral buds of *Opuntia* grow from cladode areolar meristems (Bowers, 1996a). These can produce either

a flower or a nopalito, but once produced, that meristem will not produce again (Gibson and Nobel, 1986). It has been documented that the hormone gibberellic acid (GA) promotes the development of floral buds and indole-butyric acid (IBA) stimulates vegetative sprouting (Aguilar and Chávez, 1995). Thus, a high flower production causes a drop in cladode or nopalito production, leading to a reduction in growth and, probably also, in multiplication. In contrast, overproduction of cladodes reduces flower production and, hence, the reproduction potential associated with it (Bowers, 1996a). Most *Opuntia* species produce flowers and cladodes throughout their life-span, but flower and cladode production can alternate or fluctuate from 1 year to the next (Bowers, 1996a). Furthermore, it has been noted that 74% of floral buds in *O. ficus-indica* (the authorities for species mentioned in the text are listed in the Appendix A) grow on 1-year cladodes, with most vegetative buds sprouting from 2-year cladodes (Nieddu and Spano, 1992; Inglese et al., 1995, 1999; Nerd and Mizrahi, 1995).

In subtropical regions, *Opuntia* floral-buds start when the mean monthly temperature exceeds 16 °C. in March or April in the northern hemisphere and in September or October in the southern hemisphere (Nerd and Mizrahi, 1995) (Table 1). The period of floral bud production is long, fluctuating from 3 to 5 weeks in *O. ficus-indica* (Wessels and Swart, 1990) and up to 25 weeks in *O. joconostle* (Table 1) (Sánchez et al., 1991).

The long bud-sprouting periods could be an ecological advantage in environments where late-spring frost may affect the first floral buds, as in regions where the genus originated (Nerd and Mizrahi, 1995). The first floral buds to appear in the San Luis Potosí and Zacatecas highlands of the southern Chihuahuan Desert in Mexico, are those of *O. robusta*, followed by *O. cochineria*, *O. streptacantha*, *O. leucotricha*, *O. joconostle*, *O. hyptiacantha* and *O. matudae* (Table 1) but there are large overlaps (González, 1999). *Opuntia ficus-indica* develops up to 20 floral buds per cladode (Nerd and Mizrahi, 1995). During flower development, the pericarp keeps its photosynthetic activity and areolar development of glochids, spines and leaves (Nieddu and Spano, 1992). When the floral bud of *O. ficus-indica* is 0.5 cm long, the gynoecium and the androecium can be distinguished microscopically. Stamens rapidly differentiate into pairs of anthers, each having two pollen sacs (Nieddu and Spano, 1992). *Opuntia tomentosa* displays a monocotyledon-type anther-wall development. In its microspore mother cell stage, the wall is made up of epidermis, endothecium, middle layer and tapetum (Flores et al., 2001). In *O. ficus-indica* the ovary has many carpels, varying in number from 6 to 12 (usually 8) that grow together at the base and become separated at the stigmatic region (Nieddu and Spano, 1992).

## 2.2. Floral morphology

The floral axis displays, from its base up, the pedicel that joins the flower with the cladode, the pericarp surrounding the lower ovary and the receptacle containing the perianth, androecium and gynoecium (Bravo, 1978). *Opuntia polyacantha* has an average of 24 tepals and *O. phaeacantha* has 19 (Osborn et al., 1988). Flower color in



Table 1  
Floral buds, anthesis and fruiting periods of *Opuntia* in several regions of the world

Species	Floral bud	Anthesis	Fruiting	Region	References <sup>a</sup>
<i>O. polyacantha</i>	—	May–Jun	—	Colorado, USA	1
<i>O. phaeacantha</i>	—	Jun	—	Colorado, USA	1
<i>O. compressa</i>	Apr–May	May–Jun	Aug–Sep	Tennessee, USA	2
<i>O. stricta</i>	—	May–Jun	Jun–Jul	Catalonia, Spain	3
<i>O. maxima</i>	—	May–Jun	Jun–Jul	Catalonia, Spain	3
<i>O. ficus-indica</i>	Apr–May	May–Jun	Jul–Aug	Sardinia, Italy	4
<i>O. rastrera</i>	—	Mar–Jun	Jun–Sep	Durango, México	5
<i>O. robusta</i>	Feb–Mar	Mar–Apr	Apr–Jun	San Luis Potosí and Zacatecas, México	6 and 7
<i>O. cochineera</i>	Feb–Mar	Mar–May	Jun–Aug	San Luis Potosí and Zacatecas, México	7
<i>O. streptacantha</i>	Mar–May	Apr–Jul	Jun–Aug	San Luis Potosí and Zacatecas, México	6 and 7
<i>O. leucotricha</i>	Mar–May	Apr–Jul	Apr–Nov	San Luis Potosí and Zacatecas, México	7
<i>O. jocosostle</i>	Jan–Jul	Apr–Ago	Dec–Mar	Valley of México	8
<i>O. lomentosa</i>	—	Feb–May	—	Valley of México	9
<i>O. robusta</i>	—	Feb–May	—	Valley of México	9
<i>O. echios</i>	Oct–Mar	Apr–Nov	Jun–Jul and Nov	The Galápagos Islands, Ecuador	10
<i>O. megasperma</i>	Oct–Mar	Apr–Nov	Jun–Jul and Nov	The Galápagos Islands, Ecuador	10
<i>O. helleri</i>	Oct–Mar	Apr–Nov	Jun–Jul and Nov	The Galápagos Islands, Ecuador	10
<i>O. galapageia</i>	Oct–Mar	Apr–Nov	Jun–Jul and Nov	The Galápagos Islands, Ecuador	10
<i>O. brunneogemma</i>	—	Oct–Feb	—	Rio Grande do Sul, Brazil	11
<i>O. viridirubra</i>	—	Oct–Feb	—	Rio Grande do Sul, Brazil	11
<i>O. quintilo</i>	—	Aug–Jan	—	Córdoba, Argentina	12

<sup>a</sup>References: (1) Osborn et al. (1988); (2) Baskin and Baskin (1977); (3) Gimeno and Vilà (2002); (4) Nieddu and Spano (1992); (5) Mandujano et al. (1996); (6) Garcia (1984); (7) Rodríguez (1981); (8) Sánchez et al. (1991); (9) Beutelspacher (1971); (10) Grant and Grant (1981); (11) Schlindwein and Wittmann (1997); (12) Diaz and Cocucci (2003).

*Opuntia* is generally yellow, but there are also orange, pink, purple, red, white or mottled flowers (Anderson, 2001; Bravo, 1978). Hermaphrodite flowers are the most common (Bravo, 1978; Gibson and Nobel, 1986; Anderson, 2001). Stamens are numerous; being 265 in *O. polyacantha*, 358 in *O. phaeacantha* (Osborn et al., 1988), 450 in *O. viridirubra* and 598 in *O. brunneogemma* (Schlindwein and Wittmann, 1997). Stamens are generally yellow or green (Grant et al., 1979) with a circular or spiral arrangement around the style (Boke, 1980). In some cases, the stamens closest to the style are short and successively grow longer, with the longest occurring close to the tepals (Grant and Grant, 1981; Schlindwein and Wittmann, 1997).

In *O. tomentosa*, the anther is bilobed and tetra-sporangiated (Flores et al., 2001). Pollen grains are spherical, dodecalpate, cubic or dodecahedral, measuring 65–130 µm in diameter, pointed or reticulated and the exine has crests along the edges (Kurtz, 1948; Osborn et al., 1988; Nieddu and Spano, 1992). *Opuntia rastrera* produces 160 699 pollen grains per flower on average (Mandujano et al., 1996). Some species have nectaries at the style base (Grant and Hurd, 1979). The style is simple, hollow, usually green or yellow, although some are pink, red or orange (Bravo, 1978; Rosas and Pimienta, 1986). The stigma appears above the anthers at the center of the flower (Grant et al., 1979). Stigma lobes are broad and green, orange or yellow in color (Anderson, 2001; Bravo, 1978). The unilocular ovary contains numerous ovule or seed primordia (Bravo, 1978), 270 in *O. ficus-indica* (Nerd and Mizrahi, 1994) and 366 in *O. rastrera* (Mandujano et al., 1996). Seed primordia in *O. ficus-indica* weigh between 0.44 and 3.01 mg (Weiss et al., 1993).

As in most angiosperms, the *Opuntia* seed primordium is oval-shaped (Stuppy, 2002) originating from a small protuberance in the ovarian wall (parietal placentation) (Mondragón, 2001a). The protuberance later elongates and forms the funiculus (Archibald, 1939). Each seed primordium consists of the nucellus, embryo sac, teguments and micropyle (Bravo, 1978). The tegument-coated nucellus consists of a group of cells, some of which form the embryo sac. There are inner and outer teguments; the inner tegument surrounds the nucellus leaving a channel or micropyle; the outer tegument is shorter and does not reach the micropyle (Archibald, 1939). The cells of the funicular cover begin to form papillae 2–5 days after anthesis. These papillae become filled up with sugars and eventually become the mature pulp of the fruit (Pimienta and Engleman, 1985). The chalaza is the area of the seed primordium where the funiculus joins the teguments (Archibald, 1939; Bravo, 1978; Pimienta and Engleman, 1985).

When the teguments and nucellus develop, the outer cells of the funiculus divide and elongate faster than the inner cells. As development proceeds, the seed primordium is forced to move in a complete circle, so that when the embryo sac is complete, the primordium can adopt a number of positions, mainly campylotropous (Bravo, 1978), but also anatropous or circinotropous positions are also seen in *O. ficus-indica* (Nieddu and Spano, 1992; Garcia and Pimienta, 1996) and *O. auriantaca* (Archibald, 1939).

In the embryo sac of *O. auriantaca*, the archesporial cell forms from the megaspore mother cell. The megaspore divides and forms eight embryonic sac nuclei (Archibald, 1939). The embryo sac development can be either *Allium*- (like *O. auriantaca*) (Archibald, 1939) or *Polygonum*-type (like *O. tomentosa*) (Flores et al., 2001). The nucellus elongates and the chalazal end curves and widens. The embryo sac is incomplete with a long and irregular cavity in the center. It is located at the curved portion of the nucellus (Archibald, 1939). The outer seed primordium tegument develops to constitute the seed coat or testa; while the funiculus completely surrounds the seed and hardens (Archibald, 1939; Flores, 1973; Pimienta and Engleman, 1985). The hardened funicular envelope or aril is an exclusive attribute of the Opuntioideae subfamily (Stuppy, 2002).

### 3. Anthesis

Floral development from bud to anthesis requires between 21 and 47 days (Grant and Grant, 1981; Barbera et al., 1992; Nieddu and Spano, 1992), but may extend up to 75 days (Wessels and Swart, 1990; Sánchez et al., 1991). Generally in the far northern hemisphere, anthesis takes place between May and July, while to the south it occurs between February and August (Table 1). *O. quimilo* is gynodioecious, open flowers are found from the end of August to the end of January. Female plants start flowering about one month earlier than hermaphroditic plants (Díaz and Cocucci, 2003). In the southern hemisphere, anthesis takes place between April and November in The Galapagos Islands and between October and February in southeastern Brazil (Table 1). In general, each individual bears a few flowers per day during the flowering period (Grant and Grant, 1981). In *O. leucotricha* and *O. streptacantha* from the San Luis Potosi and Zacatecas highlands, the daily percentage of flowers (in relation to floral buds and fruits) was always below 10% (García, 1984).

Commonly, as in the case of *O. rastrera*, flowers are diurnal, with anthesis starting at 0800 h, reaching full bloom at 1200 h and the perianth gradually beginning to close from this point on, until this process is completed by 1930 h (Mandujano et al., 1996). In other species, such as *O. brunneogemma*, *O. ficus-indica*, *O. phaeacantha*, *O. polyacantha*, *O. robusta* and *O. streptacantha*, the flower opens after noon, closes at sunset and opens again the following day (Rosas and Pimienta, 1986; Trujillo, 1986; del Castillo and González, 1988; Osborn et al., 1988; Schlindwein and Wittmann, 1997). This flowering tends to last between six to 12 h and, if it begins later, is completed the following day (Osborn et al., 1988; Schlindwein and Wittmann, 1997). On The Galapagos Islands flowers open between 0900 and 1300 h and remain open from 24 to 48 h (Grant and Grant, 1981). In Córdoba, Argentina, *O. quimilo* open between 0800 h and 1400 h, but remain open until 72 h (Díaz and Cocucci, 2003).

At the onset of anthesis, in *O. ficus-indica*, stamens are grouped together around the style but become separated later (Rosas and Pimienta, 1986). In *O. lindheimeri* the exact moment when the stigma starts being receptive is unknown, but in some species an overlap exists between the masculine and feminine phases (Grant et al., 1979).

Anther dehiscence in *O. ficus-indica* can occur twelve hours before or at the moment of blooming (Rosas and Pimienta, 1986). In *O. rastrera*, it occurs 30 min after anthesis. This species displays a gradual dehiscence until it reaches the maximum percentage of dehiscent anthers and stigma receptiveness follows a similar pattern (Mandujano et al., 1996).

In *Opuntia* species from The Galapagos Islands, nectar is available one hour after blooming begins and nectar production normally ceases two hours later. These species produce a large amount of nectar per flower (0.11 ml, with 22.0% of sugar) and are typical of bird-attracting flowers (Grant and Grant, 1981). *Opuntia rastrera* starts nectar production two hours after anthesis begins, producing approximately 0.39  $\mu$ L. This nectar is 38.7% sucrose and maximum nectar production occurs

between 1200 and 1400 h (Mandujano et al., 1996). *Opuntia robusta* only produces nectar in the first hours of anthesis; hermaphrodite flowers produce 11.8  $\mu\text{L}$ , female flowers 8.5  $\mu\text{L}$  and male flowers 6  $\mu\text{L}$ . Nectar sweetness was 24° Brix (del Castillo and González, 1988). The amount of nectar varies and some *Opuntia* species do not produce any. Whether phyto-geographical or systematic patterns exist among *Opuntia* nectar-producing species remains unknown. In general, the loss of nectaries in diurnal flowers is suggested to be correlated with aridity and water shortage (Grant and Hurd, 1979).

When anthesis is completed, the perianth and androecium dry up and contract towards the style (Grant et al., 1979). Thus, moisture is retained inside the closed perianth of pollinated flowers, possibly facilitating pollen germination and pollen-tube development (del Castillo and González, 1988). A developed abscission line in the receptacle allows wilted floral structures (perianth, androecium and style), to fall off (Grant et al., 1979).

#### 4. Pollinators and fecundity

Grant (1979a, b), Grant et al. (1979) and Grant and Hurd (1979) have described for *Opuntia* a bee-flower pollination syndrome. The genus *Opuntia* comprises plants with a long flowering season, large cyathiform flowers, with perianth measuring from 5 to 10 cm in diameter by 5 cm high, numerous tepals, attractive colors, sweet and soft fragrance, numerous stamens with few pollen grains or few stamens with abundant pollen, highly nutritious pollen, style protruding from stamens, green sticky stigma, stigma lobes that facilitate insect alighting or landing and occasionally nectaries (Grant et al., 1979; Osborn et al., 1988; Nerd and Mizrahi, 1995). Details about these features are addressed in other parts of this paper. *O. pumila* has the smallest flowers, 1.5 cm in length, including the pericarp (Bravo, 1978; Anderson, 2001). There is no information about fragrance of flowers of *Opuntia*, but in fruits of *O. ficus-indica* sixteen volatile compounds were identified in relation with its aroma (Arena et al., 2001).

Stamens display two different types of positive thigmotaxis: (1) stamens move towards the place of contact; and (2) stamens move towards the style, regardless of the place of contact. Thus, when moving towards the center, the anthers of the outer stamens remain above the shorter stamens (Toumey, 1895; Grant and Hurd, 1979; Schlindwein and Wittmann, 1997). For the first type, Toumey (1895) suggests that this process facilitates contact of pollen with the insect body. Grant and Hurd (1979) mentioned that, at the same time, this contact causes the insect to rapidly abandon the flower and, when visiting another flower, instead of alighting directly on the stamen, it alights on the stigma. In regard to the second type, Schlindwein and Wittmann (1997) suggest that pollen theft is reduced since the lower anthers, richer in pollen, are covered by upper anthers, forcing hymenopterans to come into contact with the stigma. This second type of thigmotaxis makes hymenopterans: (a) penetrate at the base of the flower, walk on the style among the mass of anthers, collecting pollen from the lower anthers and thereby pollinating; and (b) only collect

pollen from the upper anthers without coming into contact with the stigma (Schlindwein and Wittmann, 1997).

Of the inventory of floral visitors to 36 *Opuntia* taxa, the richest group includes hymenopterans (84 species, plus 19 others only identified to genus), followed by coleopterans (11 species, plus seven identified only to genus), two species of lepidopterans and 10 bird species (Beutelspacher, 1971; Grant and Hurd, 1979; Grant et al., 1979; Parfitt and Pickett, 1980; Grant and Grant, 1979a, 1981; García, 1984; Spears, 1987; del Castillo and González, 1988; Osborn et al., 1988; Huerta, 1995; Mandujano et al., 1996; Schlindwein and Wittmann, 1997; Díaz and Cocucci, 2003). Bee species visiting *Opuntia* vary during the flowering period. Those bee species visiting *Opuntia* in the San Luis Potosí and Zacatecas highlands include (García, 1984): (1) continuous and abundant species (*Diadasia rinconis* and *Melissodes* spp.); (2) continuous and scarce species (*Ashmeadiella* spp., *Lasioglossum* spp. and *Perdita azteca*); (3) rare species present for a short time late in the season (*Agapostemon texanus*, *Anthophora montana*, *Lithurge littoralis* and *Perdita bicolor*); and (4) casual species (*Anthophora californica*, *Apis mellifera*, *Augochlorella neglectula*, *Bombus pennsylvanicus*, *Ceratina* spp. and *Colletes* sp.).

For a visiting insect to become an *Opuntia* pollinator the following is required: (1) it must be a pollen and/or nectar consumer and at least 50% of the pollen it transports must correspond to *Opuntia*; (2) it must alight on the stigma; (3) the time spent on the flower must be relatively short; (4) it must fly from flower to flower; and (5) it must measure about 1.4 cm long (Linsley and MacSwain, 1957; Grant and Grant 1979b; Ordway, 1984; Osborn et al., 1988; del Castillo, 1999). Thus, from the total known number of species visiting *Opuntia* flowers, pollinators comprise just 28 hymenopteran taxa (20 species and eight only identified to genus; Table 2), as well as three bird species that pollinate four *Opuntia* species in the Galapagos Islands and one species in Argentina. Pollinator richness may be even higher, since pollinator species have been recorded for only 19 *Opuntia* species (Table 2), 9.4% of the 202 catalogued by Hunt (2002).

As regards the distance of travel of pollinators for pollen, the behavior of *Diadasia rinconis* was related to the availability of flowers. Thus, in *O. streptacantha* and *O. leucotricha* populations having a relatively high number of flowers, a high proportion (>40%) of short flights (<1 m) was observed and the proportion of long flights (>10 m) rose as the relative amount of flowers decreased (García, 1984).

The available information about pollination is that the size of pollinators corresponds with the flower size. Mid-sized to large hymenopterans, measuring from 1.0 to 1.6 cm, are efficient pollinators in most of the *Opuntia* species (Grant and Hurd, 1979; Michener et al., 1994; Nerd and Mizrahi, 1995), whereas the smallest flowers, like *O. pumila*, are pollinated by small hymenopterans (0.2–0.7 cm) (Grant and Grant, 1979a; Michener et al., 1994). This information strongly suggests that a specialized pollination system could be present in different *Opuntia* populations, mainly in Northern Mexico and South-western United States and not surprisingly the areas of high species diversity for this genus overlap with the areas richest in bee species (Linsley and MacSwain, 1957; Ayala et al., 1993). However, considering the

Table 2  
Bees (Hymenoptera) pollinators of *Opuntia*

Species of <i>Opuntia</i>	Bees	Region	References
<i>O. phaeacantha</i> and <i>O. polyacantha</i>	<i>Agapostemon coloradinus</i> , <i>Agapostemon texanus</i> , <i>Bombus pennsylvanicus</i> , <i>Diadasia australis</i> , <i>Diadasia diminuta</i> , <i>Diadasia rinconis</i> , <i>Lithurge apicalis</i> , <i>Megachile casadae</i> , <i>Megachile concinna</i> , <i>Megachile dentitarsus</i> , <i>Megachile</i> <i>montivaga</i> and <i>Melissodes</i> sp.	Colorado, USA	Osborn et al. (1988)
<i>O. chlorotica</i> , <i>O. engelmannii</i> and <i>O. phaeacantha</i>	<i>Diadasia rinconis</i> , <i>Diadasia opuntiae</i> and <i>Diadasia</i> sp.	Arizona, USA	Ordway (1984,1987); Parfitt and Pickett (1980)
<i>O. discata</i> , <i>O. lindheimeri</i> and <i>O. phaeacantha</i>	<i>Agapostemon texanus</i> , <i>Apis mellifera</i> , <i>Diadasia rinconis</i> and <i>Lithurge gibbosus</i>	Texas, USA	Cockerell (1900); Grant et al. (1979); Neff and Simpson (1992)
<i>O. rastrera</i>	<i>Ashmeadiella</i> sp., <i>Diadasia</i> sp., <i>Lasioglossum</i> sp., <i>Lithurge</i> sp., <i>Melissodes</i> sp. and <i>Perilita</i> sp.	Durango, México	Mandujano et al. (1996)
<i>O. robusta</i>	<i>Bombus pennsylvanicus</i> and <i>Diadasia rinconis</i>	San Luis Potosí and Zacatecas, México	del Castillo and González (1988)
<i>O. cochineria</i> , <i>O. hyptiacantha</i> , <i>O. joconostle</i> , <i>O. leucotricha</i> , <i>O. lindheimeri</i> , <i>O. matudae</i> , <i>O. microdasys</i> , <i>O. rastrera</i> , <i>O. robusta</i> and <i>O. streptacantha</i>	<i>Diadasia rinconis</i> and <i>Lithurge littoralis</i>	San Luis Potosí and Zacatecas, México	García (1984)
<i>O. robusta</i> and <i>O. tomentosa</i>	<i>Apis mellifera</i> , <i>Lasioglossum</i> sp. and <i>Megachile</i> sp.	Valley of México	Beutelspacher (1971)
<i>O. streptacantha</i>	<i>Apis mellifera</i> , <i>Bombus</i> sp., <i>Diadasia rinconis</i> and <i>Perilita azteca</i>	Valley of México	Huerta (1995)
<i>O. brunneogemma</i> and <i>O. viridivibra</i>	<i>Cephalocolletes rugata</i> , <i>Lithurge rufiventris</i> and <i>Ptilothrix fructifera</i>	Rio Grande do Sul, Brazil	Schindwein and Wittmann (1997)
<i>O. quimilo</i>	<i>Ptilothrix tricolor</i> and <i>Megachile</i> sp.	Córdoba, Argentina	Díaz and Cocucci (2003)

scarcity of detailed studies no further conclusions can be made in relation to bee pollination effectiveness.

Pollination of *Opuntia* from The Galapagos Islands is exceptional because it is carried out by birds. These birds have long and thin beaks so they can reach the flower base and obtain nectar. Three finches (*Geospiza conirostris*, *G. difficilis* and *G. scandens*) are effective pollinators, but they frequently cut the style during the process (Grant and Grant, 1981). Pimienta and del Castillo (2002) assume that *O. stenopetala* is pollinated by hummingbirds because of its tubular perianth and red flowers.

The majority of the hymenopterans that interact with *Opuntia* are polylectic, but some are oligolectic, such as *Ashmeadiella*, *Diadasia*, *Melissodes*, *Lithurge* and *Perdita*. The existence of a hymenopteran species exclusive to a single *Opuntia* species is unknown (Grant and Hurd, 1979). *Diadasia* and *Lithurge* have been mentioned as the two genera that may have coevolved along with *Opuntia* (Linsley and MacSwain, 1957; García, 1984; Ordway, 1984; Michener et al., 1994; Mandujano et al., 1996; Schlindwein and Wittmann, 1997). At least four *Lithurge* and five *Diadasia* species are related to several *Opuntia* species in this way (Table 3). Like *Opuntia*, *Diadasia* occurs naturally only in the Americas and it is more frequent in arid and semi-arid regions of North and South America (Linsley and MacSwain, 1957; Michener et al., 1994). *Lithurge* has a more extensive distribution in the world, but its species native to xeric environments in North American, are oligolectic of *Opuntia* (Michener et al., 1994).

In general, there is agreement about the limited role of coleopterans in *Opuntia* pollination (Grant and Connell, 1979; Grant and Grant, 1979b; Grant and Hurd, 1979; García, 1984; del Castillo and González, 1988; Mandujano et al., 1996). Nevertheless, when the coleopteran *Trichochrous* sp. was given access to *O. robusta* flowers, the adaxial part of the stigma was found to be saturated with pollen. It is possible that a massive invasion of this insect to *Opuntia* flowers and their continuous movement in them may have caused pollen to adhere to the stigma or the style (del Castillo and González, 1988). This might be important in a self-compatible species, like *O. robusta*, although, its effectiveness has not been evaluated (del Castillo, 1986).

In *O. ficus-indica*, 18.4–30.1% of pollen grains deposited on the stigma germinate and form pollen tubes (Weiss et al., 1993). Up to 397 tubes can be formed in this species, which develop over the glandular epidermis of the inner channel of the style. Most tubes are initiated on the stigma and grow towards the base of the style. Pollen tubes reach the style base about 48 h after pollination and ovule fecundation starts 72 h later. After four days 48% of ovules were fertilized (Rosas and Pimienta, 1986).

## 5. Breeding systems

Autogamic and xenogamic pollination occur in *O. ficus-indica* (Nerd and Mizrahi, 1995). Overlapping of male and female phases provides suitable conditions for autogamy (Grant et al., 1979). According to Rosas and Pimienta (1986), pollen

Table 3  
Species of *Lithurge* and *Diadasia* (Hymenoptera) as pollinators of *Opuntia*

<i>Lithurge</i> or <i>Diadasia</i>	<i>Opuntia</i>	References
<i>L. apicalis</i>	<i>O. littoralis</i> , <i>O. phaeacantha</i> and <i>O. polyacantha</i>	Cockerell (1900), Grant and Grant (1979b), Grant and Hurd (1979, 1989), Osborn et al. (1988)
<i>L. gibbosus</i>	<i>O. compressa</i> , <i>O. engelmannii</i> and <i>O. phaeacantha</i>	Cockerell (1900), Grant et al. (1979)
<i>L. littoralis</i>	<i>O. robusta</i>	del Castillo and González (1988)
<i>L. rufiventris</i>	<i>O. brunneogemmia</i> and <i>O. viridirubra</i>	Schindwein and Wittmann (1997)
<i>Lithurge</i> spp.	<i>O. anacantha</i> , <i>O. ficus-indica</i> , <i>O. prasina</i> , <i>O. quimilo</i> , <i>O. rastrera</i> , <i>O. sulphurea</i> and <i>Opuntia</i> spp.	Díaz and Cocucci (2003), Mandujano et al. (1996), Schindwein and Wittmann (1997)
<i>D. australis</i>	<i>O. polyacantha</i> and <i>Opuntia</i> spp.	Linsley and MacSwain (1957), Osborn et al. (1988)
<i>D. diminuta</i>	<i>O. polyacantha</i>	Osborn et al. (1988)
<i>D. opuntiae</i>	<i>O. engelmannii</i> , <i>O. phaeacantha</i> and <i>Opuntia</i> spp.	Linsley and MacSwain (1957), Ordway (1984)
<i>D. patagonica</i>	<i>O. ficus-indica</i> , <i>O. prasina</i> , <i>O. sulphurea</i> and <i>O. Quimilo</i>	Díaz and Cocucci (2003)
<i>D. rinconis</i>	<i>O. cochineria</i> , <i>O. compressa</i> , <i>O. discata</i> , <i>O. engelmannii</i> , <i>O. hypnaceantha</i> , <i>O. joconostle</i> , <i>O. leucotricha</i> , <i>O. lindheimeri</i> , <i>O. macrorhiza</i> , <i>O. matudae</i> , <i>O. microdasys</i> , <i>O. phaeacantha</i> , <i>O. robusta</i> , <i>O. rastrera</i> , <i>O. streptacantha</i> and <i>Opuntia</i> spp.	del Castillo and González (1988), García (1984), Grant et al. (1979), Huerta (1995), Linsley and MacSwain (1957), Neff and Simpson (1992), Ordway (1987), Osborn et al. (1988)
<i>Diadasia</i> spp.	<i>O. chlorotica</i> , <i>O. phaeacantha</i> and <i>O. rastrera</i>	Mandujano et al. (1996), Parfitt and Pickett (1980)

grains related to self-pollination were found at the stigma base, whereas pollen from other plants was deposited on the stigma. Self-pollination has been experimentally demonstrated in *O. robusta* (del Castillo, 1986), *O. streptacantha*, *O. cochineria* and *O. rastrera* (Trujillo and González, 1991).

*Opuntia* species with mixed cross-breeding systems exist, in which the levels of autogamy and xenogamy change through the flowering season or from one site to another. Thus, in one location, self-pollination was recorded in 61.1% of a population of *O. retrorsa* (from the Argentinean Chaco), while 67% of plants in other location showed cross-pollination (Bianchi et al., 2000). In the gynodioecious specie, *O. quimilo*, hermaphroditic showed cross and self pollination and female are cross-pollinated (Díaz and Cocucci, 2003). *Opuntia brunneogemmia* and *O. viridirubra* are moderately self-compatible in southeastern Brazil (52% of the seeds of each fruit was fertilized), with the highest fecundation (84–100%) achieved through cross-pollination while autogamy is virtually nil (2%) (Schindwein and Wittmann, 1997). By contrast, in Texas *Opuntia lindheimeri* is essentially xenogamic



at the beginning of the anthesis period, when the stigma is located above anthers. However, at the end of this period the anthers are as tall as the stigma in at least some flowers. Normal fruits were produced during artificial self-pollination while covered, non-artificially pollinated flowers failed to produce fruits. It was concluded that this species is self-compatible but not autogamic (Grant et al., 1979). In southern Colorado (USA), *O. polyacantha* is essentially xenogamic and *O. phaeacantha* is autogamic and xenogamic. Autogamy in the latter is related to small flowers and lower amounts of pollen (Osborn et al., 1988). The presence of xenogamy in *O. polyacantha* suggests that it is insect-pollinated (Osborn et al., 1988). Cleistogamy (pollination before anthesis), a form of autogamy, has been observed in *O. ficus-indica* (Rosas and Pimienta, 1986), *O. cochineria* and *O. robusta* (del Castillo, 1999).

There are hermaphroditic *Opuntia* species, whose reproduction is mainly xenogamic. On The Galapagos Islands, *O. helleri* produced a higher amount of seeds by using pollen from plants that were separated between 5–200 m from one another, than using pollen from the same plant (Grant and Grant, 1981). Mandujano et al. (1996) obtained a higher percentage of fruits (92.7%) in *O. rastrera* with xenogamic compared to autogamic pollination (26.3%). Furthermore, the number of seeds, percentage of germination and percentage of seedling survival were also higher (213, 11.3% and 12.3%, respectively) with xenogamic rather than with autogamic pollination (129, 8.7% and 5.7%, respectively).

*Opuntia stenopetala* and *O. quitensis* are dioecious (Bravo, 1978; Anderson, 2001) and probably also *O. glaucescens* and *O. grandis* (Parfitt, 1985). In *O. robusta* there are two types of sexual condition (del Castillo, 1999): (a) dioecious (male or staminate plants and female or pistillate plants) and (b) trioecious (male plants, female plants and hermaphroditic plants). *O. quimilo* is gynodioecious (hermaphroditic plants and female plants) (Díaz and Cocucci, 2003).

In *Opuntia* neither dichogamy nor herkogamy have been observed, nor have andromonoecious, gynomonoecious and androdioecious populations (del Castillo, 1999).

Hybridization in *Opuntia* under natural conditions is very high. In nopalera stands located in the San Luis Potosi and Zacatecas highlands, sites having up to 11 sympatric *Opuntia* species can be found (Orea, 1986), with important overlaps in floral phenology and pollinators (Rodríguez, 1981; García, 1984; González, 1999). However, it is likely that spontaneous hybridization in this genus is higher in home gardens, where up to 18 different *Opuntia* variants coexist (Figueroa, 1984; Mauricio, 1985; Colunga et al., 1986).

One of the most commonly used indicators for postulating interspecies compatibility has been the existence of individuals with intermediate morphological attributes (Table 4), as documented in the crassicaulescent shrublands of the San Luis Potosi and Zacatecas highlands (Orea, 1986), in California (McLeod, 1975), in central Texas (Grant and Grant, 1979c) (Table 5).

Through cytogenetic methods, the *O. curvispina* hybrid origin was confirmed to have an intermediate ploidy level ( $n = 22$ ) with respect to *O. chlorotica* ( $n = 11$ ) and *O. phaeacantha* ( $n = 33$ ) (Parfitt, 1980). Additionally, artificial hybridization

Table 4  
Examples of possible hybridization between *Opuntia* species (based on del Castillo, 1999)

Hybrids	Evidence	References
<i>O. chihuensis</i> × <i>O. phaeacantha</i>	Cytogenetic	Parlin (1980)
<i>O. cochimera</i> × <i>O. leucostriata</i>	Morphologic and artificial breeding	Orea (1986), Trujillo and Gonzalez (1991)
<i>O. cochimera</i> × <i>O. robusta</i>	Morphologic and artificial breeding	Orea (1986), Trujillo and Gonzalez (1991)
<i>O. eschscholii</i> × <i>O. limboconeri</i>	Morphologic and cytogenetic	Grant and Grant (1979c)
<i>O. eschscholii</i> × <i>O. phaeacantha</i>	Morphologic and cytogenetic	Grant and Grant (1979c)
<i>O. eschscholii</i> × <i>O. limboconeri</i> × <i>O. phaeacantha</i>	Morphologic	Grant and Grant (1979c)
<i>O. engelmannii</i> × <i>O. phaeacantha</i>	Morphologic	Anthony (1954)
<i>O. grahamsii</i> × <i>O. schottii</i>	Morphologic	Anthony (1954)
<i>O. limboconeri</i> × <i>O. phaeacantha</i>	Morphologic and cytogenetic	Grant and Grant (1979c)
<i>O. littoralis</i> × <i>O. megacantha</i>	Morphologic and phytochemistry	Bensen and Wulkington (1965)
<i>O. megacantha</i> × <i>O. phaeacantha</i>	Morphologic and cytogenetic	McLeod (1975)
<i>O. robusta</i> × <i>O. streptacantha</i>	Morphologic and artificial breeding	Orea (1986), Trujillo and Gonzalez (1991)

Table 5  
Morphological differences between putative parents and their hybrids in *Opuntia* (based on Grant and Grant, 1979c; McLeod, 1975)

Character	<i>O. eschscholii</i>	Hybrid	<i>O. phaeacantha</i>
Branching habit	Ascending	Slightly ascending	Prostrate
Cladode shape	Disk	Intermediate	Pear shaped
Spine color	White or silby	Pinkish or light brown at base	Brown
Spine length (cm)	From 1.1 to 3.5	From 3.6 to 4.0	From 4.1 to 5.4
Spine distribution on cladode	All over	Upper half	Top third
	<i>O. ficus-indica</i>	Hybrid	<i>O. phaeacantha</i>
Growth habit	Tree-like	Shrubby to Sprawling	Prostrate
Height (m)	From 3.0 to 5.0	From 1.0 to 1.5	0.3
Cladode shape	Obovate or oblong	Obovate	Obovate
Length of cladode (cm)	From 30.0 to 60.0	25.0	15.0
Wide of cladode (cm)	From 20.0 to 40.0	15.0	11.0
Spine color	White	Light yellow, slightly darker at the base	Brown to reddish-brown with white tips
Spine length	From 1.0 to 2.5	From 3.0 to 3.6	From 3.5 to 7.5
Fruit shape	Nearly spherical	Obovoid	Obovoid
Fruit color	Yellow or pale orange	Orange	Wine-colored

(Griffith, 2001) and analysis of DNA sequence variation and RAPD banding pattern data (Griffith, 2003) have been used to elucidate hybrid origin of *Opuntia* species.

## 6. Apomixis

Apomixis occurs frequently in *Opuntia* (Pimienta, 1990; Mondragón and Pimienta, 1995). Apomixis is the production of seeds without previous fertilization (Pérez de, 2000). In *Opuntia* the most common is the development of adventitious embryos from nucellar tissue (sporofitic agamospermy) (García and Pimienta, 1996; Vélcz and Rodríguez, 1996; Mondragón, 2001b) or like in *O. streptacantha*, embryos can be developed from an unfertilized egg (diplospory-parthenogenesis) (García and Pimienta, 1996). *Opuntia streptacantha* flowers that are emasculated and isolated from exogenous pollination produce fruits with seeds. This has been interpreted as evidence of apomixis (Trujillo and González, 1991; Pimienta and Ramírez, 1999). Polyembryony has been also considered as proof of apomixis (Mondragón, 2001b). Thus, apomixis is said to occur commonly in members of *Opuntia*. For example, 20 of the 23 most important fruit cultivars of *Opuntia* in the San Luis Potosí and Zacatecas highlands form polyembryonic seeds (Pimienta and Ramírez, 1999), although only 3–4% of seeds per fruit are polyembryonic (Mondragón and Pimienta, 1995). Apomixis is more frequent in xenogamic cultivars (Mondragón, 2001b). Polyembryony is common in wild populations of *O. robusta*, *O. cochinera*, *O. leucorricha*, *O. rastrera*, *O. streptacantha* (Trujillo, 1986), *O. joconostle* (Sánchez, 1997) and *O. stricta* (Reinhardt et al., 1999). Thirty three percent bi-embryony, 13% tri-embryony and 4% tetra-embryony have been reported for *O. ficus-indica* (Nieddu and Chessa, 1997).

Seedless fruits have been obtained experimentally by inducing male sterility with a chemical gameticide and the use of gibberellic acid (GA) (Gil and Espinoza, 1980; Aguilar and Chávez, 1995). Emasculated flowers with an application of GA develop seedless normal-sized fruits. The most efficient treatments were: (1) a single application of  $500 \mu\text{L L}^{-1}$  GA during anthesis and (2) the application of  $100 \mu\text{L L}^{-1}$  GA 22 and 42 days after anthesis (Aguilar and Chávez, 1995). GA inhibits seed development and induces fruit growth, but also causes the development of a fruit with a thin peel, little pulp and a low total content of soluble solids (Nerd and Mizrahi, 1994).

Since epidermal cells in the funicular cover will not differentiate without fertilization, Rosas and Pimienta (1986) stated that *Opuntia* cannot produce parthenogenetic fruits. Nevertheless, these authors did not consider the possibility of autonomous parthenogenesis (carried out in the absence of any stimulus) and Weiss et al. (1993) demonstrated that the Israeli BSI cultivar of *O. ficus-indica* produces autonomous parthenogenetic fruits.

## 7. Fruits

*Opuntia* fruits are unilocular and polyspermic. There are three kind of fruits: fleshy fruits (contain seeds with pulp around it and thin peel), dry fruits (seeds almost without pulp and thin peel) and xoconostle fruits (seeds with little pulp and thick and acid peel) (Bravo, 1978; García et al., 2003). In the literature there is more

information about the former and less information about dry and xoconostle fruits. In fleshy fruits, when the fruit ripens the peel thickens, tubercles become imperceptible due to tissue turgidity and the surface becomes colored. Ninety percent of the pulp is constituted by parenchymatous cells originating in the dorsal epidermis of the funicular cover; the remaining 10% being funicular tissue (Pimienta and Engleman, 1985). It is likely that areoles remain active even in the fruit, since some develop into cladodes (Anthony, 1954) flowers and fruits (Scheinvar, 1999). In *O. ficus-indica*, the unripened green peel has stomatal and photosynthetic activity, contributing 8–10% to fruit growth (Inglese et al., 1994). In fact, cladode and peel tissues are alike (Pimienta and Engleman, 1985). Fruit areoles always have glochids and may have spines and bristles or hairs, which may persist from the flower stage (Bravo, 1978).

In *O. engelmannii*, after 4 years of records, on average of 48% (ranging from 23.0% to 76.0%), of floral buds become ripe fruits (Bowers, 1996a). The number of fruits per plant in *O. excelsa* ranges from 0 to 479. Plants of this species may start producing fruits when they have 33 cladodes (Bullock and Martijena, 1998). *O. engelmannii* starts to reproduce at a size of about six to 13 cladodes (Bowers, 1996b). *O. stricta* starts at 28 cladodes (Hoffmann et al., 1998) and plants of The Galapagos islands (*O. echios* and *O. galapageia*) start to produce fruits when they have 20 cladodes (Racine and Downhower, 1974). In *O. excelsa* the highest production of fruits occurs in plants having 150–350 cladodes (Bullock and Martijena, 1998).

Generally, fruit ripening is asynchronous. In The Galapagos Islands fruits fall throughout the whole year, starting from 4 to 428 days after anthesis (the first fruits to fall are actually abortive flowers) (Grant and Grant, 1981; Racine and Downhower, 1974). In the northern hemisphere, fruits are produced between April and November and in the southern hemisphere, the highest ripe fruit production occurs in June, July and November (Table 1).

The fruit requiring the longest time to ripen is that of *O. joconostle*, needing 224 days after anthesis (Sánchez et al., 1991). The time that elapses from the onset of flower bud to fruit ripening ranges from 45 to 154 days (Kuti, 1992). In *O. ficus-indica* the peel is dark green until 50 days after anthesis. Between days 60 and 70 the peel starts to become colored and the pulp starts to acquire the characteristic color of the cultivar. The peel and pulp are completely colored 85–100 days after blooming (Barbera et al., 1992). Some *O. compressa* fruits never ripen, as a consequence of damage by the larvae *Aspohondylia betheli* (Cecidimyiidae) (Baskin and Baskin, 1977).

In *O. ficus-indica*, fruits grow vigorously in terms of length, width, weight and volume, during the first 20–30 days after anthesis and stop growing approximately 59–90 days after anthesis (Barbera et al., 1992; Nieddu and Spano, 1992). When the dimensions and weight of *O. ficus-indica* fruits are plotted against time, sigmoid curves are obtained and three consecutive phases can be detected: (1) rapid initial growth; (2) slow intermediate growth; and (3) rapid final growth (Barbera et al., 1994). The peel grows at the fastest rate during phase 1, the seed shows the maximum growth in phase 2 and the maximum pulp growth occurs during phases 2 and 3 (Nerd and Mizrahi, 1995). Fruits with few seeds (such as the Israeli BSI cultivar)

grow at a faster rate because of the omission of phase 2 (Weiss et al., 1993). This sigmoid growth pattern has also been recorded in *O. inermis*, *O. hyptiacantha*, *O. lindheimeri* (Kuti, 1992) and *O. joconostle* (Sánchez et al., 1991).

Fruit weight in *O. ficus-indica* is affected by the order of production of the flower bud and the number of fruits on the cladode. Thus, floral buds that sprout earlier usually become heavier fruits. Furthermore, the heaviest fruits are obtained from cladodes with only six fruits (Wessels and Swart, 1990; Inglese et al., 1994). The most conspicuous ripeness indicator in those *Opuntia* species that produce fleshy sweet fruits is peel color, but the most reliable information is provided by total soluble solids, which is at least 10–13° Brix in ripe fruits. The sweetness of the *O. ficus-indica* fruit pulp (14.2° Brix) is related to the soluble solid content. Its acidity (pH = 5.75) is mainly derived from its citric acid content of 0.18%. The fresh pulp has low levels of ash (0.44%), protein (0.21%), fat (0.12%), pectin (0.19%) and fiber (0.02%). Sugars present include glucose and fructose (6:4 ratio). Only traces of vitamin A ( $\beta$ -carotene), 22.1 mg of vitamin C and 47.30 kcal were registered in 100 g of fresh pulp. It is rich in K, with acceptable levels of Mg, Ca, P and poor in Na and Fe (Sawaya et al., 1983). The dried thick edible peel of *O. joconostle* contains 3.22% of protein, 11.68% of crude fiber and 14.16% of dietary fiber. It is poor in Na and rich in K and its pH is 3.2 (García et al., 2003). When analyzing several cultivars and wild species of *Opuntia* from the San Luis Potosí and Zacatecas highlands, the majority belonging to the *Streptacanthae* series, Mauricio (1985) and Peralta (1983) found that fruit fresh weight ranges from 35.71 to 205.38 g, peel weight varies from 22.87 to 79.56 g, pulp weight from 20.39 to 160.21 g and sweetness from 10.4 to 16.93° Brix.

## 8. Seed

Seed growth and ripening occur 30–70 days after anthesis (Barbera et al., 1992). The *Opuntia* seed is small and ovoid or lens-shaped (Bravo, 1978). An average seed (403 fruit samples belonging to 26 species, including fleshy and xocconostle fruits, obtained in 27 localities of Mexican highlands) is 0.45 cm long, 0.35 width and 0.16 cm thick (Aguilar et al., 2003). The range in length is from 0.25 cm in *O. erinacea* (Earle, 1963) to 1.3 cm in *O. megasperma* (Anderson, 2001). Seeds have a thick white funiculus surrounding them, well-developed perisperms and curved embryos (Bravo, 1978; Gibson and Nobel, 1986; Stuppy, 2002). The *Opuntia* seed of several species presents dormancy associated with tegument impermeability and funicular hardening (Flores, 1973; Stuppy, 2002), such as in *O. aurantiaca* (Archibald, 1939), *O. robusta*, *O. streptacantha* (Beltrán and Aguirre, 1981; Beltrán, 1984) and *O. tomentosa* (Olvera et al., 2003).

In *Opuntia* cultivars the presence of a great number of normal seeds in the fruit is considered an obstacle for broadening its commercialization (Barbera et al., 1994). Italian *O. ficus-indica* cultivars have an average of 273 seeds per fruit, of which 146 are normal and 127 sterile (Barbera et al., 1991); Israeli cultivars of the same species have an average of 268 normal seeds per fruit (140–430) (Nerd and Mizrahi, 1995) and Mexican cultivars of *O. ficus-indica* have an average of 203 normal seeds per

fruit (10–448) (Reyes-Agüero et al., 2004). In general, the average number of seeds per fruit varies considerably: 55 in *O. brunneogemmia* (Schlindwein and Wittmann, 1997), 61 in *O. phaeacantha* (Osborn et al., 1988), 64 in *O. viridirubra* (Schlindwein and Wittmann, 1997), 99 in *O. excelsa* (Bullock and Martijena, 1998), 110 in *O. stricta* (Gimeno and Vilà, 2002), 157 in *O. engelmannii* (Bowers, 1997), 164 in *O. joconostle* (Sánchez, 1997), 174 in *O. maxima* (Gimeno and Vilà, 2002) and 208 in *O. rastrera* (Mandujano et al., 1996). In *Opuntia* fruit cultivars with different degrees of domestication and wild plants growing in the meridional highlands of Mexico were found to have 16–518 seeds per fruit, with 0.0–98.0% aborted seeds (Aguilar et al., 2003).

In *O. excelsa* no significant relationships were found between seed production and endogenous (age, plant size, number of fruits) or exogenous factors (site characteristics) (Bullock and Martijena, 1998). In *O. engelmannii* in an unusually dry year, flowers and fruits production were, respectively 70.6% and 56.7% less than expected; but, individual fruits contained about as many seeds as during a normal year (Bowers, 1997). However, in *O. ficus-indica* it has been shown that seed weight increases when the plants are irrigated (Mulas and D'hallewin, 1997).

*Opuntia ficus-indica* seed contains high amounts of P, K and Mg and lower amounts of Ca, Na, Mn, Zn, Fe and Cu. It has 4.6–6.7% of fatty acids, of which linoleic was the most abundant (60.6–66.79%), followed by oleic (18.12–23.46%) and palmitic acids (12.18–12.80%) (Nieddu et al., 1997). In recently collected seeds of *O. joconostle* the water-content, given on a dry weight basis, ranges from 9.93% to 11.02% (Sánchez, 1997). From the genus, *O. joconostle* has the highest oil content (12.4–16.2%) (Sánchez and Ortega, 1996). Finally, eleven amino acids have been extracted from the *O. ficus-indica* seed, the most abundant of which are glutamine, asparagine and arginine (Campos et al., 1997).

In regards to seed dispersal, the uneven distribution pattern of *O. ficus-indica* in the Karoo of South Africa is mainly attributed to seed dispersal by crows. *Corvus capensis* and *C. albus* feed on a variety of fruits, including *Opuntia*. When regurgitating food to feed their chicks, some of the seeds fall, mainly under nests. Also, these birds prefer posts rather than trees and fences for nesting. As a result, the density of *O. ficus-indica* in rangelands of the Karoo was 86.3 plants ha<sup>-1</sup> within a radius of 5.0 m around telephone posts, 13.2 plants ha<sup>-1</sup> in the 2.5 m adjoining fences and only 0.11 plants ha<sup>-1</sup> in open plains (Dean and Milton, 2000).

In The Galapagos Islands, most seed predation occurs on the ground once the ripe, seed-filled fruit has fallen from the parent tree (Racine and Downhower, 1974). Seed dispersal is dependent upon finches (*Geospiza conirostris* and *G. scandens*) and possibly also on mockingbirds (*Nesomimus macdonaldi* and *N. parvulus*), native Galapagos rat (*Oryzomys bauri*) and introduced black rat (*Rattus rattus*) (Racine and Downhower, 1974; Grant and Grant, 1981). In the Spanish Mediterranean region, the main seed dispersers of *O. stricta* and *O. maxima* are wild boars (*Sus scrofa* ssp. *castelanus*) and thrushes (*Turdus philomenos*) (Gimeno and Vilà, 2002).

In the Chihuahuan Desert, Mandujano et al. (1997) quantified the number of *Opuntia rastrera* seeds present in samples of animal feces (Table 6). The highest number of seeds was found in coyote feces, followed by pig and mule deer feces. No

Table 6  
Quantity of seeds of *Opuntia rastrera* in feces of mammals and pellets of a bird and its germination (based on Mandujano et al. 1997)

Common name (scientific name) [n = samples of feces]	Average number of seeds per sample ( $\pm$ SD)	Average of germination percentages of seeds without storage (n = 100 seeds)	Average of germination percentages of seeds with one or two-year storage ( $\pm$ SD), n = 100 seeds
Coyote ( <i>Canis latrans</i> ) [n = 44]	948.61 (329.80)	0.0	40.0 (18.0)
Common pig ( <i>Sus domesticus</i> ) [n = 10]	89.3 (55.31)	0.0	6.5 (1.0)
Mule deer ( <i>Odocoileus hemionus</i> ) [n = 16]	18.87 (7.01)	0.0	69.0 (12.0)
Woodrat ( <i>Neotoma albigula</i> ) [n = 13]	0.00 (0.00)	0.0	0.0 (0.0)
Northern raven ( <i>Corvus corax</i> ) [n = 29]	54.83 (15.64)	0.0	45.0 (8.0)
Control [n = 100 fruits]	—	0.0	76.5 (6.0)

seeds were found in woodrat feces, but they were present in pellets (regurgitated) by crows (Table 6). Coyote feces are actively looked for by granivores, who eat almost all the seeds contained in them. In contrast, mule deer feces, with a lower seed content, are rarely consumed by granivores; thus reducing the probability of seed destruction. Also, seeds collected from mule deer feces have higher germination percentages (Table 6). Only seeds damaged by mastication (85%) were found in the pig (Mandujano et al., 1997), which could be indicative of a poor role for peccaries (*Peccary tajacu*) as dispersers. The jackrabbit (*Lepus californica*) consumes *O. macrorhiza* fruits (Timmons, 1941) and the eastern cottontail (*Sylvilagus floridanus*) *O. compressa* fruits (Baskin and Baskin, 1977). There are several small mammal species, including *Chaetodipus penicillatus*, *Dipodomys merriami*, *D. nelsoni*, *Perognathus flavus*, *Peromyscus eremicus* and *Spermophilus spilosoma* that play a minor role in the consumption of *Opuntia* fruits (Montiel and Montaña, 2000). The most diverse animal group in *O. rastrera* fields is birds, but out of 18 recorded species, only *Corvus corax*, *Toxostoma curvirostre* and *Mimus polyglottos* are important fruit consumers. The former consumed almost the entire fruit while the other two consumed only 50%, allowing other dispersers (*Myrmecocystus* and *Solenopsis* ants) to participate in this process (Montiel and Montaña, 2000).

In the San Luis Potosí highlands, one of the main *Opuntia* seed dispersers recorded is *Pogonomyrmex* ants rather than rodents (Vargas and González, 1992). Other *Opuntia* fruit consumers are white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*), pronghorn (*Antilocapra americana*), bighorn sheep (*Ovis canadensis*) and bison (*Bison bison*) (Janzen, 1986). Lizards and turtles have also been observed to participate in *Opuntia* seed dispersal in The Galapagos and Tenerife Islands (Janzen, 1986). *Opuntia stricta*

dispersers in the Kruger National Park, South Africa, include baboons (*Papio ursinus*) and elephants (*Loxodonta africana*) (Hoffmann et al., 1998; Reinhardt and Rossouw, 2000). Mellink and Riojas (2002) include an extensive list of potential *Opuntia* seed dispersers.

## 9. Germination

Seed viability in *O. joconostle*, *O. stricta* and *O. maxima* varies from 94% to 97% (Sánchez, 1997; Gimeno and Vilà, 2002) and may last up to 15 years, at least in *O. stricta* (Reinhardt et al., 1999). In the field, *Opuntia* seeds germinate during spring and summer (Baskin and Baskin, 1977; Pimienta and del Castillo, 2002). *Opuntia stricta* seeds require at least six days to germinate if sown the year they were collected, or four days if stored for 1 year (Reinhardt et al., 1999). By contrast, *O. leucotricha* seeds stored for 14 months required 18 days to germinate (Olivares et al., 1999) and seeds of *O. robusta*, *O. streptacantha* and two *Opuntia* fruit cultivars ('Amarillo Venadero' and 'Blanco') required from 1 to 10 days (Beltrán, 1984).

Germination of *O. ficus-indica* seeds reaches up to 90% in growth chambers with a day/night temperature regime of 30/20 °C, but only reaches 55% when seeds are kept at room temperature and 43% if seeds are placed outdoors (in both cases with a mean monthly temperature of 30 °C) (Nieddu and Chessa, 1997). Temperatures above 25 °C are required for the germination of the *O. edwardsii*, *O. discata* and *O. lindheimeri*, which are the soil temperatures prevailing in western Texas from April to October where this species are common (Potter et al., 1984). Beltrán (1984) obtained seed germination rates of 71% and 42% for *O. streptacantha* and *O. robusta*, respectively, when they were placed in growth chambers at a constant temperature of 35 ± 3 °C. In *O. stricta* the best day night temperatures for germination were also 30/20 °C, with significant differences in germination percentages among seeds obtained from ripened, semi-ripened and immature fruits (45%, 40% and 48%, respectively), but these percentages rose in seeds stored for 1 year (79%, 89% and 82%, respectively) (Reinhardt et al., 1999; Reinhardt and Rossouw, 2000).

*Opuntia rastrera* seeds obtained from feces of different animals did not germinate the year they were collected, but those from feces collected the previous 1–2 years previously did (Table 6). The more recently collected seeds failed to germinate, despite being 80% viable. Germination rose to 37.8% after 1-year storage and to 57% after 2 years. The lowest germination percentage was obtained in seeds collected from pig feces while intermediate percentages corresponded to coyote feces and seeds regurgitated by crows. The highest germination level was obtained in seeds from mule deer feces (Table 6) (Mandujano et al., 1997). In *O. rastrera* germination of intact seeds was similar or significantly higher compared to seeds that passed through the digestive tract (Table 4) (Mandujano et al., 1997). Similar results were obtained by Potter et al. (1984) for *O. lindheimeri* and by Gimeno and Vilà (2002) for *O. maxima* and *O. stricta*.

In general, seeds of *Opuntia* at least 1 year old after collection did not require special treatment to germinate (Beltrán and Aguirre, 1981; Mondragón and



Pimienta, 1995; Mandujano et al., 1996). Nevertheless, a number of treatments have been used in order to break the dormancy of recently collected seeds with varying results: (a) mechanical scarification; (b) mechanical scarification plus immersion in gibberellic acid; (c) immersion for five to 20 min in water at nearly 100 °C; (d) immersion in sulfuric acid solutions, followed by washing and imbibition in a solution of 100 mg of gibberellic acid in one liter of water; (e) immersion in 20% HCl for 24 h; (f) cooling; and (g) soaking in running water for 24, 48 and 72 h (Aguirre, 1970; Beltrán and Aguirre, 1981; Potter et al., 1984; Mondragón and Pimienta, 1995; Olvera et al., 2003).

Recently collected *O. edwardsii* seeds required immersion for 60 min in concentrated sulfuric acid, achieving a 15% germination rate after 14 days at constant temperature (35 °C) (Potter et al., 1984). Also, *O. joconostle* seeds required mechanical scarification, imbibition in water and in a 40  $\mu\text{L L}^{-1}$  gibberellic acid solution to obtain 80% germination (Sánchez, 1997). Beltrán and Aguirre (1981) found that chemical scarification with 20% HCl for 24 h was harmful for *O. streptacantha* and *O. robusta* seeds and had a slightly favorable effect on the seed germination of two *Opuntia* cultivars ('Amarillo Venadero' and 'Blanco'). Later, Beltrán (1984) found that seeds of *O. streptacantha*, *O. robusta* and the 'Amarilla Venadero' and 'Blanco cultivars' showed 70.6%, 42.0%, 26.6% and 23.3% germination, respectively, after mechanical scarification.

Sowing *O. tomentosa* seeds increased their germination capability (reaching 100% after 18 months), compared to seeds stored in the laboratory for the same period (Olvera et al., 2001a). In the case of sown seeds, the germination percentage was inhibited in sites with a temperature above 20.6 °C. Sowing caused a partial deterioration of the seed teguments due to the action of fungi and abiotic factors, leading to the loss of dormancy (Olvera et al., 2001b).

## 10. Seedlings

In *Opuntia* seedlings, cotyledons are long and normally protrude completely and easily from the seed coating (Archibald, 1939). *Opuntia aurantiaca* cotyledons are oval-shaped, approximately twice as long as wide, thick and succulent, green in the upper portion and with a reddish color at the bottom. The first cladode is globular and gradually elongates (Archibald, 1939).

During the first year, seedlings of *O. ficus-indica* and *O. echios* grow in length at a rate of 25  $\text{cm year}^{-1}$  (Racine and Downhower, 1974; Nieddu and Chessa, 1997), 3.36  $\text{cm year}^{-1}$  in *O. maxima* and 4.0  $\text{cm year}^{-1}$  in *O. stricta* (Gimeno and Vilà, 2002). Under greenhouse conditions *O. compressa* seedlings grew 6.0  $\text{cm year}^{-1}$ , but seedling growth was only 1.16  $\text{cm year}^{-1}$  in the field (Baskin and Baskin, 1977).

In the *Opuntia* life cycle the seedling is the most vulnerable stage. Successful seedling establishment is largely limited to areas beneath the canopy of perennial "nurse plants" and therefore, seedlings most likely to disappear are those that develop in open spaces, without the protection of larger *Opuntia* plants or other shrubs (Anthony, 1954; Mandujano et al., 1998; Racine and Downhower, 1974;

Yeaton, 1978; Yeaton and Romero-Manzanarez, 1986; Flores and Yeaton, 2000, 2003). Vargas and González (1992) registered a drop from 500 to 16 seedlings over an 18-month period in sites with unrestricted access to herbivores in an *O. streptacantha* and *O. robusta* nopalera. The same authors planted 4–5 week-old seedlings in different microsites and found that the highest mortality (77–86%) occurred in barren soil lacking the cover of older *Opuntia* plants, whereas the highest survival rate (57–70%) occurred in rock crevices or at the base of grass tussocks.

Germinating and growing under the cover of adult plants does not ensure survival in some species indicating a high mortality rate during the establishment phase. For example, in a study of survival of seedlings of *O. rastrera* in nopalera and grassland, in the former, 76% of the transplanted seedlings in protected areas were eaten during the first 20 days and 100% of the unprotected seedlings were eaten within 5 days; in the grassland, all were eaten during the first 5 days regardless of whether they were protected or not. In both environments, herbivores were *Chaetodipus penicillatus*, *Dipodomys nelsonii*, *Perognathus flavus*, *Peromyscus eremicus* and *Neotoma albigula* (Mandujano et al., 1998). In other work, 50 *O. compressa* seedlings that Baskin and Baskin (1977) recorded growing under protected areas by shrubs, 19 died in the first year, 10 in the second year, 12 the following year, five the fourth year and the four remaining plant seedlings died in the fifth year; the highest mortality occurred during dry summers. In effect, several features of sexual reproduction, such as number of floral buds, the success in producing fruits, the size and the number of seeds and probably seedling survival, are affected by the weather, especially the quantity of rainfall (Racine and Downhower, 1974; Bowers, 1996b; Mulas and D'hallewin, 1997).

In the case of *O. rastrera*, 3406 adults ha<sup>-1</sup> produced 34 706 fruits containing 7 200 000 seeds, but only 12 seedlings were recorded (Mandujano et al., 1996). In abandoned olive plantations of the Spanish Mediterranean, *O. maxima* produces 22 180 000 seeds and 1780 seedlings ha<sup>-1</sup>, with a survival of 100% after 2 years, while *O. stricta* produces 16 660 000 seeds and 370 seedlings ha<sup>-1</sup>, with a survival of 95% after 2 years (Gimeno and Vilà, 2002).

## 11. Multiplication

Vegetative multiplication occurs frequently in *Opuntia*. In fact, some species mainly reproduce in this way such as *O. fragilis*, *O. polyacantha*, *O. strigil* and *O. trichophora* (Anthony, 1954; Bobich and Nobel, 2001a). A study assessed the importance of reproduction and multiplication in the population growth of *O. microdasys*, *O. rastrera* and *O. violacea* in the southern Chihuahuan Desert, finding that the highest proportion of population growth was due to multiplication in *O. microdasys* and *O. rastrera* and to reproduction in *O. violacea*. At the same time, the annual rate of population growth of *O. microdasys* and *O. rastrera* was 3%, whereas the *O. violacea* population decreased by 0.01% (Mandujano et al., 2001). The high frequency of multiplication in *Opuntia* can maintain particular genetic

combinations, perpetuate hybrids, develop dense populations and readily colonize new localities (Rehman and Pinkava, 2001).

Two hypotheses have been proposed in order to explain the importance of multiplication in *Opuntia*: (1) the scarcity of safe places that allow adequate germination and seedling survival, as documented in the above section and (2) the extinction, during the Pleistocene of seed dispersers which had (putatively) coevolved with *Opuntia* (Janzen, 1986; Nobel, 1998). The evidence reported by several authors (García, 1984; Mandujano et al., 1997; González, 1999; Dean and Milton, 2000; Gimeno and Vilà, 2002; Montiel and Montaña, 2000; Vargas and González, 1992) precisely documents active seed dispersal processes. However, the most common way of multiplication is through cladode detachment. The presence of spines that project downward acting as hooks (at least in *O. fragilis*), may be evolved dispersal mechanisms for disseminating joints and fruits by large mammals (Gibson and Nobel, 1986; Janzen, 1986). These parts of the plants develop adventitious roots when areoles contact soil (Barrientos and Brauer, 1964; del Castillo, 1986). The naphthalenic acid auxin (NAA) experimentally promotes the development of adventitious roots (Mauseth and Halpern, 1975).

An important aspect in multiplication is cladode-detachment resistance. *Opuntia ficus-indica* cladodes are more resistant to detachment, since they lean only  $2.9^\circ$  when a 1 kg force is applied to the cladode center. In contrast, the same force applied in *O. occidentalis* leads to an inclination of  $21.3^\circ$  and of  $10.3^\circ$  in *O. littoralis*. The higher cladode resistance of *O. ficus-indica* is attributed to the fact that the area at the cladode-cladode joint is 2.4 times larger than the area registered for the other two species, along with higher amount of woody tissue at the joint (Bobich and Nobel, 2001b).

Under natural conditions, *O. occidentalis* is a species that covers a large area due to its horizontal branches that root when they make contact with the soil, eventually detaching from the mother plant. Each plant has an average cover of  $5.5\text{ m}^2$  and about  $6.5\text{ m}^2$  detached and rooted branches. Forty six percent of branches are formed by two cladodes, less than 9% include four or more cladodes and the lowest rooting frequency was observed in branches with only one cladode (Bobich and Nobel, 2001b). Most commonly, detachment tends to occur when the branch has a wide vertical angle. Other than gravity, the natural forces that contribute to these detachments remain unknown. Coyotes, cattle, deer or rabbits could play a role in this regard (Anthony, 1954; Bobich and Nobel, 2001b), although the effect of wind may also be important.

Another type of asexual reproduction is by rhizomes. In the San Luis Potosí highlands, farmers collect rhizomes of the medicinal species *O. pachyrrhiza* and *O. megarhiza* (Juárez et al., 1996; Hernández et al., 2001a, b) and transplant them to their home gardens. Under natural conditions, rhizomes could give rise to colonies around a mother plant that has grown from a seed. *Opuntia* also includes stolon-forming species (i.e. plants that produce lateral branches at the stem base, above or below the soil surface) which root at intermediate portions and from which new individuals grow (Font, 1953). An example is *O. polyacantha*, which produces shoots from large woody underground stolons that extended some meters near the soil

surface. The longest stolon measured, 1.6 m, had two branches and produced 10 shoots (Harvey, 1936). The other stolon type occurs in species with radial branching over the soil surface, with cladodes growing in rows perpendicular to the soil, as in *O. occidentalis* (Bobich and Nobel, 2001b), *O. rastrera* (Flores and Aguirre, 1979) and *O. phaeacantha*. *O. polyacantha*, *O. stenopetala* and *O. stricta* (Bravo, 1978). Upon maturing, these cladodes gradually lose symmetry because the margins in contact with soil become straighter and wider. Rooting is profuse and soon the branch functions as an independent individual plant (Flores and Aguirre, 1979).

At the northern distribution limit of the genus, located in southeast Manitoba, Canada, *O. fragilis* apparently reproduces solely by multiplication. This species is distributed along riverbanks and lake shores in boreal forests. Terminal or youngest cladodes detach more easily and require less force (0.29 kg) for detachment than distal or older cladodes. Detachment occurs more frequently in late spring on hillsides, from where they are dispersed by rolling (geochory), until their spines become attached to moss. Some cladodes may fall into rivers and travel long distances (hydrochory), even remaining floating in still waters for 40 days or more before becoming established and rooting. Cladode survival percentage 13 months after being deposited on a number of substrates ranged from 63% to 100% and 86% of surviving cladodes developed roots, mainly in mossy substrates and barren soil. Epizoochory by humans and deer is also frequent in this species and birds and small mammals are also likely to participate (Frego and Staniforth, 1985).

## 12. Discussion

The evolutionary and ecological success of *Opuntia* can be partly explained in terms of the richness of reproduction modalities. Basically, the two main variants are morphologically derived from the areoles of *Opuntia*, since their areolar meristems give rise to buds for vegetative growth (shoot or root) as well as buds for flower production (Bowers, 1996a).

Sexual reproduction appears to be more complex and risky compared to multiplication, since the former involves more organs, stages and processes (floral bud, anthesis, flower, pollination, fruit, seed production, dispersal, germination, seedling development and growth) until an adult individual grows (Barbera et al., 1991, 1992, 1994; Nerd and Mizrahi, 1995; Mandujano et al., 1996, 1997; Pimienta and del Castillo, 2002). The seedling stage is very vulnerable (Baskin and Baskin, 1977; Vargas and González, 1992) and processes such as pollination and seed dispersal, that depend on animals interactions (García, 1984; Janzen, 1986; Mandujano et al., 1997) require more time. An individual that developed from a seed has a low probability of reaching reproductive age (Mandujano et al., 2001). The advantage of sexual reproduction in *Opuntia* is the production of genetically unique individuals, which contribute to maintaining the species genetic variability as well as having the potential to be more easily dispersed (Montiel and Montaña, 2000).

Considering the genus as a whole, *Opuntia* is in flower or fruit virtually year round. However, low temperatures in the previous season seem to be necessary to trigger anthesis (Nerd and Mizrahi 1995), so that flowering period almost always begins in late winter and can last until early autumn (Table 1).

The richness and broad distribution of the genus are probably reflected in the large variability in size of the flowers with just one pollination syndrome. However, further in-depth pollination studies are required. The existence of a considerable number of polylectic insects ensures that any of these can at least cause thigmotaxis towards the style or use stigma lobes as a platform for alighting (del Castillo, 1999), thus assuring fruit and seed production. Nevertheless, the apparent specialization in *Opuntia*-pollinating bees contributes to hybridization in the genus (Grant and Grant, 1979c). Bees of the genera *Lithurge* and *Diadasia* stand out among oligolectic insects, since these are the ones closest to being considered as having coevolved along with *Opuntia* (Linsley and MacSwain, 1957; Mandujano et al., 1996; Schindwein and Wittmann, 1997). However, not even these bees show any specificity towards a particular *Opuntia* species (Table 3) that could cause reproductive isolation. Several of the different reproductive systems existing in angiosperms have been reported to occur in the genus *Opuntia* (del Castillo, 1999). Xenogamy and autogamy have been recorded and these systems may occur more or less frequently in some species, depending on time and space. Most populations are hermaphroditic, but monoecious, dioecious, trioecious and gynodioecious species also exist (del Castillo, 1999; Diaz and Cocucci, 2003). The highest fruit production takes place in the summer, but, taken as a genus, fruits are produced virtually all year round, as in several Mexican cultivars (Gallegos and Méndez, 2000), including xoconostle (Scheinvar, 1999), as well as most species of The Galapagos Islands (Grant and Grant, 1981). There are several kinds of *Opuntia* dispersers with different level of success (Table 6), from ants to medium-size mammals. Based only on the results by Aguirre (1970) and Mandujano et al. (1997), the passage of the seed through the digestive tract seems an unnecessary requirement for germination. However, this research is still insufficient to evaluate the role of endozoochory in the success of the genus. *Opuntia* seeds may be viable for up to 15 years and undergo a dormancy period that lasts at least 1 year. This period seems to be associated with the hardness of the funicular cover and teguments (Aguirre, 1970; Beltrán and Aguirre, 1981), although it has also been attributed to embryo immaturity (Mandujano et al., 1997; Olvera et al., 2003). However, in some species (*O. aurantiaca*, *O. robusta*, *O. streptacantha* and *O. tomentosa*) dormancy does not last more than 1 year, after which high germination rates are obtained (Archibald, 1939; Flores, 1973; Beltrán and Aguirre, 1981; Beltrán, 1984; Stuppy, 2002; Olvera et al., 2003).

The low seedling survival rate of *Opuntia* in the Chihuahuan Desert (Vargas and González, 1992; Mandujano et al., 1996) contrasts with the high seedling survival rate in the Spanish Mediterranean, where the highest percentage of new individuals is the result of sexual reproduction (Gimeno and Vilà 2002). It is likely that higher of rainfall (mean annual 600 mm), lack of livestock disturbance and the extensive hunting practiced in abandoned olive fields, contributes to keep the number of seedling predators at low levels in Europe.

In contrast to reproduction, multiplication in *Opuntia* seems to be a less complex process (virtually, only requiring vegetative parts, which are generally large and protected by spines) with a high probability of becoming adult individuals (Aguirre, 1970; Bobich and Nobel, 2001a; Mandujano et al., 2001). One drawback of multiplication is that it produces organisms genetically identical to the mother plant, which reduces the population variability and generally implies lower opportunities for long range dispersal (Bobich and Nobel, 2001a,b). In several populations the higher recruitment of individuals by multiplication is evident (Bobich and Nobel, 2001a; Mandujano et al., 2001). Vegetative propagules display a short-range dispersal (Bobich and Nobel, 2001a), resulting in high-density populations surrounding the mother plant (Bobich and Nobel, 2001b), although in *O. fragilis*, dispersion of joints may be very broad (Frego and Staniforth, 1985), especially when animals cause detachment (Anthony, 1954; Bobich and Nobel, 2001b) and dispersal (Frego and Staniforth, 1985) of the joints. Furthermore, it seems likely that in the absence of multiplication, most plants live no longer than 20–25 years (Bowers, 1996b).

Assuming that more details about the reproductive biology are unveiled in the future, it can be concluded that even when species which reproduce solely by multiplication exist (del Castillo, 1999) or by seeds (Mandujano et al., 2001), both contribute to the evolutionary and ecological success of the genus.

### 13. Conclusions

The genus *Opuntia* is probably the most successful cactus genus according to its distribution, dispersal traits and multiplication processes. Its ecological and evolutionary success can partly be attributed to its strong association to animals during its reproduction. There is an apparent specialized bee-pollination system, exemplified by *Lithurge* and *Diadasia* bees, which are probably coevolved with *Opuntia*. Future studies should analyze how effective pollinators are in order to assess the possible role of pollinators in adaptive radiation. Also in this regard, interspecific hybridization in *Opuntia* seems to be an important aspect to study. In a similar way, seed dispersal has been an important aspect contributing to the success of *Opuntia*, but an assessment of disperser effectiveness will be useful to determine the role of seed dispersal on seedling establishment and population dynamics. It is possible that extinct megafauna contributed in this regard and future efforts should be directed to determine if seed dispersal traits or even different multiplication processes can be associated with such anachronisms.

### Acknowledgements

This work is a part of doctoral dissertation of the first author in Postgrado de Ciencias Biológicas, at Universidad Nacional Autónoma de México. We would like

to thank Dr. Richard I. Yeaton, Dra. Karen J. Esler and Dr. Patrick Griffith for their critical review of the manuscript.

## Appendix A

Authority (ies) of species mentioned in the text.

Species	Authority (ies)
<b>Insects</b>	
<i>Agapostemon coloradinus</i>	(Vachal) Halictidae
<i>Agapostemon texanus</i>	Cresson
<i>Anthophora californica</i>	Cresson
<i>Anthophora montana</i>	Cresson
<i>Apis mellifera</i>	L.
<i>Aspohondylia betheli</i>	Cockerell
<i>Augochlorella neglectula</i>	Cockerell
<i>Bombus pennsylvanicus</i>	DeGeer
<i>Cephalocolletes rugata</i>	Urban
<i>Diadasia australis</i>	Cresson
<i>Diadasia diminuta</i>	Cresson
<i>Diadasia opuntiae</i>	Cockerell
<i>Diadasia patagonica</i>	Cresson
<i>Diadasia rinconis</i>	Cockerell
<i>Lithurge apicalis</i>	Cresson
<i>Lithurge gibbosus</i>	Smith
<i>Lithurge littoralis</i>	Cockerell
<i>Lithurge rufiventris</i>	Friese
<i>Megachile amica</i>	Cresson
<i>Megachile casadae</i>	Cockerell
<i>Megachile concinna</i>	Smith
<i>Megachile dentitarsus</i>	Sladen
<i>Megachile montivaga</i>	Cresson
<i>Melissodes coreopsis</i>	Robertson
<i>Melissodes tristis</i>	Cockerell
<i>Perdita azteca</i>	Timberlake
<i>Perdita bicolor</i>	Smith
<i>Ptilothrix fructifera</i>	Holmberg
<i>Ptilothrix tricolor</i>	Holmberg
<b>Birds</b>	
<i>Corvus albus</i>	Statius Müller
<i>Corvus capensis</i>	Lichtenstein
<i>Corvus corax</i>	L.

<i>Geospiza conirostris</i>	Ridgeway
<i>Geospiza difficilis</i>	Sharpe
<i>Geospiza scandens</i>	Gould
<i>Mimus polyglottos</i>	L.
<i>Nesomimus macdonaldi</i>	Ridgeway
<i>Nesomimus parvulus</i>	Gould
<i>Taxostoma curvirostre</i>	Swainson
<i>Turdus philomenos</i>	Brehm
<b>Mammals</b>	
<i>Antilocapra americana</i>	Cord
<i>Bison bison</i>	L.
<i>Canis latrans</i>	Say
<i>Chaetodipus penicillatus</i>	Woodhouse
<i>Dipodomys merriami</i>	Mearns
<i>Dipodomys nelsoni</i>	Merriam
<i>Lepus californica</i>	Donald Ryder
<i>Loxodonta africana</i>	Blumenbach
<i>Neotoma albigula</i>	Hartley
<i>Odocoileus hemonius</i>	Rafinesque
<i>Odocoileus virginianus</i>	Boddaert
<i>Oryzomys bairi</i>	Allen
<i>Ovis canadensis</i>	Shaw
<i>Papio ursinus</i>	Kerr
<i>Peccary tajacu</i>	G. Cuvier
<i>Perognathus flavus</i>	Baird
<i>Peromyscus eremicus</i>	Baird
<i>Rattus rattus</i>	L.
<i>Spermophilus spilosoma</i>	Bennet
<i>Sus domesticus</i>	Erxleben
<i>Sus scrofa</i> spp. <i>castelianus</i>	Thomas
<i>Sylvilagus floridanus</i>	Allen
<b>Plants</b>	
<i>Opuntia anacantha</i>	Speg.
<i>O. auriantiacca</i>	Lind.
<i>O. brunneogemma</i>	(F. Ritter) C. Schindwein
<i>O. chlorotica</i>	Engelm. & J.M. Bigel.
<i>O. cochinera</i>	Griffiths
<i>O. compressa</i>	J.F. Macbr.
<i>O. curvispina</i>	Griffiths
<i>O. discata</i>	Griffiths
<i>O. echios</i>	J.F. Howell
<i>O. edwardsii</i>	V.E. Grant & K.A. Grant
<i>O. engelmannii</i>	Salm-Dyck
<i>O. erinacea</i>	Engelm. & J.M. Bigelow



<i>O. excelsa</i>	Sánchez-Mej.
<i>O. ficus-indica</i>	(L.) Mill.
<i>O. fragilis</i>	(Nutt.) Haw.
<i>O. galapageia</i>	Hens.
<i>O. glaucescens</i>	Link & Otto
<i>O. grahamii</i>	Engelm.
<i>O. grandis</i>	Hort. Angl. ex Pfeiff.
<i>O. helleri</i>	K. Schum. ex Robinson
<i>O. hyptiakantha</i>	A. Web.
<i>O. joconostle</i>	A. Web.
<i>O. leucotricha</i>	DC.
<i>O. ludheimeri</i>	Engelm.
<i>O. littoralis</i>	Britton & Rose
<i>O. macrorhiza</i>	Engelm.
<i>O. matudae</i>	Scheinvar
<i>O. maxima</i>	Mill.
<i>O. megakantha</i>	Salm-Dyck
<i>O. megarhiza</i>	Rose
<i>O. megasperma</i>	Howell
<i>O. microdasys</i>	(Lehm.) Pfeiff.
<i>O. occidentalis</i>	Engelm. & J.M. Bigelow
<i>O. pachyrrhiza</i>	H.M. Hern., Gómez-Hin. & Bárcenas
<i>O. phaeakantha</i>	Engelm.
<i>O. polyakantha</i>	Haw.
<i>O. prasina</i>	Speg.
<i>O. prolifera</i>	Engelm.
<i>O. pumila</i>	Rose
<i>O. quimilo</i>	K. Schum.
<i>O. quitensis</i>	F.A.C. Weber in Buis
<i>O. rastrera</i>	F.A.C. Weber
<i>O. retrorsa</i>	Speg.
<i>O. robusta</i>	Wendl.
<i>O. schottii</i>	Engelm.
<i>O. spinosior</i>	(Engelm.) Toumey
<i>O. stenopetala</i>	Engelmann
<i>O. streptakantha</i>	Len.
<i>O. stricta</i>	(Haw.) Haw.
<i>O. strigil</i>	Engelm.
<i>O. sulphurea</i>	G. Don in Loudon
<i>O. tomentosa</i>	Salm-Dyck
<i>O. trichophora</i>	(Engelm. & J.M. Bigelow) Britton & Rose
<i>O. violacea</i>	Engelm.
<i>O. viridirubra</i>	(F. Ritter) C. Schindwein

---

## References

- Aguirre, R.J.R., 1970. Estudios sobre el cardelero (*Opuntia robusta* (Haw.) DC.) en la región ganadera del noroeste del estado de San Luis Potosí. Bachelor thesis. Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, 62pp.
- Aguilar, B.G., Chávez, F.S., 1995. Frutos partenocárpicos de nopal (*Opuntia amricana*) mediante la inducción de esterilidad masculina. In: Pimiento, B.E., Neri, L.C., Muñoz, U.A., Huerto, M.F.M. (Eds.), Memoria del VI Congreso Nacional y IV Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, pp. 136–138.
- Aguilar, E.A., Reyes-Aguero, J.A., Aguirre, R.J.R., 2003. Caracterización de la semilla de 403 variantes de nopal (*Opuntia* spp.). In: Espurza, G., Salas, M., Mena, J., Valdez, R. (Eds.), Memoria del IX Congreso Nacional y VII Congreso Internacional sobre Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Universidad Autónoma Chapingo, Universidad Autónoma de Zacatecas e Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, Zacatecas, pp. 117–120.
- Anderson, E.F., 2001. The Cactus Family. Timber Press, Portland, 770pp.
- Anthony, M., 1954. Ecology of *Opuntia* in the big bend region of Texas. Ecology 35, 334–347.
- Archibald, E.E.A., 1939. The development of the ovule and seed of jointed cactus (*Opuntia aurantiaca* Lindley). South African Journal of Science 36, 195–201.
- Arena, E., Campisi, S., Fallico, B., Lanza, M.C., Maccarone, E., 2001. Aroma value of volatile compounds of prickly pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. Cactaceae). Italian Journal of Food Science 3, 311–319.
- Arias, S., 1997. Distribución general. In: Valles, S.C., Rodríguez, P.L. (Eds.), Suculentas Mexicanas, Cactáceas. Comisión Nacional para la Conservación y Uso de la Biodiversidad, Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca y Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp. 17–25.
- Ayala, R., Griswold, T.L., Bullock, S.H., 1993. The native bees of Mexico. In: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A., Fa, J. (Eds.), Biological Diversity of Mexico. Origins and distributions. Oxford University Press, New York, pp. 179–228.
- Baker, H.G., 1963. Evolutionary mechanisms in pollination biology. Science 139, 877–883.
- Barbera, G., 1995. History, economic and agro-ecological importance. In: Barbera, G., Inglese, P., Pimiento, B.E., Arias, J.E. de J. (Eds.), Agro-ecology, Cultivation and Uses of Cactus Pear. FAO, Rome, pp. 1–11.
- Barbera, G., Carimi, F., Inglese, P., 1991. The reflowering of prickly pear *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller. influence of removal time and cladode load on yield and fruit ripening. Advances in Horticulture Science 5, 77–80.
- Barbera, G., Carimi, F., Inglese, P., Panno, M., 1992. Physical, morphological and chemical changes during fruit development and ripening in three cultivars of prickly pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller). Journal of Horticulture Science 67, 307–312.
- Barbera, G., Inglese, P., La Mantia, T., 1994. Seed content and fruit characteristics in cactus pear (*Opuntia ficus-indica* Miller). Scientia Horticulturae 58, 161–165.
- Barrientos, P.F., Brauer, H.O., 1964. Multiplicación Vegetativa en Nopal a partir de Fracciones Mínimas de una Planta. Colegio de Postgraduados, Chapingo 4pp.
- Barthlott, W., Hunt, D.R., 1993. Cactaceae. In: Kubitzki, K., Rohwer, J.G., Battach, V. (Eds.), The Families and Genera of Vascular Plants, Vol. 2. Springer, Berlin, pp. 161–197.
- Baskin, J.M., Baskin, C.C., 1977. Seed and seedling ecology of *Opuntia compressa* in Tennessee Cedar Glades. Journal of the Tennessee Academy of Science 52, 118–122.
- Beltrán, P.M., 1984. Evaluación del potencial germinativo en el laboratorio de cinco especies de *Opuntia* de los estados de San Luis Potosí y Zacatecas. Bachelor thesis. México, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, 49pp.
- Beltrán, P.M., Aguirre, R.J.R., 1981. Aspectos de la germinación de nopales (*Opuntia* spp.) silvestres y cultivados. In: Avances en la Enseñanza e Investigación. Colegio de Postgraduados, Chapingo, pp. 28–29.

- Benson, L., Walkington, D.L., 1965. The southern Californian prickly pear invasion, adulteration and trial-by-fire. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 52, 262–273.
- Beutelspacher, B.R., 1971. Polinización de *Opuntia tomentosa* Salm-Dyck y *O. robusta* Wendland en el Pedregal de San Ángel. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 16, 84–86.
- Bianchi, M.B., Gibbs, P.E., Prado, D.E., Vesprini, J.L., 2000. Studies on the breeding systems of understory species of a Chaco woodland in the NE Argentina. *Flora (London)* 195, 339–348.
- Bobich, E.G., Nobel, P.S., 2001a. Vegetative reproduction as related to biomechanics, morphology and anatomy of four cholla cactus species in the Sonoran Desert. *Annals of Botany* 87, 485–493.
- Bobich, E.G., Nobel, P.S., 2001b. Biomechanic and anatomy of cladode junctions for two *Opuntia* (Cactaceae) species and their hybrid. *American Journal of Botany* 88, 391–400.
- Boke, N.H., 1980. Developmental morphology and anatomy in Cactaceae. *BioScience* 30, 605–610.
- Bowers, J.E., 1996a. More flowers or new cladodes? Environmental correlates and biological consequences of sexual reproduction in a Sonoran Desert prickly pear cactus *O. engelmannii*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 123, 34–40.
- Bowers, J.E., 1996b. Growth rate and life span of a prickly pear cactus, *Opuntia engelmannii*, in the northern Sonoran Desert. *Southwestern Naturalist* 41, 315–318.
- Bowers, J.E., 1997. The effect of drought on Engelmann prickly pear (Cactaceae: *Opuntia engelmannii*) fruit and seed production. *Southwestern Naturalist* 42, 240–242.
- Bravo, H.H., 1978. Las Cactáceas de México. Vol. 1, second ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 743pp.
- Bullock, S.H., Martijena, N.E., 1998. Growth and reproduction in forest trees of the cactus *Opuntia excelsa*. *Biotropica* 30, 553–558.
- Campos, F.A.P., Uchoa, A.F., Souza, P.A.S., Zárate, R.M.L., Oliveira, N.O.B., 1997. The isolation and characterization of a seed reserve protein from *Opuntia ficus-indica*. In: Vázquez, A.R., Gallegos, V.C., Treviño, H.N.E., Díaz, T.Y. (Eds.), *Memoria del VIII Congreso Nacional y V Congreso Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, pp. 167–168.
- Cockerell, T.D.A., 1900. The cactus bees: genus *Lithurge*. *American Naturalist* 34, 487–488.
- Colunga, P., Hernández, X.E., Castillo, A., 1986. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío guanajuatense. *Agrociencia* 65, 7–49.
- Crepel, W.L., 1983. The role of insect pollination in the evolution of angiosperms. In: Real, L. (Ed.), *Pollination Biology*. Academic Press, New York, pp. 29–50.
- Dean, W.R.J., Milton, S.J., 2000. Directed dispersal of *Opuntia* species in the Karoo, South Africa: are crows the responsible agents? *Journal of Arid Environment* 45, 305–314.
- del Castillo, R.F., González, E.M., 1988. Una interpretación evolutiva del polimorfismo sexual de *Opuntia robusta* (Cactaceae). *Agrociencia* 71, 185–196.
- del Castillo, R., 1986. La selección natural de los sistemas de cruzamiento en *Opuntia robusta*. Master in Science thesis. Colegio de Postgraduados, Montecillo, 133pp.
- del Castillo, R., 1999. Exploración preliminar sobre los sistemas de cruzamiento en *Opuntia*. In: Aguirre, R.J.R., Reyes-Aguero, J.A. (Eds.), *Memoria del VIII Congreso Nacional y III Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, pp. 360–389.
- Díaz, L., Cocucci, A.A., 2003. Functional gynodioecy in *Opuntia quinilo* (Cactaceae), a tree cactus pollinated by bees and hummingbirds. *Plant Biology* 5, 531–539.
- Earle, W.H., 1963. *Cacti of the Southwest*. Arizona University Press, Scottsdale 210pp.
- Figueroa, H.F., 1984. Estudio de las nopaleras cultivadas y silvestres sujetas a recolección para el mercado en el altiplano potosino-zacatecano. Bachelor thesis. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, 171pp.
- Figueroa, H.F., Aguirre, R.J.R., García, M.E., 1979. Estudio de las nopaleras cultivadas y silvestres sujetas a recolección para el Mercado. In: *Avances en la Enseñanza e Investigación*. Colegio de Postgraduados, Chapingo, pp. 10–11.
- Flores, F.J.L., Yeaton, R.L., 2000. La importancia de la competencia en la organización de las comunidades vegetales en el altiplano mexicano. *Interciencia* 23, 365–371.

- Flores, F.J.L., Yeaton, R.I., 2003. The replacement of arborescent cactus species along a climatic gradient in the southern Chihuahuan Desert: competitive hierarchies and response to freezing temperatures. *Journal of Arid Environment* 55, 583–594.
- Flores, R.L., Núñez, M.C., Márquez, G.J., 2001. Embriología de *Opuntia tomentosa* Salm-Dick, var. *tomentosa* Salm-Dick (Cactaceae). In: Memoria del XV Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México, Querétaro. Publication in CD: file:///D:/resume/res871.htm.
- Flores, V.C., Aguirre, R.J.R., 1979. El Nopal como Forraje. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo 77pp.
- Flores, V.E.M., 1973. Algo sobre morfología de cactáceas. Master in Science Thesis. Colegio de Postgraduados Chapingo. 167pp.
- Font, Q.P., 1953. Diccionario de Botánica Labor. Barcelona 1244pp.
- Frego, K.A., Stanforth, R.J., 1985. Factors determining the distribution of *Opuntia fragilis* in the boreal forest of southern Manitoba. *Canadian Journal of Botany* 63, 2377–2382.
- Gallegos, V.C., Méndez, G.S.J., 2000. La tuna. criterios y técnicas para su producción comercial. Universidad Autónoma Chapingo. Colegio de Postgraduados y Fundación Produce Zacatecas, Chapingo. 164pp.
- García, A.M., Pimienta, B.E., 1996. Cytological evidences of agamospermy in *Opuntia* (Cactaceae). *Haseltonia* (Iowa) 4, 39–42.
- García, P.L.G., Reyes-Aguero, J.A., Aguirre, R.J.R., Pinos-Rodríguez, J.M., 2003. Caracterización nutricional de frutos deshidratados de seis variantes de *Xoconostle* (*Opuntia* spp.). In: Esparza, G., Salas, M., Mena, J., Valdez, R. (Eds.), Memoria del IX Congreso Nacional y VII Congreso Internacional sobre Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Universidad Autónoma Chapingo, Universidad Autónoma de Zacatecas e Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias. Zacatecas, pp. 18–22.
- García, S.R., 1984. Patrones de polinización y fenología floral en poblaciones de *Opuntia* spp. en San Luis Potosí y Zacatecas. Bachelor thesis. Universidad Nacional Autónoma de México, México, 128pp.
- Gibson, A.C., Nobel, P.S., 1986. The Cactus Primer. Harvard University Press, Cambridge 286pp.
- Gil, G.S., Espinoza, R.A., 1980. Desarrollo de frutos de tuna (*Opuntia ficus-indica* Mill.) con aplicación preforal de giberlina y auxina. *Ciencias e Investigación Agraria* 7, 141–147.
- Gimeno, I., Vilà, M., 2002. Recruitment of two *Opuntia* species invading abandoned olive groves. *Acta Oecologica* 23, 239–246.
- González, E.M., 1999. Interacciones entre fenología, elementos bióticos y disturbio por pastoreo en las nopaleras del centro de México. In: Aguirre, R.J.R., Reyes-Aguero, J.A. (Eds.), Memoria del VIII Congreso Nacional y III Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, pp. 342–359.
- Grant, B.R., Grant, P.R., 1981. Exploitation of *Opuntia* cactus by birds on The Galapagos. *Oecologia* 49, 179–187.
- Grant, V., Connell, W.A., 1979. The association between *Carpophilus* beetles and cactus flowers. *Plant Systematics and Evolution* 133, 99–102.
- Grant, V., Grant, K.A., 1965. Flower Pollination in the Phlox Family. Columbia University Press, New York 180pp.
- Grant, V., Grant, K.A., 1979a. The pollination spectrum in the southwestern American cactus flora. *Plant Systematics and Evolution* 133, 29–37.
- Grant, V., Grant, K.A., 1979b. Pollination of *Opuntia basilaris* and *O. littoralis*. *Plant Systematics and Evolution* 132, 321–325.
- Grant, V., Grant, K.A., 1979c. Hybridization and variation in the *Opuntia phaeacantha* group in Central Texas. *Botanical Gazette* 140, 208–215.
- Grant, V., Hurd, P.D., 1979. Pollination of the southwestern opuntias. *Plant Systematics and Evolution* 133, 15–28.
- Grant, V., Grant, K.A., Hurd, P.D., 1979. Pollination of *Opuntia lindheimeri* and related species. *Plant Systematics and Evolution* 132, 313–320.
- Griffith, M.P., 2001. Experimental hybridization in northern Chihuahuan Desert region *Opuntia*. *Aliso* 20, 37–42.

- Griffith, M.P., 2003. Using molecular data to elucidate reticulate evolution in *Opuntia* (Cactaceae). *Madroño* 50, 162–169.
- Guzmán, U., Arias, S., Dávila, P., 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, 315pp.
- Harper, J.L., 1977. Population biology of plants. Academic Press, London 881pp.
- Harvey, A.D., 1936. Rootsprouts as means of vegetative reproduction in *Opuntia polyacantha*. *Journal of the American Society of Agronomy* 28, 767–768.
- Hernández, H.M., Gómez, H.C., Bárcenas, R.T., 2001a. *Opuntia pachyrrhiza*, a new species from the Chihuahuan Desert, Mexico. *Novon* 11, 309–314.
- Hernández, H.M., Gómez, H.C., Bárcenas, R.T., 2001b. Studies on Mexican Cactaceae. II. *Opuntia megarhiza*, a poorly known endemic from San Luis Potosí, Mexico. *Brittonia* 53, 528–533.
- Herrera, C.M., 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: A Devil's advocate approach. In: Lloyd, D.G., Barrett, S.C.H. (Eds.), *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. Chapman & Hall, New York, pp. 65–87.
- Herrera, C.M., Jordano, P., López-Soria, L., Amat, J.A., 1994. Recruitment of a mast-fruiting bird disperses tree: bridging frugivore activity and seedling establishment. *Ecological Monographs* 64, 315–344.
- Hoffmann, J.H., Moran, V.C., Zeller, D.A., 1998. Long-term population studies and the development of an integrated management program for control of *Opuntia stricta* in Kruger National Park, South Africa. *Journal of Applied Ecology* 35, 156–160.
- Huerta, M.F., 1995. Algunos aspectos de la polinización de *Opuntia streptacantha* Lemaire. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 40, 68–72.
- Hunt, D. (Ed.), 1999. CITES Cactaceae, check list, second ed. Royal Botanical Gardens, Kew 315pp.
- Hunt, D., 2002. Alphabetical list of currently accepted species. In: Hunt, D., Taylor, N. (Eds.), *Studies in the Opuntioideae*. David Hunt, The Manse and Chapel Lane, Sherborne, pp. 250–255.
- Inglese, P., Barbera, G., Carimi, F., 1994. The effect of different amount of cladodes removal on reflowering of cactus pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller). *Journal of Horticulture Science* 69, 61–65.
- Inglese, P., Barbera, G., La Mantia, T., 1995. Research strategies for the improvement of cactus pear (*Opuntia ficus-indica*) fruit quality and production. *Journal of Arid Environment* 29, 455–468.
- Inglese, P., Barbera, G., La Mantia, T., 1999. Seasonal reproductive and vegetative growth patterns and resources allocation during cactus pear fruit. *HortScience* 34, 69–72.
- Janzen, D.H., 1986. Chihuahuan Desert nopaleras: defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17, 595–636.
- Jordano, P., 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries and coevolution. *American Naturalist* 129, 657–677.
- Juárez, P.M.A., Reyes-Aguero, J.A., Andrade, A.J.A., 1996. Flora útil de tres tipos de matorral en el altiplano potosino-zacatecano. *Geografía Agrícola* 22, 23–37.
- Kurtz, E.B., 1948. Pollen grain characters of certain Cactaceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 75, 516–522.
- Kuti, J., 1992. Growth and compositional changes during the development of prickly pear fruit. *Journal of Horticulture Science* 67, 861–868.
- Linsley, E.G., MacSwain, J.W., 1957. The significance of floral constancy among bees of the genus *Diadasia* (Hymenoptera, Anthophoridae). *Evolution* 12, 219–223.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Eguiarte, L.E., 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare? *American Journal of Botany* 83, 63–70.
- Mandujano, M.C., Golubov, J., Montaña, C., 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environment* 36, 259–266.
- Mandujano, M.C., Montaña, C., Méndez, I., Golubov, J., 1998. The relative contribution of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 86, 911–921.

- Mandujano, M.C., Montaña, C., Golubov, J., 2001. Importancia de la reproducción sexual y clonal en tres especies de *Opuntia* en el desierto Chihuahuense: un enfoque demográfico. In: Memoria del XV Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México, Querétaro, Publication in CD: file:///D:/
- Mauricio, L.R., 1985. Caracterización fenológica y morfológica de formas de nopal tunero (*Opuntia* spp.) en el altiplano potosino zacatecano. II Primavera-Verano 1983. Bachelor thesis, Universidad de Guadalajara, Guadalajara, 113pp.
- Mauseth, J.D., Halpern, W., 1975. Hormonal control of organogenesis in *Opuntia polyacantha* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 62, 869–877.
- McLeod, M.G., 1975. A new hybrid freshly fruited prickly pear in California. *Madroño* 23, 96–98.
- Mellink, B.E., Rojas, L.M.E., 2002. Consumption of platyopuntias by wild vertebrates. In: Nobel, P.S. (Ed.), *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press, Los Angeles, pp. 109–123.
- Mitchner, C.D., McGinley, R.J., Danforth, B.N., 1994. *The Bee Genera of North and Central America* (Hymenoptera: Apoidea). Smithsonian Institution Press, Washington 309pp.
- Miranda, F., Hernández, N.E., 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28, 29–179.
- Mondragón, J.C., 2001a. Cactus pear domestication and breeding. *Plant Breeding Review* 20, 135–166.
- Mondragón, J.C., 2001b. Verification of the apomictic origin of cactus pear (*Opuntia* spp. Cactaceae) seedling of open pollinated and cross from Central Mexico. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 4, 49–56.
- Mondragón, J.C., Pimienta, B.E., 1995. Propagation. In: Barbera, G., Inglese, P., Pimienta, B.E., Arias, J.E. de J. (Eds.), *Agro-ecology. Cultivation and Uses of Cactus Pear*. FAO, Rome, pp. 58–70.
- Montiel, S., Montaña, C., 2000. Vertebrate frugivory and seed dispersal of a Chihuahuan Desert cactus. *Plant Ecology* 146, 221–229.
- Mulas, M., D'hallewin, G.G., 1997. Fruit quality of four cactus pear (*Opuntia ficus-indica* Mill.) cultivars as influenced by irrigation. *Acta Horticulture* 438, 115–121.
- Mulcahy, D.L., 1979. The rise of angiosperms: a geneecological factor. *Science* 206, 20–23.
- Neff, J.E., Simpson, B.B., 1992. Partial bivoluntinism in a ground-nesting bee: the biology of *Diadasia ruficornis* in Texas (Hymenoptera, Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 65, 377–392.
- Nerd, A., Mizrahi, Y., 1994. Toward seedless prickly pear. In: Felker, P., Moss, J.R. (Eds.), *Proceedings of the Fifth Annual Texas Prickly Pear Council*. Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Kingsville, pp. 58–70.
- Nerd, A., Mizrahi, Y., 1995. Reproductive biology. In: Barbera, G., Inglese, P., Pimienta, B.E., Arias, J.E. de J. (Eds.), *Agro-ecology. Cultivation and Uses of Cactus Pear*. FAO, Rome, pp. 49–58.
- Nieddu, G., Chessa, I., 1997. Distribution of phenotypic characters within a seedling population from *Opuntia ficus-indica* (cv. "Gialla"). *Acta Horticulture* 438, 37–43.
- Nieddu, G., Spano, D., 1992. Flowering and growth in *Opuntia ficus-indica*. *Acta Horticulture* 296, 153–159.
- Nieddu, G., De Pau, L., Schirra, M., D'hallewin, G.G., 1997. Chemical composition of fruit and seeds of cactus pears during early and late-induced crop ripening. *Acta Horticulture* 438, 105–111.
- Nobel, P.S., 1998. *Los Incomparables Agaves y Cactus*. Trillas, México 211pp.
- Olivares, O.J., Chimul, H.A., Scheinvar, L., Montiel, S.D., Zavaleta, B.P., Ramos, E.G., 1999. Germinación de semillas de xoconostle duraznillo (*Opuntia leucotricha*), de la región de Fresnillo, Zacatecas. In: Aguirre, R.J.R., Reyes-Aguero, J.A. (Eds.), *Memoria del VIII Congreso Nacional y III Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, pp. 32–33.
- Olvera, C.Y., Márquez, G.J., Barradas, M.V., Orozco, S.A., 2001a. Germinación de semillas de *Opuntia tomentosa* en experimentos del laboratorio. In: Memoria del XV Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México, Querétaro. Publication in CD: <http://File:///D:/resumc/re342.htm>
- Olvera, C.Y., Márquez, G.J., Barradas, M.V., Orozco, S.A., 2001b. Efecto de la permanencia en el suelo en la germinación de *Opuntia tomentosa* en la reserva del Pedregal de San Angel, Distrito Federal. In: Memoria del XV Congreso Mexicano de Botánica. Sociedad Botánica de México, Querétaro. Publication in CD: File:///D:/

- Olvera, C.Y., Márquez, G.J., Barradas, V.L., Orozco, S.A., 2003. Germination of the seed coated *Opuntia huminosa* S.D., a cacti from the México valley. *Journal of Arid Environment* 55, 29–42.
- Ordway, L., 1984. Aspects of the nesting behavior and nest structure of *Diadasis spinaria* Ckll (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 57, 216–230.
- Ordway, E., 1987. The life history of *Diadasis ruscans* Cockerell (Hymenoptera: Anthophoridae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 60, 15–24.
- Orca, R.T., 1986. Variación morfológica de *Opuntia* spp. en nopales silvestres del suroeste del Desierto Chihuahuense. Bachelor thesis, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, 98pp.
- Osborn, M.M., Kevan, P.G., Lane, M.A., 1988. Pollination biology of *Opuntia polyacantha* and *Opuntia phaeocantha* (Cactaceae) in southern Colorado. *Plant Systematics and Evolution* 159, 83–94.
- Parfitt, B.C., 1980. Origin of *Opuntia cactuspinii* (Cactaceae). *Systematic Botany* 5, 408–418.
- Parfitt, B.C., 1985. Dioecy in North American Cactaceae: a review. *Sida* 11, 200–206.
- Parfitt, B.C., Pickett, C.H., 1980. Insect pollination of prickly pears (*Opuntia*: Cactaceae). *Southwestern Naturalist* 25, 104–107.
- Peralta, M.V.M., 1983. Caracterización fenológica y morfológica de formas de nopal (*Opuntia* spp.) de fruto (tuna) en el altiplano potosino-zacatecano. Bachelor thesis, Universidad Autónoma de Aguascalientes, Aguascalientes, 88pp.
- Pérez de P.J., 2000. La biología reproductiva, importancia y tipos de estudios. In: Buñares, B.A. (Ed.), *Biología de la Conservación de Plantas Amenazadas*. Organismo Autónomo de Parques Nacionales, Madrid, pp. 71–132.
- Pimienta, B.E., 1990. El Nopal Tunero. Universidad de Guadalajara, Guadalajara 246pp.
- Pimienta, B.E., del Castillo, R.F., 2002. Reproductive biology. In: Nobel, P.S. (Ed.), *Cacti, Biology and Uses*. University of California Press, Los Angeles, pp. 71–90.
- Pimienta, B.E., Engelman, E.M., 1985. Desarrollo de la pulpa y proporción en volumen, de los componentes del lóculo maduro en tuna (*Opuntia ficus-indica* [L.] Miller). *Agrociencia* 62, 51–56.
- Pimienta, B.E., Ramírez, H.B.C., 1999. Contribuciones al conocimiento agronómico y biológico de los nopales tuneros. *Agrociencia* 33, 323–331.
- Potter, R.L., Peterson, J.L., Leckert, D.N., 1984. Germination responses of *Opuntia* spp. to temperature, scarification and other seeds treatments. *Weed Science* 32, 106–110.
- Racione, C.H., Downhower, J.F., 1974. Vegetative and reproductive strategies of *Opuntia* (Cactaceae) in The Galapagos Islands. *Biotropica* 6, 175–186.
- Rebman, J.P., Pinkava, D.J., 2001. *Opuntia* cacti of North America—an overview. *Flower Entomology* 84, 474–483.
- Reinhardt, C.F., Rossouw, L., 2000. Ecological adaptation of an alien invader plant (*Opuntia stricta*) determines management strategies in the Kruger National Park. *Zeitschrift Pflanzenkrankheiten und Pflanzenschutz* 17, 77–84.
- Reinhardt, C.F., Rossouw, L., Thatcher, L., Lotter, W.D., 1999. Seed germination of *Opuntia stricta*: Implications for management strategies in the Kruger National Park. *South African Journal of Botany* 65, 295–298.
- Reyes-Agüero, J.A., Aguirre, R.J.R. Indicios sobre la domesticación de *Opuntia* en México. In: Casas, A., Reznón, B. (Eds.) *Procesos de evolución de plantas bajo domesticación en Mesoamérica*. Distrito Federal, Fondo de Cultura Económica, México (in press).
- Reyes-Agüero, J.A., Aguirre, R.J.R., Carlin-Castellán, F., 2004. Análisis de la variación morfológica de 38 variantes mexicanas de *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller. In: Espurza-Frausto, G., Valdez-Cepeda, R.D., Méndez-Gallegos, S.J. (Eds.), *El nopal, tópicos de actualidad*. Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, México, pp. 21–47.
- Rodríguez, Z.O., 1981. Fenología, reproducción y aporte de frutos y semillas en dos nopales del altiplano potosino-zacatecano. Bachelor thesis, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, 77pp.

ESTA TESIS NO SALE  
DE LA BIBLIOTECA



- Rosas, C.P., Pimienta, B.E., 1986. Polinización y fase progámica en nopal (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller) tuncro. *Fitotecnia* 8, 164–176.
- Rzedowski, J., 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México 431pp.
- Sánchez, V.G., 1997. Germinación, viabilidad y características distintivas de la semilla de *Opuntia jocosostle* Weber, forma cuaresmero. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* 62, 16–21.
- Sánchez, V.G., Ortega, D.M.L., 1996. Componentes químicos durante la maduración del fruto de *Opuntia jocosostle* Weber forma cuaresmero. *Agrociencia* 30, 541–548.
- Sánchez, V.G., Ortega, D.M.L., Granados, S.D., Cruz, H.J.P., 1991. Fenología y crecimiento de *Opuntia jocosostle* cv. Cuaresmero, en San Martín de las Pirámides. *Agrociencia (Serie Recursos Naturales Renovables)* 1, 77–91.
- Sawaya, W.N., Khatebadorian, H.A., Safi, W.M., Al-Muhammad, H.M., 1983. Chemical characterization of prickly pear pulp, *Opuntia ficus-indica* and the manufacturing of prickly pear jam. *Journal of Food Technology* 18, 183–193.
- Scheinvar, L., 1999. Biosistemática de los xocoostles mexicanos y su potencial económico. In: Aguirre, R.J.R., Reyes-Aguero, J.A. (Eds.), *Memoria del VIII Congreso Nacional y III Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, pp. 255–274.
- Schindwein, C., Wittmann, D., 1997. Stamen movement in flowers of *Opuntia* favour oligolectic pollination. *Plant Systematics and Evolution* 204, 179–193.
- Schupp, E.W., Fuentes, M., 1995. Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience* 2, 267–275.
- Spears, E.E., 1987. Island and mainland pollination ecology of *Centrosema virginianum* and *Opuntia stricta*. *Journal of Ecology* 75, 351–362.
- Stebbins, G.L., 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms. I: Pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1, 307–326.
- Stuppy, W., 2002. Seed characters and the generic classification on the Opuntioideae (Cactaceae). In: Hunt, D., Taylor, N. (Eds.), *Studies in the Opuntioideae*. David Hunt, The Manse and Chapel Lane, Sherborne, pp. 25–58.
- Tiffney, B.H., 1984. Seed size, dispersal syndromes and the rise of angiosperms: evidence and hypotheses. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71, 551–576.
- Timmons, F.L., 1941. The dissemination of pricklypear seed by jackrabbits. *Journal of the American Society of Agronomy* 34, 513–520.
- Toumey, J.W., 1895. Vegetal dissemination of the genus *Opuntia*. *Botanical Gazette* 20, 356–361.
- Trujillo, A.S., 1986. Hibridación, aislamiento y formas de reproducción en *Opuntia* spp. Master in Science thesis. Colegio de Posgraduados, Chapingo, México, 79pp.
- Trujillo, A.S., González, E.M., 1991. Hibridación, aislamiento y formas de reproducción en *Opuntia* spp. *Agrociencia (Serie Recursos Naturales Renovables)* 1, 39–58.
- Valiente-Banuet, A., Godínez-Alvarez, H., 2002. Population and community ecology. In: Nobel, P.S. (Ed.), *Cacti, Biology and Uses*. University of California Press, Los Angeles, pp. 76–91.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M.C., Rojas-Martínez, A., Domínguez-Canseco, L., 1996. Ecological relationships between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12, 103–119.
- Vargas, M.M.C., González, E.M., 1992. Habitat heterogeneity and seed dispersal of *Opuntia streptacantha* in nopaleras of central Mexico. *Southwestern Naturalist* 37, 379–385.
- Vélez, G.C., Rodríguez, G.B., 1996. Microscopic analysis of polyembryony in *Opuntia ficus-indica*. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 1, 39–48.
- Wallace, R.S., Dickie, S.L., 2002. Systematic implications of chloroplast DNA sequence variation in subfam. Opuntioideae (Cactaceae). In: Hunt, D., Taylor, N. (Eds.), *Studies in the Opuntioideae*. David Hunt, The Manse and Chapel Lane, Sherborne, pp. 9–24.
- Waser, N.M., Chitka, L., Price, M.V., Williams, N.M., Ollerton, J., 1996. Generalization in pollination systems and why it matters. *Ecology* 77, 1043–1060.
- Weiss, J., Nerd, A., Mizrahi, Y., 1993. Vegetative parthenocarpy in the cactus pear *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. *Annals of Botany* 72, 521–526.



- Wessels, A.B., Swart, E., 1990. Morphogenesis of the reproductive bud and fruit of the prickly pear (*Opuntia ficus indica* (L.) Mill. cv. Morado). *Acta Horticulture* 275, 245–253.
- Yeaton, I.R., 1978. A cyclical relationship between *Larrea tridentata* and *Opuntia leptocaulis* in the Northern Chihuahuan Desert. *Journal of Ecology* 66, 651–656.
- Yeaton, I.R., Romero-Manzanarez, A., 1986. Organization of vegetation mosaics in *Acacia schaffneri*-*Opuntia streptacantha* association, southern Chihuahuan Desert, Mexico. *Journal of Ecology* 74, 211–217.

III Systematic notes and a detailed description of *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. (Cactaceae)

# SYSTEMATIC NOTES AND A DETAILED DESCRIPTION OF *Opuntia ficus-indica* (L.) MILL. (CACTACEAE)

## NOTAS SISTEMÁTICAS Y UNA DESCRIPCIÓN DETALLADA DE *Opuntia ficus-indica* (L.) MILL. (CACTACEAE)

J. Antonio Reyes-Agüero<sup>1</sup>, J. Rogelio Aguirre-Rivera<sup>1</sup> and Héctor M. Hernández<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, Altair Número 200, Fraccionamiento del Llano, 78377, San Luis Potosí, San Luis Potosí, (reyesaguero@uaslp.mx). <sup>2</sup>Instituto de Biología, Departamento de Botánica, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-233, Cd. Universitaria, 04510, México, D. F. (nhm@servidor.unam.mx)

### ABSTRACT

*Opuntia ficus-indica* is the cactus species with the highest economic importance worldwide. It is cultivated for its fruits, forage, or as host of the cochineal insect, but only in México their young cladodes are consumed as vegetables. The main goals of this study were: a) to integrate systematic notes about its common nomenclature, origin, reproductive biology and ploidy levels of *O. ficus-indica*; b) to present a complete botanical description based on specimens collected in north-central México; c) to discuss the taxonomical relationships with other *Opuntia* species to which it has been associated. This cactus is native of México, where the highest cultivar richness is found. From a cytogenetic standpoint, specimens with varying ploidy levels have been identified and reproduction is sexual and propagate asexually, the latter being the most extensively used for cultivating. Samples from 72 different cultivars were collected from 17 locations across eight Mexican States. There seems to be evidence to support the fact that *O. ficus-indica* is a different species from *O. amyelae*, *O. meguacantha* and *O. streptacantha*.

Key words: Cactaceae, cactus pear, smooth prickly pear, taxonomy.

### INTRODUCTION

*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. is the cactus species with the highest economic importance worldwide (Kiesling, 1999). It is grown in America, Africa, Asia, Europe and Oceania (Barbera *et al.*, 1992). Throughout its current range, it is cultivated to harvest fruits and cladodes used as fodder (Mondragón and Pérez, 2001). Only in México there are more than 10 500 ha for the production of young cladodes (nopalitos) consumed as vegetables (Flores, 2001).

This cactus is grown to host the cochineal insect (*Dactylopius coccus*), nopalitos are also used to make anti-diabetes preparations, its flowers are used to prepare

Recibido: Mayo, 2004. Aprobado: Abril, 2005.  
Publicado como ENSAYO en Agrociencia 39: 395-408, 2005.

### RESUMEN

*Opuntia ficus-indica* es la especie cactácea de mayor importancia económica en el mundo. Se cultiva para fruta, forraje o como hospedante de la grana cochinilla, pero sólo en México se consumen sus cladodios tiernos como verdura. Los principales objetivos de este trabajo fueron: a) integrar notas sistemáticas sobre su nomenclatura común, origen, biología de la reproducción y niveles de ploidía de *O. ficus-indica*; b) presentar una descripción botánica completa basada en especímenes recolectados en la región centro-norte de México; c) discutir sus relaciones taxonómicas con las otras especies de *Opuntia* con las cuales se le ha vinculado. Esta Cactácea es nativa de México, donde existe la mayor riqueza de cultivares. Citogenéticamente se han identificado individuos con diversos niveles de ploidía, se reproduce sexual y se multiplica asexualmente, y esta última es el medio más difundido para su cultivo. Se estudiaron muestras de 72 recolectas diferentes, obtenidas en 17 localidades de ocho Estados mexicanos. Parece haber evidencia suficiente de que *O. ficus-indica* es una especie distinta de *O. amyelae*, *O. meguacantha* y *O. streptacantha*.

Palabras clave: Cactaceae, tuna, nopalito, taxonomía

### INTRODUCCIÓN

La especie cactácea con mayor importancia económica en el mundo es *Opuntia ficus indica* (L.) Mill. (Kiesling, 1999). Se cultiva en América, África, Asia, Europa y Oceania (Barbera *et al.*, 1992). A través de su área actual de distribución, se cultiva para cosechar frutos y cladodios utilizados como forraje (Mondragón y Pérez, 2001). Sólo en México existen más de 10 500 ha para la producción de cladodios tiernos (nopalitos) consumidos como verdura (Flores, 2001).

Esta cactácea se cultiva como hospedante del insecto cochinilla (*Dactylopius coccus*), los nopalitos también se utilizan para elaborar preparaciones antidiabéticas, sus flores son usadas para preparar bebidas diuréticas, los frutos son utilizados para preparar jugos, jaleas, miel, mermeladas y pastas, y se extrae aceite de sus semillas

diuretic beverages, and the fruits are utilized to prepare juices, jelly, honey, jam and paste, whereas oil is extracted from its seeds (Barbera *et al.*, 1992). Thus, several studies have been carried out on this species, but results are still incomplete and fragmentary, especially regarding its origin, common nomenclature, ploidy levels and reproductive biology.

This species was domesticated in México (Bravo, 1978; Griffith, 2004), where the highest richness of traditional cultivars is found (Benson and Walkington, 1965; Bravo, 1978) and numerous common names are used to designate it. The most accepted botanical descriptions of *O. ficus-indica* are those by Britton and Rose (1919), Bravo (1978) and Scheinvar (1995); however, they only include a fraction of the variability of the species, and are not supported by specimens kept in scientific collections. Britton and Rose (1919) established the series *Ficus-indicae* and pointed out that the species included were taxonomically closely related to the series *Streptacanthae*. Therefore, *O. ficus-indica* has been mistakenly associated to or with three of the 12 species in this series: *O. amyelae*, *O. megacantha* and *O. streptacantha* (Kiesling, 1999).

The main goals of this contribution were: a) to integrate systematic notes about the common nomenclature, origin, reproductive biology and ploidy levels of *O. ficus-indica*; b) to present a complete botanical description based on specimens collected in north-central México; and c) to discuss the taxonomical relationships with other *Opuntia* species with which has been associated.

## MATERIALS AND METHODS

Bibliographical information about origin, common nomenclature, ploidy levels and reproductive biology of *O. ficus-indica* were obtained using reports of Copernic Agent Basic. The information was analyzed and summarized. In order to enrich the existing descriptions, providing more in-depth information, *O. ficus-indica* samples were collected from 72 cultivars at 17 localities across eight Mexican States, between October 1998 and June 2001 (Table 1). Forty nine cultivars correspond to experimental plantations, 14 to home gardens, and nine to commercial plantations; 39 cultivars are grown to harvest fruits, 22 to harvest nopalito, eight with both purposes, and only three for fodder. Each sample consisted of materials obtained from six representative individuals; thus, 432 healthy plants were examined. In each of these, 2- to 3-year old cladodes, already with sprouts, leaved nopalitos, open-perianth flowers and mature fruits, were evaluated.

Arcole observations and measurements were conducted at the central portion of cladode. Pulp sweetness was measured using an Atago portable refractometer with a 0-32 °Brix scale. Seed hardness was assessed using an Instron universal test machine. Munsell tables were used to categorize cladode and fruit color (Anonymous, 1954, 1977). Specimens were deposited in the SLPM, MEXU and CHAP

(Barbera *et al.*, 1992). Así se han hecho, varios estudios sobre esta especie, pero los resultados son incompletos y fragmentarios, especialmente respecto a su origen, nomenclatura común, niveles de ploidía y biología de su reproducción.

Esta especie fue domesticada en México (Bravo, 1978; Griffith, 2004), donde se encuentra la mayor riqueza de cultivares tradicionales (Benson y Walkington, 1965; Bravo, 1978) y se han utilizado numerosos nombres comunes para designarla. Las descripciones botánicas más aceptadas de *O. ficus-indica* son las de de Britton y Rose (1919), Bravo (1978) y Scheinvar (1995); sin embargo, éstas sólo incluyen una fracción de la variabilidad de la especie, y carecen del respaldo de especímenes mantenidos en colecciones científicas. Britton y Rose (1919) establecieron la serie *Ficus-indicae* y señalaron que las especies incluidas eran taxonómicamente cercanas a las series *Streptacanthae*. Por tanto, *O. ficus-indica* ha sido erróneamente asociada con tres de las 12 especies en estas series: *O. amyelae*, *O. megacantha* y *O. streptacantha*.

Los principales objetivos de esta contribución fueron: a) integrar notas sistemáticas sobre la nomenclatura común, origen, biología de la reproducción y niveles de ploidía de *O. ficus-indica*; b) presentar una descripción botánica completa con base en especímenes recolectados en la región centro-norte de México y; c) discutir las relaciones taxonómicas con otras especies de *Opuntia* con las cuales se ha relacionado.

## MATERIALES Y MÉTODOS

La información bibliográfica sobre el origen, la nomenclatura común, los niveles de ploidía y la biología de la reproducción de *O. ficus-indica* se obtuvo usando los informes obtenidos con Copernic Agent Basic. La información fue analizada y resumida. Con el propósito de enriquecer las descripciones existentes, proveyendo información más detallada, se recolectaron muestras de *O. ficus-indica* de 72 cultivares en 17 localidades en ocho estados de México entre octubre de 1998 y junio de 2001 (Cuadro 1). Cuarenta y nueve cultivares correspondieron a plantaciones experimentales: 39 cultivados para la recolección de frutos, 22 para cosechar nopalito, ocho con ambos propósitos y sólo tres para forraje. Cada muestra consistió de materiales obtenidos de seis individuos representativos, así, 432 plantas sanas fueron examinadas. En cada una de éstas, cladodios de dos a tres años con brotes, nopalitos con hojas, flores con el perianto abierto y frutos maduros, fueron evaluados.

Las observaciones y mediciones de las aréolas se realizaron en la zona central del cladodio. La dulzura de la pulpa se midió utilizando un refractómetro portátil Atago, con escala 0-32 ° Brix. La dureza de la semilla se evaluó utilizando una máquina universal de pruebas Instron. Se utilizaron tablas Munsell para la clasificación de los colores del cladodio y fruto (Anónimo, 1954, 1977). Los especímenes se depositaron en los herbarios SLPM, MEXU y CHAP. Además, se

Table 1. Locations where cultivars of *Opuntia ficus-indica* were collected.  
Cuadro 1. Localidades donde se recolectaron cultivares de *Opuntia ficus-indica*.

Location, municipality, state	Lat./Lon.	Elevation (m)	Cultivars
Tlaxcalacingo, Cholula, Puebla	19° 03' - 99° 12'	2160	1
Chapingo, Texcoco, México	19° 30' - 98° 50'	2275	18
San Martín de las Pirámides, México	19° 42' - 98° 50'	2280	2
Milpa Alta, D. F.	19° 60' - 99° 00'	2600	2
Chicavasco, Actopan, Hidalgo	20° 12' - 98° 57'	2020	1
El Rincón, Actopan, Hidalgo	20° 16' - 98° 57'	2000	1
González, Santiago de Anaya, Hidalgo	20° 23' - 98° 58'	2040	1
El Nith, Ixmiquilpan, Hidalgo	20° 29' - 99° 11'	2060	2
Daboxiña, Cardonal, Hidalgo	20° 31' - 99° 03'	2000	4
San Luis de la Paz, Guantajuato	21° 18' - 100° 31'	2020	21
Las Papas de Arriba, Ojuelos, Jalisco	21° 43' - 101° 39'	2280	3
La Montesa, Villa García, Zacatecas	22° 03' - 101° 49'	2180	1
Villa de Pozos, San Luis Potosí, San Luis Potosí	22° 06' - 100° 46'	1900	3
San Luis Potosí, San Luis Potosí	22° 09' - 100° 58'	1860	2
Palma de la Cruz, Soledad de Graciano S., San Luis Potosí	22° 11' - 100° 56'	1850	7
San Elías, Armadillo de los Infantes, San Luis Potosí	22° 18' - 100° 41'	1950	2
La Mantequilla, San Luis Potosí, San Luis Potosí	22° 25' - 100° 52'	1850	1

herbaria. In addition, a living collection was established at the Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, University of San Luis Potosí, San Luis Potosí city, Mexico (22° 07' 38" N, 100° 57' 39" W, and 1875 m). Finally, all the information was used to discuss the taxonomical relationships of *O. ficus-indica* to other *Opuntia* species to which it has been associated.

estableció una colección viva en el Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, Universidad Autónoma de San Luis Potosí, en la ciudad de San Luis Potosí, México (22° 07' 38" N, 100° 57' 39" W y 1875 m). Finalmente, toda la información se usó para discutir las relaciones taxonómicas de *O. ficus-indica* con respecto de otras especies *Opuntia* con las cuales ha sido asociada.

RESULTS AND DISCUSSION

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Systematic notes

Notas sistemáticas

Common nomenclature

Nomenclatura común

The náhuatl pre-Columbian name of *O. ficus-indica* was Tenochtli or Tzapotlnochtli. Nochtli is the Náhuatl word for cactus pear. The first name -Tenochtli- means divine cactus pear (Martín del Campo, 1957); the latter derives from the similarity between the cactus pear fruit with the spherical fleshy fruits generically denominated Tzapotl (*Manilkara zapota* and *Diospyros digyna*). México records the largest list of common names for *O. ficus-indica* (Table 2); names are related to either the location where the plant grows (Milpa Alta, from Milpa Alta, D. F.), the absence of spines and fruit color (Rojo pelón), acronyms derived from its supposed plant breeding origin (Copena-VI), cladode shape (Redonda) or its native name (Telokähä, in the Otomí language). Nopal de Castilla or Tuna de Castilla (Martínez, 1979) likely derived from the habits of colonizers of naming the most desirable native products in this way (Díaz, 1955). The name most extensively used outside México is Indian Fig, because of its supposed resemblance to *Ficus* fruits (Barbera, 1995) and its American origin (Kiesling, 1999); its scientific epithet derived from this

El nombre náhuatl precolombino de *O. ficus-indica* fue Tenochtli o Tzapotlnochtli. Nochtli es la palabra náhuatl para el nopal. El primer nombre -Tenochtli- significa nopal divino (Martín del Campo, 1957); el segundo deriva de la similitud entre el fruto del nopal con los frutos globosos y carnosos llamados genéricamente Tzapotl (*Manilkara zapota* y *Diospyros digyna*). México registra la mayor cantidad de nombres comunes para *O. ficus-indica* (Cuadro 2); los nombres están relacionados tanto con el lugar donde crece la planta (Milpa Alta, de Milpa Alta, D.F.), la ausencia de espinas y color de sus frutos (Rojo pelón), acrónimos derivados de su supuesto origen fitogenético (Copena-VI), la forma de los cladodios (Redonda) o su nombre nativo (Telokähä, en el idioma Otomí). Nopal de Castilla o Tuna de Castilla (Martínez, 1979) probablemente derivó de los hábitos de los colonizadores de nombrar así los productos nativos más deseables (Díaz, 1955). El nombre más difundido fuera de México es Higo de las Indias, por su supuesta semejanza con los frutos *Ficus* (Barbera, 1995) y su origen americano (Kiesling, 1999); su epíteto científico derivó de este

Table 2. Common names of *Opuntia ficus-indica* in the world. The marked names (') correspond to cultivars in commercial plantations. Cuadro 2. Nombres comunes de *Opuntia ficus-indica* en el mundo. Los nombres marcados (') corresponden a cultivos en plantaciones comerciales.

Country	Name
<b>Africa</b>	
Ethiopia	Beles
Morocco	Christian Fig and Tapia
South Africa	Algerian', Burbank', Direktor' and Fusicaulis'
<b>America</b>	
Argentina	Amarilla', Higo de las Indias, Naranja' and Rosada'
Brazil	Jamaracá, Jurumbaba, Orelha de Onça, Palma, Palma Adensada, Palma de Gado, Palma Forrageira, Palma Gigante and Palmatória
Chile	Amarilla', Plateada', Tunal and Verde'
Colombia	Cardón de México, Chumbera, Higo Chumbo and Higo de México
Guatemala	Tasajillo and Tuna blanca
México	Amarilla, Amarilla sin Espinas, Atlixco', Blanco', Cenizo, Copena-F1', Copena-VI', Liso, Liso Blanco, Manzana sin Espinas, Milpa Alta', Morada', Moradilla', Negro, Nopal de Castilla, Nopal sin Espinas, Nopalito de California, Negro', Nunca Vista, Pelón, Pellejo de rata, Plátano, Polotitlán', Redonda, Roja Lisa', Roja San Martín', Rojo Pelón, Telokähä, Tuna de Castilla and Tuna Mansa
Puerto Rico	Alquitira, Higo Chumbo and Tuna de España
United States	Andy Boy', Indian Fig, Mission Cactus and Smooth Prickly Pear
Venezuela	Higo de Pala, Higuera de Plata, Tuna Española and Tuna Real
<b>Asia</b>	
Israel	Barbary Fig, BS1', Indian Fig, Ofer', Sabra and Tuna
<b>Europe</b>	
England	Barbary Fig and Indian Fig
France	Cactus Raquette, Chardon d'Inde, Figueira d'Inde, Figueira Raquettes, Figueira de Barbaric and Figueira indica
Germany	Indische Feige, Indischer Feigenkaktus and Opuntie
Italy	Bianca', Erba da Calli, Fico d'India, Fritelle, Gialla', Gialla Sarda', Nopale, Opuntia, Rossa', Sanguigna' and Trunzara'
Portugal	Figueira da India, Figueira de Barbária, Figueira do inferno, Figueira Moura and Tabaibo
Spain	Blanco', Choya Chumbera, Chumbera, Figueira de Moro, Figueirassa, Higo Chumbo, Higo de Barbaria, Higo de las Indias, Higo de Pala, Higo de Tuna, Morado', Palera, Sanguino', Tunal and Verdal'

Sources: Angulo (1952); Benson and Walkington (1965); Barrientos (1965); Bravo (1978); Martínez (1979); Sánchez-Monge (1980); Colunga *et al.* (1986); Barbera *et al.* (1992); Brutsch and Zimmermann (1993); Flores *et al.* (1995); Pimenta and Muñoz (1995); Tóus and Ferguson (1996); Kiesling (1999); Fernández *et al.* (2000); Anderson (2001); Gallegos and Méndez (2000); Flores (2001); Mondragón (2001); Reyes-Aguero *et al.* (2004).

name (Leuenberger, 1991), as well as some common names in other languages (Indischer Feigenkaktus and Fico d'India). Other common names refer to the lack of spines (Smooth Prickly Pear) or shape (Higo de Pala). The name Tuna is a word of the Caribbean Taino language; the Arabs call it Christian Fig, and the Portuguese name it Figueira Moura (Sánchez-Monge, 1980); its name is Mission Cactus in the United States, since Franciscan monks established missions in California during the 18 century, using it as fruit, decoration and building material (Benson and Walkington, 1965). It is called Sabra in Israel, a name also given to some local inhabitants in the country (Kiesling, 1999); in Brazil it is called Palma Forrageira, because it is used almost exclusively as fodder (Kiesling, 1999). The name of the Burbank cultivar derives from the plant breeder Luther Burbank (Brutsch and Zimmermann, 1993; Barbera, 1995). The richness of common names for *O. ficus-indica* is a signal of its importance. People name only plants with economical, social or ecological value (Martínez, 1979).

nombre (Leuenberger, 1991), así como algunos nombres comunes en otros lenguajes (Indischer Feigenkaktus y Fico d'India). Otros nombres comunes refieren a la carencia de espinas (Smooth Prickly Pear) o forma (Higo de Pala). El nombre tuna es una palabra en idioma caribeño taino; los árabes le llaman Higo de los Cristianos, y los portugueses Higo de los Moros (Sánchez-Monge, 1980); en los Estados Unidos su nombre es Cactus de las Misiones, dado que los monjes franciscanos establecieron misiones en California durante el siglo XVIII, utilizándolo como fruto, ornato y material de construcción (Benson y Walkington, 1965). En Israel se llama Sabra, nombre dado también a algunos habitantes locales del país (Kiesling, 1999); en Brasil se le denomina Palma Forrageira, ya que es utilizada casi exclusivamente como forraje (Kiesling, 1999). El nombre del cultivar Burbank deriva del genetista Luther Burbank (Brutsch y Zimmermann, 1993; Barbera, 1995). La riqueza de los nombres comunes para *O. ficus-indica* es un signo de su importancia. La gente sólo nombra plantas que tienen un valor económico, social o ecológico (Martínez, 1979).

## Origin

*Opuntia ficus-indica* is native to México (Benson and Walkington, 1965; Bravo, 1978), where it was domesticated (Griffith, 2004; Reyes-Agüero *et al.*, 2004). Wild plants have not been found and it has been proposed that it derived from *O. amyelae* (Berger, 1905, cited by Britton and Rose, 1919) or *O. megacantha* (Benson and Walkington, 1965), two species distributed in north-central México. The most extreme degree of domestication in any given species is characterized by its dependence on man-made habitats to survive (Harlan, 1992). In this sense, all *O. ficus-indica* cultivars are located in protected environments, either plantations or home gardens (Figueroa *et al.*, 1979; Colunga *et al.*, 1986; Flores, 2001), since their survival in areas exposed to herbivore vertebrates is unlikely.

The domestication process of *Opuntia* was directed towards producing plants with cladodes lacking spines and with large sweet fruits (Colunga *et al.*, 1986), a process developed in the south of the meridional highlands of México (González, 1978). It has been hypothesized that the Otomí ethnic group was the protagonist in the domestication of this species (Reyes-Agüero *et al.*, 2004). Although there is archaic-botanical evidence indicating the use of *Opuntia* spp. by several ethnic groups since about 8000 years ago (González, 1978), none of it can be directly associated to *O. ficus-indica*.

In the sixteenth century *O. ficus-indica* was already an important crop in central México (Díaz, 1955). The Spanish took this species to their homeland, given its morphological peculiarities, and because of its edible fruits, anti-scurvy properties and for being the host of the cochineal insect, from which the commercially important cochineal dye was obtained. Afterwards, from both México and Spain, *O. ficus-indica* was introduced to other parts of the world, particularly to the Mediterranean region (Barbera *et al.*, 1992).

## Reproductive biology

Complete information about reproductive biology of *Opuntia* will be available in Reyes *et al.* (in press)<sup>3</sup>. In this paper, a review of the reproductive biology of fleshy-fruited species of *Opuntia* was conducted. Among Cactaceae, *Opuntia* is the most diverse and widely distributed genus in the Americas. The genus is strongly associated with bee pollination, and coevolution with at least two bee genera, *Lithurge* and *Diadasia*, is suggested. Fruits are closely linked with seed dispersal by animals.

## Origen

*Opuntia ficus-indica* es nativa de México (Benson y Walkington, 1965; Bravo, 1978), donde fue domesticada (Griffith, 2004; Reyes-Agüero *et al.*, 2004). No se han encontrado plantas salvajes y se ha propuesto que derivó de *O. amyelae* (Berger, 1905, citado por Britton y Rose, 1919) o *O. megacantha* (Benson y Walkington, 1965), dos especies distribuidas en la región centro-norte de México. El grado más extremo de domesticación en cualquier especie se caracteriza por su dependencia de ambientes modificados por el hombre para sobrevivir (Harlan, 1992). En este sentido, todos los cultivos de *O. ficus-indica* están localizados en ambientes protegidos, ya sea plantaciones o huertos de traspatio (Figueroa *et al.*, 1979; Colunga *et al.*, 1986; Flores, 2001), dado que es improbable su supervivencia en áreas expuestas a vertebrados herbívoros.

El proceso de domesticación de *Opuntia* se orientó a la producción de plantas con cladodios sin espinas y frutos grandes y dulces (Colunga *et al.*, 1986), un proceso desarrollado en el sur del Altiplano meridional de México (González, 1978). Se ha formulado la hipótesis que el grupo étnico otomí fue el protagonista en la domesticación de esta especie (Reyes-Agüero *et al.*, 2004). Aunque existen evidencias arqueobotánicas que indican el uso de *Opuntia* spp. por varios grupos étnicos desde hace 8000 años (González, 1978), ninguno puede ser asociado directamente a *O. ficus-indica*.

En el siglo XVI *O. ficus-indica* era ya un cultivo importante en el centro de México (Díaz, 1955). Los españoles llevaron esta especie a su patria, dadas su peculiaridades morfológicas, y por sus frutos comestibles, propiedades antiescorbúticas y por ser el hospedante del insecto cochinilla, del cual se obtenía el colorante grana cochinilla. Después, tanto de México como de España, *O. ficus-indica* se introdujo en otras regiones del mundo, particularmente en la mediterránea (Barbera *et al.*, 1992).

## Biología de la reproducción

Información completa sobre la biología de la reproducción de *Opuntia* estará disponible en Reyes *et al.* (en prensa)<sup>3</sup>. En este trabajo, se realizó una revisión de la biología de la reproducción de especies de *Opuntia* con frutos pulposos. Entre las cactáceas, la *Opuntia* es el género más diverso y ampliamente distribuido en América. El género está fuertemente asociado con la polinización de abejas, y se sugiere su coevolución con al menos dos géneros de éstas, *Lithurge* y *Diadasia*. Los frutos están muy relacionados con la dispersión de semillas por animales.

<sup>3</sup> Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre R., and A. Valiente-Banuet (in press). Biology reproductive in *Opuntia*: a review. J. Arid Env. • Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre R., y A. Valiente-Banuet (en prensa). Biología de la reproducción en *Opuntia*: una revisión. J. Arid Env.

Vegetative multiplication appears to be more efficient than sexual reproduction for plant recruitment. Both, sexual reproduction and asexual propagation seem to have contributed to the ecological and evolutionary success of the genus, but empirical evidence is lacking.

Similarly to other *Opuntia* species, *O. ficus-indica* reproduces sexually and propagates vegetatively (Table 3). Flower development, from flower bud to anthesis, takes between 21 and 75 d; anther dehiscence may occur simultaneously with flower opening or 12 h prior to it (Rosas and Pimienta, 1986; Nieddu and Spano, 1992). *Opuntia ficus-indica* individuals are genetically self-compatible, pollination can be either autogamous and/or xenogamous, and cleistogamy occurs frequently (Rosas and Pimienta, 1986). The easy introgression of *Opuntia*, and of course, *O. ficus-indica*, is very well documented; this genus is among the most interespecifically promiscuous plants in this regard (Griffith, 2004). Hymenoptera, specially bees, are the main floral visitors (Table 3). Apparently, the effective pollinators are *Lithurge* and *Diadasia*. No bee species has been registered as specific for *O. ficus-indica*, nor for any other *Opuntia*

La multiplicación vegetativa parece ser más eficiente que la reproducción sexual para la incorporación de plantas. Tanto la reproducción sexual como la propagación asexual parecen haber contribuido al éxito ecológico y evolutivo del género, pero se carece de evidencia empírica.

Al igual que otras especies *Opuntia*, *O. ficus-indica* se reproduce sexualmente y se propaga vegetativamente (Cuadro 3). El desarrollo floral, desde la yema floral hasta la anthesis, requiere entre 21 y 75 d; la dehiscencia de las anteras puede ocurrir simultáneamente con la apertura floral o 12 h antes de ésta (Rosas y Pimienta, 1986; Nieddu y Spano, 1992). Los individuos de *Opuntia ficus-indica* son genéticamente autocompatibles, la polinización puede ser autógama y/o xenógama, y la cleistogamia ocurre frecuentemente (Rosas y Pimienta, 1986). La fácil introgresión de la *Opuntia*, y por supuesto de *O. ficus-indica*, está muy bien documentada; este género está dentro de las plantas con mayor promiscuidad interespecífica (Griffith, 2004). Himenópteros, especialmente abejas, son las principales visitantes florales (Cuadro 3). Aparentemente, los polinizadores efectivos son *Lithurge* y *Diadosia*. Ninguna especie de abeja ha sido

Table 3. Reproductive aspects of *Opuntia ficus-indica*.  
Cuadro 3. Aspectos reproductivos de *Opuntia ficus-indica*.

Types of reproduction	a) Sexual (autogamous and xenogamous) b) Vegetative	Rosas and Pimienta (1986), Nerd and Mizrahi (1995), Bobich and Nobel (2001)
Patterns of anthesis	a) One day flower opening: 9:00-18:00 h b) Two day flower opening: 15:00-19:00 h on first day, and 9:00-16:00 h on second day	Rosas and Pimienta (1986)
Pollen grain form	Spherical and pantoporate	Nieddu and Spano (1992)
Floral visitors	<i>Apis mellifera</i> , <i>Arhysovaaga</i> sp., <i>Augochloropsis</i> sp., <i>Bombus morio</i> , <i>Diadasia patagonica</i> , <i>Lithurge</i> sp., <i>Megachile</i> sp., <i>Melipona</i> sp., <i>Numada ignobilis</i> , <i>Ptilothrix tricolor</i> and <i>Xylocopa</i> sp.	Díaz and Cocucci (2003)
Position of the primordium	Anatropous or circumtropous	Nieddu and Spano (1992), García and Pimienta (1995)
Number of pollen tubes from the stigma, 72 h after pollination	319-373	Rosas and Pimienta (1986)
Number of pollen tubes from the medial portion of the style, 72 h after pollination	223-293	Rosas and Pimienta (1986)
Percent of fecundated ovules per ovary	70-80	Rosas and Pimienta (1986)
Time of development from flower bud to mature fruit (d)	45-154	Kuti (1992)
Required temperature for germination (°C)	a) In growth chambers, 30/20° (day/night) b) Open air, 30° monthly average	Nieddu and Chessa (1997)
Seedling growth rate	25 cm year <sup>-1</sup>	Nieddu and Chessa (1997)



species (Díaz and Cocucci, 2003). According to Rosas and Pimienta (1986), autogamous pollen germinates in the style, whereas xenogamous pollen undergoes germination in the stigma, with pollen tubes developing upon the glandular epidermis of the inner channel of the style. Seed development takes place between 30 and 70 d after anthesis (Barbera *et al.*, 1992).

Cladode multiplication is the most extensively used cultivation technique (Barbera *et al.*, 1992; Gallegos and Méndez, 2000), and adventitious roots are developed from the areoles at the portion of the cladode making contact with the soil, allowing rooting as well as water and nutrient absorption. Then, vegetative bud sprouting starts from some areoles not in contact with the soil and a new individual begins to grow (Pimienta, 1986; Bobich and Nobel, 2001).

### Cytogenetics

In the Cactaceae, the basic haploid number is  $x=11$  (Angulo, 1952; Pinkava and McLeod, 1971). Most Opuntioideae (64.3%) are polyploid (Pinkava, 2002), but octaploids only occur in *Opuntia* s.str., particularly in some members of the series *Streptacanthae* and *Ficus-indicae* (Kiesling, 1999). Diploid *O. ficus-indica* individuals have been reported ( $2n=22$ ; Pinkava, 2002), as well as tetraploids ( $2n=44$ ; Angulo, 1952; Pinkava and McLeod, 1971), hexaploids ( $2n=66$ ; Flores *et al.*, 1988; Pinkava, 2002), heptaploids ( $2n=77$ ; Pinkava, 2002) and octaploids ( $2n=88$ ; Flores *et al.*, 1988; Pinkava, 2002). For Angulo (1952), *O. ficus-indica* tetraploid individuals are allopolyploids derived from two species with  $2n=44$ , but Kiesling (1999) suggested that this species evolved from a wild diploid that gave rise to a more vigorous allotetraploid, which subsequently led to octaploid individuals.

### Botanical description of *O. ficus-indica*

*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill., Gard. Dict. Ed. 8 Núm. 2. 1768. Basionym: *Cactus ficus-indica* L. Spec. Pl. ed. 1. p. 468. 1753. Neotype: *Cactus articulato-prolifer, articulis ovatis-oblongis: spinis setaceis*. Lin. Spec. Plant. 468.16 (S), designated by Leuenberger (Taxon 40:625. 1991). Type locality, Tropical America, country and locality not specified.

Plants shrubby to arborescent, to 1.7(–3) m tall, with a lignified, well-defined primary stem. Stem dark-brown, green or gray, cylindrical, to 45 cm high, to 20 cm diameter. Cladodes usually elliptic, but also obovate, ovate, circular, oblong, oblanceolate or rhombic, (27–) 32–44 (–63) cm long in 2–3 year old cladodes, (14–) 18–25(–31) cm wide, (1–) 1.8–2.3 (–3) cm thick, with an area of (356–) 462–796 (–1182) cm<sup>2</sup>, usually pale green (Munsell color 2.5GY 6/2) (Anonymous, 1977), ranging

registrada como específica para *O. ficus-indica*, ni para ninguna otra especie *Opuntia* (Díaz y Cocucci, 2003) De acuerdo con Rosas y Pimienta (1986), el polen autógeno germina en el estilo, mientras que el polen xenógeno se germina en el estigma, con tubos de polen desarrollándose sobre la epidermis glandular del canal interno del estilo. El desarrollo de la semilla se lleva a cabo entre 30 y 70 d después de la antesis (Barbera *et al.*, 1992).

La multiplicación de cladodios es la técnica de cultivo más utilizada (Barbera *et al.*, 1992; Gallegos y Méndez, 2000), y las raíces adventicias se desarrollan de las aréolas en la porción del cladodio que hace contacto con el suelo, permitiendo su arraigo así como la absorción de agua y nutrientes. Después, comienza el surgimiento de brotes de botones vegetativos para algunas de las aréolas sin contacto con el suelo y un nuevo individuo empieza a crecer (Pimienta, 1986; Bobich y Nobel, 2001).

### Citogenética

En las cactáceas, el número haploide básico es  $x=11$  (Angulo, 1952; Pinkava y McLeod, 1971). La mayor parte de Opuntioideae (64.3%) son poliploides (Pinkava, 2002) pero los octaploides ocurren sólo en *Opuntia* s.str., particularmente en algunos de los miembros de la serie *Streptacanthae* y *Ficus-indicae* (Kiesling, 1999). Se han reportado individuos diploides de *O. ficus-indica* ( $2n=22$ ; Pinkava, 2002), así como tetraploides ( $2n=44$ ; Angulo, 1952; Pinkava y McLeod, 1971), hexaploides ( $2n=66$ ; Flores *et al.*, 1988; Pinkava, 2002), heptaploides ( $2n=77$ ; Pinkava, 2002) y octaploides ( $2n=88$ ; Flores *et al.*, 1988; Pinkava, 2002) Para Angulo (1952), los individuos tetraploides de *O. ficus-indica* son alopoliploides derivados de dos especies con  $2n=44$ , pero Kiesling (1999) sugiere que esta especie evolucionó de un diploide silvestre que dio lugar a un alotetraploide más vigoroso, que subsecuentemente llevó a individuos octaploides.

### Descripción botánica de *O. ficus-indica*

*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill., Gard. Dict. Ed. 8 Núm. 2. 1768. Basónimo: *Cactus ficus-indica* L. Spec. Pl. ed. 1. p. 468. 1753. Neotipo: *Cactus articulato-prolifer, articulis ovatis-oblongis: spinis setaceis*. Lin. Spec. Plant. 468.16 (S), designado por Leuenberger (Taxon 40:625. 1991). Localidad tipo, América tropical, país y localidad no especificados.

Plantas de arbustivas a arborescentes, de 1.7 (–3) m de altura, con un tallo primario lignificado, bien definido. Tallo castaño oscuro, verde o gris, cilíndrico, de 45 cm de largo, a 20 cm de diámetro. Cladodios usualmente elípticos, pero también obovados, ovados, circulares, oblongos, oblanceolados o rómbicos, (27–) 32–44 (–63)

from pale green (2.5GY 8/2) to dark green (7.5GY 7/4), with (6-) 8-11 (-19) spiral areole series, with a distance between series of (2.7-) 3-4 (-5) cm; young cladodes with prominent podaria, with leaves conical to 5-7 mm long, the areoles with 0-1 acicular spine and 0-2 setose spines. Areoles of developed cladodes (38-) 52-69 (-80) per face, with a density of (4-) 8-14 (-18) areoles per each 100 cm<sup>2</sup>, elliptic, obovate, oblanceolate or ovate, rarely circular or rhombic, (2-) 3-4 (-8) mm long, 2-3 (-5) mm wide. Spines usually absent, but sometimes a few areoles in the cladode with one spine, usually acicular, depressed, white, (3-) 4-7 (-10) mm long. Glochids usually abundant in the proximal areoles of the cladode, sometimes absent.

Flowers of diurnal anthesis, up to 10 per cladode, nearly always produced at the apical margin of the cladode; pericarpel usually cylindrical, sometimes obovoid, ovoid or conic, (3.8-) 4.6-6.0 (-7.5) cm long, (1.9-) 2.5-3.1 (-3.8) cm diameter; areoles usually oblanceolate, but sometimes circular, elliptic or rhombic, to (1.3-) 1.8-2.8 (-3.8) mm long, (1.7-) 2-2.8 (-3.3) mm wide, sometimes with thin, caducous spines, these (7-) 8-12 mm long, with numerous, short trichomes, to 1.4 mm long, also with numerous (0.9-) 1.3-3.4 (-5) mm long, brown glochids, and with several longer ones, to (1-) 4.5-11 (-18) mm long; external perianth segments green to greenish-yellow, with hyaline edges, carinate, the larger ones usually greenish-yellow, with a green central stripe, reddish at the apex, succulent, becoming membranous inwards, widely oblanceolate to spatulate, truncate at base, mucronate, margin entire or sinuate, (0.5-) 0.6-1.3 (-1.9) cm long, (0.3-) 0.5-1.1 (-1.4) cm wide, internal perianth segments bright yellow, sometimes red or orange, membranous, spatulate, sometimes oblanceolate or cordate, truncately attenuate at base, obtuse at apex, sometimes mucronate, emarginate or fimbriate, margin entire, (1.2-) 1.8-2.8 (-3.7) cm long, (0.9-) 1.2-2.0 (-2.3) cm wide at the broadest portion; stamens numerous, erect, slightly reclinate towards the pistil; filaments white or yellow, sensitive to touch in the first hours of anthesis, (0.4-) 0.6-1.0 (-1.4) cm long; anthers yellow, sub-basifixed, (1.1-) 1.4-2.1 (-2.6) mm long; style white, sometimes pinkish-red, cylindrical or subconical, (7-) 14-20 (-24) mm long, (3-) 4-6 (-8) mm diameter at the broadest portion; stigma green or yellow, capitate at first, becoming radiate, with (5-) 8-10 (-12) lobes.

Fruits usually turbinate, sometimes spherical, cylindrical or ellipsoidal, frequently bright yellow (Munsell color 2.5GY 8/6) (Anonymous, 1977), ranging from pale yellow (2.5Y 7/10) to red purple (SRP 4/6) (Anonymous, 1954), less frequently of a combination of yellow/green or yellow/red, (5-) 7-9 (-10) cm long, (4-) 5-6 (-7) cm wide, (45-) 86-146 (-223) g weight; non-umbilicate to deeply umbilicate, with the umbilicus

cm de largo en cladodios de dos a tres años de edad, (14-) 18-25 (-31) cm de anchura, (1-) 1.8-2.3 (-3) cm de grosor, con un área de (356-) 462-796 (-1182) cm<sup>2</sup>, por lo general verde pálido (Munsell color 2.5GY 6/2) (Anónimo, 1977), de verde pálido (2.5GY 8/2) a oscuro (7.5GY 7/4), con (6-) 8-11 (-19) series de aréolas espirales, con una distancia entre series de (2.7-) 3-4 (-5) cm; cladodios jóvenes con podario prominente, con hojas cónicas de 5.7 mm de longitud, las aréolas con 0-1 espina acicular y 0-2 espinas cerdosas. Aréolas de cladodios desarrollados (38-) 52-69 (-80) por cara, con densidad de (4-) 8-14 (-18) aréolas por cada 100 cm<sup>2</sup>, elípticos, obovados, oblanceolados u ovados, raramente circulares o rómbicas, (2-) 3-4 (-8) mm de longitud, 2-3 (-5) mm de anchura. Las espinas usualmente están ausentes, pero a veces hay pocos cladodios con una espina, generalmente acicular, hundida y blanca, (3-) 4-7 (-10) mm de longitud. Los gloquidios generalmente son abundantes en las aréolas próximas al cladodio, pero algunas veces ausentes.

Flores de anthesis diurna, hasta diez por cladodio, casi siempre en la parte apical del margen del cladodio; pericarpelo generalmente cilíndrico, algunas veces obovoide, ovoide o cónico, (3.8-) 4.6-6.0 (-7.5) cm de longitud, (1.9-) 2.5-3.1 (-3.8) cm de diámetro; aréolas generalmente oblanceoladas, pero algunas veces circulares, elípticas o rómbicas, de (1.3-) 1.8-2.8 (-3.8) mm de longitud, (1.7-) 2-2.8 (-3.3) mm de anchura, algunas veces con espinas caducas y delgadas, éstas de (7-) 8-12 mm de longitud, con tricomas numerosos y cortos, de 1.4 mm de longitud, también con numerosos gloquidios castaños de (0.9-) 1.3-3.4 (-5) mm de longitud, y con varios más largos de (1-) 4.5-11 (-18) mm de longitud; segmentos externos del perianto de verdes a amarillo verdoso, con orillas hialinas, carinados, los más largos generalmente amarillo verdosos, con una franja central verde, un ápice rojizo, succulentos, llegando a ser membranosas en la parte interna, de ampliamente oblanceolados a espatulados, truncados en la base, mucronados, margen entero o sinuoso, de (0.5-) 0.6-1.3 (-1.9) cm de longitud, (0.3-) 0.5-1.1 (-1.4) cm de anchura; segmentos internos del perianto amarillo brillante, algunas veces rojo o naranja, membranosas, espatuladas, en ocasiones oblanceolados o cordados, atenuadamente truncados en la base, obtusos en el ápice, a veces mucronados, emarginados o fimbriados, margen entero, de (1.2-) 1.8-2.8 (-3.7) cm de longitud, (0.9-) 1.2-2.0 (-2.3) cm de ancho en la porción más ancha; numerosos estambres, erectos, ligeramente reclinados hacia el pistilo; filamentos blancos o amarillos, sensibles al tacto en las primeras horas de la anthesis, (0.4-) 0.6-1.0 (-1.4) cm de longitud; anteras amarillas, sub-basifijas, (1.1-) 1.4-2.1 (-2.6) mm de longitud; estilo blanco, algunas veces rojo rosado, cilíndrico o subcónico, (7-)

(0-) 3-8 (-13) mm deep, (13-) 20-27 (-33) mm diameter; peel with (39-) 51-69 (-81) arcoles, (1-) 2-4 (-10) mm thick; pulp of same color as the peel, but very often of a contrasting color, fleshy and juicy, from slightly to very sweet (7.4-) 12.4-15.5 (-16.8) °Brix; seeds lenticulate to widely ellipsoidal, (81-) 188-335 (-480) per fruit, of which ca. 35-40% are abortive, the normal ones (3.2-) 4-4.5 (-5) mm long, (2.7-) 3.2-3.8 (-4.2) mm wide, (0.8-) 1.2-1.6 (-1.9) mm thick, (32-) 96-253 (-392) kgf hardness. Figure 1.

The best known botanical description is that of Britton and Rose (1919), with or without the elements added by

14-20 (-24) mm de longitud, (3-) 4-6 (-8) mm de diámetro en la porción más ancha; estigma verde o amarillo, al principio capitado tornándose radiante con (5-) 8-10 (-12) lóbulos.

El fruto usualmente es turbinado, algunas veces esférico, cilíndrico o elíptico, frecuentemente amarillo brillante (Munsell color 2.5 GY 8/6) (Anónimo, 1977), de amarillo pálido (2.5 y 7/10) a rojo púrpura (5RP 4/6) (Anónimo, 1954), menos frecuentemente en combinación de amarillo/verde o amarillo/rojo, (5-) 7-9 (-10) cm largo, (4-) 5-6 (-7) cm de anchura, (45-) 86-146 (-223) g peso; de no umbilicado hasta profundamente umbilicado,

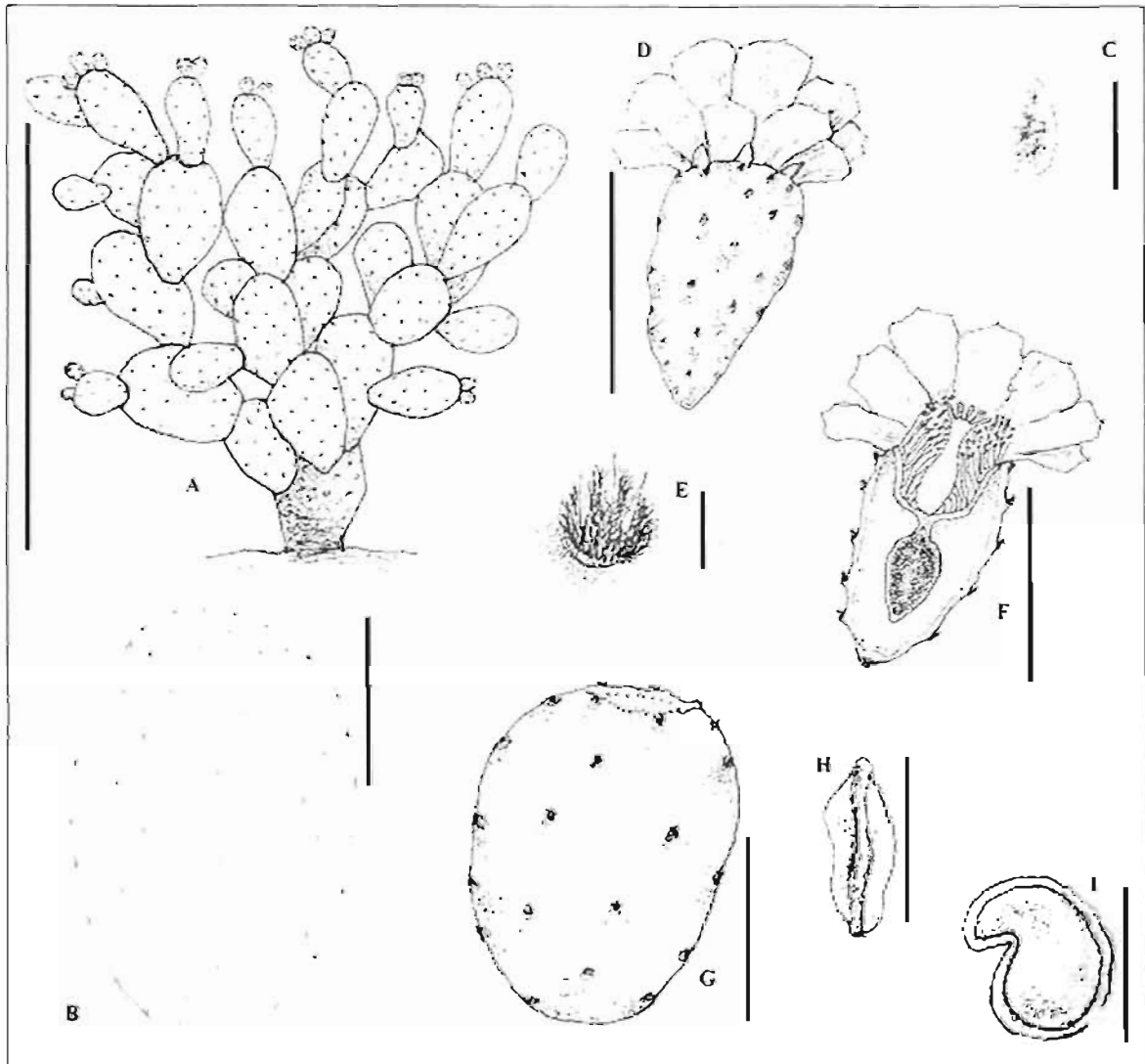


Figure 1. *Opuntia ficus-indica*. A, habit; B, cladode; C, areole of cladode; D, flower; E, areole of flower; F, longitudinal section of flower; G, fruit; H, dorsal view of seed; I, ventral view of seed. Bars = 1m (A), 10 cm (B), 5 mm (C, E), 4 cm (D, F), 5 cm (G), 4 mm (H, I).

Figura 1. *Opuntia ficus-indica*. A, hábito; B, cladodio; C, aréola del cladodio; D, flor; E, aréola de la flor; F, sección longitudinal de la flor; G, fruta; H, vista dorsal de la semilla; I, vista ventral de la semilla. Barras = 1m (A), 10 cm (B), 5 mm (C, E), 4 cm (D, F), 5 cm (G), 4 mm (H, I).

Bravo (1978) and Scheinvar (1995). Without any support from collection specimens, and hence without typification, Bravo (1978) distinguished six botanical varieties based on fruit shape and color. From a preliminary multivariable analysis of the variations of 37 morphological attributes observed in 38 *O. ficus-indica* cultivars, it is evident that the varietal classification of Bravo (1978) is unsustainable (Reyes-Agüero *et al.*, 2004).

In Table 4 there is a comparative summary of the main morphological characteristics of *O. ficus-indica* and the species more closely related to it. The main diagnostic character in *O. ficus-indica* is the partial or total absence of spines (Shreve and Wiggins, 1964; Correll and Johnston, 1970; Bravo, 1978; Wiggins, 1980; Scheinvar, 1995); however, other important features are longer areoles, a longer pericarpel, wider fruits, and a broader variability in fruit color.

#### Taxonomical relationships with other *Opuntia* species

After the late 15 century original introduction to Europe of the cactus pear, Carolus Linnaeus named it

con el umbilico (0-) 3-8 (-13) mm de profundidad, (13-) 20-27 (-33) mm de diámetro; cáscara con (39-) 51-69 (-81) areolas, (1-) 2-4 (-10) mm de grosor; la pulpa del mismo color que el de la cáscara, pero frecuentemente de un color contrastante, pulposo y jugoso, de ligeramente a muy dulce (7.4-) 12.4-15.5 (-16.8) °Brix; semillas de lenticuladas a ampliamente elipsoidales, (81-) 188-335 (-480) por fruto, de las cuales ca. 35-40% son abortivas, las normales (3.2-) 4-4.5 (-5) mm de longitud, (2.7-) 3.2-3.8 (-4.2) mm de anchura, (0.8-) 1.2-1.6 (-1.9) mm de grosor, (32- 96-253 (-392) kgf dureza. Figura 1.

La descripción botánica más conocida es la de Britton y Rose (1919), con o sin los elementos añadidos por Bravo (1978) y Scheinvar (1995). Sin el respaldo de los especímenes de colección, y por tanto sin tipificación, Bravo (1978) distinguió seis variedades botánicas con base en el color y forma de la fruta. De un análisis multivariable preliminar de las variaciones de 37 atributos morfológicos observados en 38 cultivares *O. ficus-indica*, es evidente que la clasificación varietal de Bravo (1978) es insostenible (Reyes-Agüero *et al.*, 2004).

En el Cuadro 4 se presenta un resumen comparativo de las principales características morfológicas de *O. ficus-*

Table 4. Comparison between *O. ficus-indica* and three species in series *Streptacanthae*.  
Cuadro 4. Comparación entre *O. ficus-indica* y tres especies en series *Streptacanthae*.

Feature	<i>O. ficus-indica</i>	<i>O. amyclae</i>	<i>O. megacantha</i>	<i>O. streptacantha</i>	Source
<b>Cladode</b>					
Form	Elliptic mainly	Oblong to elliptic	Obovate to oblong	Obovate to circular	1,2
Length (cm)	27-63	30-40	30-60	20-35	1,3,5,6
Width (cm)	14-31	15-20	18-19.5	12-23	1,4,6,7
Thickness (cm)	1-3		1.5-2.5	2.0-4.0	1,4,6,7
<b>Areoles</b>					
No. of rows	6-19		7-14	10-12	2,5
Length (mm)	2-8		2-4	3-5	5
Distance between rows (cm)	2.7-5		5-8	3-5	1
<b>Spines</b>					
Number per areole and position	Mostly absent 0-1, depressed	Present 1-4	Present 1-7	Present 1-6, one central and the radials adpressed	1,2,3,4
Length (mm)	3-10	to 30	20-35	20-40	1,2,3,4
Color	White	White	White or brown	White	3,4
<b>Flower</b>					
Length of pericarpel (cm)	3.8-7.5		3-4	3-4	5
<b>Fruit</b>					
Color of peel	Yellow, green-yellow, yellow-red, red or purple		Yellow or yellow-red	Red-purple, sometimes yellow	4,5
Length (cm)	5-10		4.5-11	4-6	1,2,3,4
Diameter (cm)	4-7		3-4	4-5.5	1,2,3,4

Sources for *O. amyclae*, *O. megacantha* and *O. streptacantha*: 1: Bravo (1978), 3: Anderson (2001), 4: Shreve and Wiggins (1964), 5: Wiggins (1980), 6: Scheinvar (2001), 7: Britton and Rose (1919). For *O. ficus-indica*, this contribution.

*Cactus ficus-indica* in 1753, and Philip Miller transferred it to the genus *Opuntia* in 1768 (Leuenberger, 1991). A specimen in the Linnaean herbarium at Stockholm was designated as neotype (Leuenberger, 1991). In 1919 Britton and Rose divided *Opuntia* into several series, pointing out that although the series *Ficus-indicae* (*Opuntia ficus-indica*, *O. crassa* and *O. undulata*) was closely related to the series *Streptacanthae* (that comprises 12 species, including *O. amyclae*, *O. megacantha* and *O. streptacantha*), they kept these two series as a matter of convenience. Besides the lack of spines in the series *Ficus-indicae*, Colunga *et al.* (1986) found other basic differences that reinforce the separation of both series. Thus, these two groups can be differentiated based on cladode size and areole length, fruit and seed length, as well as the length and weight of pulp of the fruit (the edible portion of the fruit) (Table 5).

*O. ficus-indica* can be differentiated from all other members in the genus by the combined presence of large-sized, usually elliptic cladodes, totally or almost totally devoid of spines, with large, sweet and fleshy fruits, in by growing exclusively in man-made environments. Determining the systematic relationships of this species is a challenge, because it has been under strong artificial selection pressures during thousands of years by different cultural groups, in different environments, and with diverse purposes; besides, its original geographical distribution has been dramatically modified. Sites that fostered artificial sympatry were created in home gardens, where various related species of interest for man have coexisted, favored the occurrence of hybridization and polyploidy processes (Figuerola *et al.*, 1979; Colunga *et al.*, 1986; Pimienta and Muñoz, 1995; Gallegos and Méndez, 2000; Griffith, 2004). Together, all of these facts make the identification of the area of origin and the wild ancestor of *O. ficus-indica* a highly difficult task, as well as the definition of its systematic affinities with closely

*indica* y las especies más cercanamente relacionadas con ella. La principal característica de diagnóstico en *O. ficus-indica* es la ausencia parcial o total de espinas (Shreve y Wiggins, 1964; Correll y Johnston, 1970; Bravo, 1978; Wiggins, 1980; Scheinvar, 1995); sin embargo, otros elementos importantes son las aréolas más largas, un pericarpelo más grande, frutas más anchas y mayor variabilidad en la gama de colores del fruto.

#### Relaciones taxonómicas con otras especies de *Opuntia*

Después de que a finales del siglo XV se introdujo originalmente el nopal a Europa, Carolus Linnaeus lo nombró en 1753, *Cactus ficus-indica*, y Philip Miller la transfirió al género *Opuntia* en 1768 (Leuenberger, 1991). Un espécimen en el herbario Linnaean en Estocolmo fue designado como neotipo (Leuenberger, 1991). En 1919 Britton y Rose dividieron *Opuntia* en varias series, señalando que aunque la serie *Ficus-indicae* (*Opuntia ficus-indica*, *O. crassa* y *O. undulata*) fue estrechamente relacionada con la serie *Streptacanthae* (que comprende 12 especies, incluyendo *O. amyclae*, *O. megacantha* y *O. streptacantha*), ellos mantuvieron estas dos series a manera de conveniencia. Además de la ausencia de espinas en la serie *Ficus-indicae*, Colunga *et al.* (1986) encontró otras diferencias básicas que refuerzan la separación de ambas series. Así, estos dos grupos pueden ser diferenciados con base en el tamaño de los cladodios y la longitud de las aréolas, por la longitud del fruto y de la semilla, así como la longitud y peso de la pulpa del fruto (la porción comestible del fruto) (Cuadro 5).

*O. ficus-indica* puede diferenciarse de todos los otros miembros del género por la combinación de cladodios usualmente elípticos, de gran talla, carentes total o casi totalmente de espinas, frutos grandes, dulces y carnosos, y por encontrarse exclusivamente en ambientes modificados

Table 5. Morphological differences between *Opuntia* series *Ficus-indicae* and series *Streptacanthae* (data from Colunga *et al.*, 1986). Cuadro 5. Diferencias morfológicas entre *Opuntia* serie *Ficus-indicae* y serie *Streptacanthae* (datos de Colunga *et al.*, 1986).

Feature	<i>Ficus-indicae</i> <sup>1</sup>		<i>Streptacanthae</i> <sup>2</sup>		Significance
	Average	Range	Average	Range	
Cladode length (cm)	38.0	20-55	30.0	19-41	0.0001
Cladode width (cm)	21.6	12-33	16.6	9.0-29.5	0.0001
Arcole length (cm)	0.4	0.2-0.7	0.3	0.2-0.5	0.0006
Arcole/cm <sup>2</sup>	0.07	0.03-0.14	0.1	0.06-0.18	0.0001
Fruit length (cm)	8.2	5.2-11.4	5.0	3.2-6.9	0.0001
Pulp length (cm)	6.2	4.3-8.2	3.9	2.3-5.3	0.0001
Pulp weight (g)	68.9	24.8-139.3	26.1	3-53	0.0001
Seed length (cm)	0.3	0.3-0.5	0.4	0.3-0.5	0.0001

<sup>1</sup>*O. ficus-indica*, *O. undulata* and *O. crassa*

<sup>2</sup>*O. streptacantha*, *O. hypoleucantha* and *O. megacantha*

related species (Griffith, 2004). *Opuntia ficus-indica* has been mistakenly related to *O. amyclae*, *O. megacantha* and *O. streptacantha*, which belong to the series *Streptacanthae* (Labra *et al.*, 2003). Thus, Benson (1982) consider *O. megacantha* as a synonym of *O. ficus-indica*, since the presence or absence of spines in the latter is insufficient for separating them. Kiesling (1999) divides *O. ficus-indica* into two botanical forms: a) *O. ficus-indica* f. *amyclae*, with the presence of spines as its main characteristic; b) *O. ficus-indica* f. *ficus-indica*, lacking spines. This same author considers *O. amyclae*, *O. megacantha* and *O. streptacantha* as synonyms of the former. By contrast, *O. ficus-indica* is different from *O. megacantha* and *O. amyclae* (Britton and Rose, 1919; Shreve and Wiggins, 1964; Correll and Johnston, 1970; Munz and Keck, 1973; Bravo, 1978; Wiggins, 1980; Scheinvar, 2001), as well as from *O. streptacantha* (Britton and Rose, 1919; Bravo, 1978; Scheinvar, 2001). Besides, Hunt (1999), Anderson (2001) and Guzmán *et al.* (2003) also consider *O. ficus-indica* as different from *O. amyclae*, *O. megacantha* and *O. streptacantha*. Labra *et al.* (2003) made an analysis using AFLP as molecular markers in three species. They concluded that *O. amyclae* is different from *O. megacantha* and *O. ficus-indica*, and suggested that *O. megacantha* and *O. ficus-indica* should be regarded as the same species. Finally, since they propose that the presence of spines should not be considered as a variable in *Opuntia* taxonomy (specially in this species), they suggest that *O. ficus-indica* is a domesticated form of *O. megacantha*. According to Hunt (1999), Anderson (2001) and Guzmán *et al.* (2003), and based on the combination of the differential vegetative and reproductive characters already mentioned, we consider that *O. ficus-indica* constitutes a taxonomic entity that differs from *O. amyclae*, *O. megacantha* and *O. streptacantha* (Table 4)

In México there are several species of *Opuntia* (s.str.) which lack spines naturally: *O. basilaris*, *O. compressa*, *O. lindheimeri* var. *laevis*, *O. rufida*, *O. stenopetala* var. *inermis* and *O. violacea* var. *santa-rita* (Bravo, 1978); however, this group of species usually possesses smaller cladodes compared to *Opuntia ficus-indica*; additionally, *O. lindheimeri* var. *aciculata*, *O. microdasys*, *O. phaeacantha* var. *laevis* and *O. rufida* have larger and more abundant glochidia in the cladode areoles. Conversely, similarly to *O. ficus-indica*, the absence of spines in *O. robusta* var. *larreyi*, *O. crassa* and *O. undulata* is likely a result of artificial selection, since these species only occur in man-made environments (Colunga *et al.*, 1986). *Opuntia robusta* has greenish-blue, broadly obovate to circular cladodes; *O. crassa* has cladodes smaller than 15 cm long; and the cladode margins in *O. undulata* are undulate (Bravo, 1978). In this way, these three taxa possess cladodes that markedly differ from those of *O.*

por el hombre. Determinar las relaciones sistemáticas de esta especie representa un enorme reto, porque ha sido sometida por miles de años a presiones de selección artificial por diferentes grupos culturales, en ambientes distintos, y con diversos propósitos; además, su distribución geográfica original ha sido dramáticamente modificada. Se crearon sitios que fomentaron simpatria artificial en jardines domésticos, donde han coexistido varias especies relacionadas de interés para el hombre, favoreciendo la ocurrencia de procesos de hibridación y poliploidía (Figueroa *et al.*, 1979; Colunga *et al.*, 1986; Pimienta y Muñoz, 1995; Gallegos y Méndez, 2000; Griffith, 2004). Juntos, todos estos hechos vuelven una tarea difícil la identificación del área de origen así como del ancestro silvestre de *O. ficus-indica*, al igual que la definición de sus afinidades sistemáticas con las especies cercanamente relacionadas (Griffith, 2004). *O. ficus-indica* ha sido erróneamente relacionada con *O. amyclae*, *O. megacantha* y *O. streptacantha*, las cuales pertenecen a la serie *Streptacanthae* (Labra *et al.*, 2003). Así, Benson (1982) consideró a *O. megacantha* como sinónimo de *O. ficus-indica*, dado que la presencia o ausencia de espinas en esta última es insuficiente para separarlas. Kiesling (1999) divide *O. ficus-indica* en dos formas botánicas: a) *O. ficus-indica* f. *Amyclae*, con presencia de espinas como su principal característica; b) *O. ficus-indica* f. *Ficus-indica*, sin espinas. Este mismo autor considera *O. amyclae*, *O. megacantha* y *O. streptacantha* como sinónimos de la anterior. En contraste, *O. ficus-indica* es diferente de *O. megacantha* y *O. amyclae* (Britton y Rose, 1919; Shreve y Wiggins, 1964; Correll y Johnston, 1970; Munz y Keck, 1973; Bravo, 1978; Wiggins, 1980; Scheinvar, 2001), así como de *O. streptacantha* (Britton y Rose, 1919; Bravo, 1978; Scheinvar, 2001). Además, Hunt (1999), Anderson (2001) y Guzmán *et al.* (2003), también consideraron *O. ficus-indica* como diferente de *O. amyclae*, *O. megacantha* y *O. streptacantha*. Labra *et al.* (2003) hicieron un análisis utilizando AFLP como marcadores moleculares en tres especies. Concluyeron que *O. amyclae* es diferente de *O. megacantha* y *O. ficus-indica*, y sugirieron que *O. megacantha* y *O. ficus-indica* debieran ser consideradas la misma especie. Finalmente, puesto que ellos proponen que la presencia de espinas no debería ser considerada como una variable en la taxonomía de *Opuntia* (especialmente en esta especie), sugieren que *O. ficus-indica* es una forma domesticada de *O. megacantha*. De acuerdo con Hunt (1999), Anderson (2001) y Guzmán *et al.* (2003), y con base en la combinación de caracteres vegetativos y reproductivos diferenciales antes mencionados, consideramos que *O. ficus-indica* constituye una entidad taxonómica que difiere de *O. amyclae*, *O. megacantha* y *O. streptacantha* (Cuadro 4).

En México existen varias especies de *Opuntia* (s.str.) que carecen naturalmente de espinas: *O. basilaris*, *O.*



*ficus-indica* that are elliptic, pale green cladodes that measure over 27 cm in length with entire margins.

There is still much to know about the systematic relationships of *O. ficus-indica*, which necessarily require the systematic study of the species included in the series *Streptacanthae* and *Ficus-indicae*. Also, the number of *O. ficus-indica* cultivars in other regions of México (e.g. Puebla-Oaxaca and the western region) must also be included, to comprise the whole range of morphological variation. The ethnobotanical study of the association between the Otomi ethnic group and *Opuntia*, particularly *O. ficus-indica*, might provide valuable information.

### CONCLUSIONS

The amount of common names for *O. ficus-indica* is evidence of its importance. The main diagnostic character of *O. ficus-indica* is the partial or total absence of spines; however, other important features are longer cladodes, areoles and pericarpel: wider fruits, with broader variability in color, seed length, as well as the length and weight of pulp of the fruit. It is difficult to know for sure with exactitude the systematic relationships of *O. ficus-indica*, because this species has been under strong artificial selection pressures; its original geographical distribution has been modified by the establishment, in sympatry, of many related species in backyard gardens, which favor hybridization and polyploidy.

### ACKNOWLEDGEMENTS

This work was sponsored by CONACYT-SAGARPA (number K180-A9702) and SNICS-SAGARPA grants. The Figure 1 was made by M. C. Guillermo Martínez de la V. We are grateful to the anonymous referee and the editor for their careful revision of the manuscript. This work is part of the doctoral dissertation of the first author in Posgrado de Ciencias Biológicas at the Universidad Nacional Autónoma de México.

### LITERATURE CITED

- Anderson, E. F. 2001. *The Cactus Family*. Timber, Portland. 776 p.
- Angulo, M. D. 1952. Nota sobre la variología de dos especies de *Opuntia*. *Genét. Ibér.* 4: 47-62.
- Anonymous. 1954. *Munsell Soil Color Charts*. Munsell Color Co. Baltimore. 9 plates.
- Anonymous. 1977. *Munsell Color Charts for Plant Tissues*. Munsell Color Co. Baltimore. 17 plates.
- Barbera, G. 1995. History, economic and agro-ecological importance. In: *Agro-ecology, Cultivation and Uses of Cactus Pear*. Barbera, G., P. Inglese, E. Pimental, and E. Arias. (eds). FAO, Roma, pp. 1-11.
- Barbera, G., F. Canni, P. Inglese, and M. Panno. 1992. Past and present role of prickly pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill., Cactaceae) in the agriculture of Sicily. *Econ. Bot.* 46: 10-22.

*compressa*, *O. lindheimeri* var. *laveis*, *O. rufida*, *O. stenopetala* var. *inermis* y *O. violacea* var. *santa-rita* (Bravo, 1978); sin embargo, este grupo de especies generalmente posee cladodios más pequeños en comparación con *Opuntia ficus-indica*; además, *O. lindheimeri* var. *aciculata*, *O. microdasys*, *O. phaeacantha* var. *laveis* y *O. rufida* tienen gloquidios más grandes y abundantes en las aréolas del cladodio. Por el contrario, al igual que *O. ficus-indica*, la ausencia de espinas en *O. robusta* var. *larreyi*, *O. crassa* y *O. undulata* es probablemente un resultado de selección artificial, dado que estas especies sólo ocurren en ambientes modificados por el hombre (Colunga *et al.*, 1986). *Opuntia robusta* tiene cladodios verde azulados, de ampliamente obovados a redondos; *O. crassa* tiene cladodios menores de 15 cm de longitud; y los márgenes de los cladodios en *O. undulata* son ondulados (Bravo, 1978). En este sentido, estos tres taxones poseen cladodios que difieren marcadamente de aquellos de *O. ficus-indica* que son elípticos, verde pálido y que miden más de 27 cm de longitud con margen entero.

Aún falta mucho por saber con respecto de las relaciones sistemáticas de *O. ficus-indica*, lo cual necesariamente requiere de un estudio sistemático de las especies incluidas en las series *Streptacantha* y *Ficus-indicae*. Asimismo, debe ser incluido el número de cultivares de *O. ficus-indica* en otras regiones de México (p. ej. Puebla-Oaxaca y la región occidente del país), a fin de comprender toda la gama de variación morfológica. El estudio etnobotánico de la asociación entre el grupo étnico Otomí y *Opuntia*, particularmente con *O. ficus-indica*, puede aportar información valiosa.

### CONCLUSIONES

La cantidad de nombres comunes para *O. ficus-indica* es evidencia de su importancia. El principal carácter de diagnóstico de *O. ficus-indica* es la ausencia total o parcial de espinas; sin embargo, otras características importantes son cladodios, aréolas y pericarpelos de mayor longitud; frutos más anchos, con mayor variabilidad de color, longitud de semilla así como longitud y peso de la pulpa del fruto. Es difícil conocer con seguridad y exactitud las relaciones sistemáticas de *O. ficus-indica*, ya que esta especie ha estado bajo fuerte presión de selección artificial; su distribución geográfica original ha sido modificada por el establecimiento, en simpatria, de muchas especies relacionadas en jardines domésticos, lo que ha favorecido la hibridación y la poliploidía.

—Fin de la versión en Español—

---\*---

- Hamentos, F. 1965. El nopal y su utilización en México. *Rev. Soc. Mex. de Hist. Nat.* 26: 87-94.
- Benson, L. 1982. *The Cacti of United States and Canada*. Stanford University Press, Stanford. 1044 p.
- Benson L., and D. Walkington. 1965. The southern Californian prickly pear invasion, adulteration and trial-by-fire. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 52: 262-273.
- Hobich, E., and P. Nobel. 2001. Biomechanics and anatomy of cladode junctions for two *Opuntia* (Cactaceae) species and their hybrid. *Amer. J. Bot.* 88: 391-400.
- Bravo, H. 1978. *Las Cactáceas de México*. 2nd. ed. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México. México, 743 p.
- Britton, N., and J. Rose. 1919. *The Cactaceae*. Vol. I. Carnegie Institution of Washington. Washington. 241 p.
- Brutsch, M., and H. Zimmermann. 1993. The prickly pear (*Opuntia ficus-indica*, Cactaceae) in South Africa: utilization of the naturalized weed, and of the cultivated plants. *Econ. Bot.* 47: 154-156.
- Colunga G.M., P. E. Hernández X., and A. Castillo. 1986. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío guanajuatense. *Agrociencia* 65: 7-49.
- Correll, D.S., and M. Johnston. 1970. *Manual of the Vascular Plants of Texas*. Texas Research Foundation. Renner. 1881 p.
- Díaz del C., B. 1955. *Historia de la Conquista de Nueva España*. Editorial Porrúa. México. 700 p.
- Díaz, L., and A. Cocucci. 2003. Functional gynodioecy in *Opuntia quimilo* (Cactaceae), a tree cactus pollinated by bees and hummingbirds. *Plant Biol.* 5:531-539.
- Fernández, R., C. Mondragón, F. Gutiérrez, L. Sáenz, J. Zegbe, S. Méndez, and J. Martínez. 2000. Principales Cultivares Mexicanos de Nopal Tunero. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, San Luis de la Paz. México. 33 p.
- Figuroa H., F., J.R. Aguirre and E. García 1979. Estudio de las nopales cultivadas y silvestres sujetas a recolección para el mercado. In: *Avances en la Enseñanza e Investigación*. Anónimo. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. pp: 10-11.
- Flores, A., E. Borrego, H. Gómez, and A. López. 1988. Variabilidad y estudio cromosómico del nopal (*Opuntia* spp.). *Cac. Suc. Mex.* 33: 91-99.
- Flores, C. 2001. *Producción, Industrialización y Comercialización de Nopalitos*. Centro de Investigaciones Económicas, Sociales y Tecnológicas de la Agroindustria y la Agricultura Mundial, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo. México. 27 p.
- Flores, C., J. de Luna, and P. Ramírez. 1995. *Mercado Mundial de la Tuna*. Centro de Investigaciones Económicas, Sociales y Tecnológicas de la Agroindustria y la Agricultura Mundial, Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo. México. 115 p.
- Gallegos, C., and S. Méndez. 2000. *La Tuna, Criterios y Técnicas para su Producción Comercial*. Universidad Autónoma Chapingo, Colegio de Postgraduados y Fundación Produce Zacatecas. Chapingo. 164 p.
- García, M., and E. Pimienta 1995. Cytological evidences of agamospermy in *Opuntia*. *Hissetonia* 4: 39-42.
- González, L. 1978. Origen de la domesticación de los vegetales en México. In: *Historia de México. Medio Ambiente y Primeras Etapas*. Lorenzo, J. (ed). Salvat, México. pp: 77-92.
- Griffith, P. 2004. The origins of an important cactus crop, *Opuntia ficus-indica* (Cactaceae): new molecular evidence. *Am. J. Bot.* 91:1915-1921.
- Guzmán, U., S. Arias, and P. Dávila. 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 315 p.
- Harlan, J. R. 1992. *Crops and Man*. 2nd ed. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America. Madison, USA. 284 p.
- Hunt, D. (comp.). 1999. *CITES Cactaceae Checklist*. Royal Botanical Gardens Kew and International Organization for Succulent Plant Study. Milborne Port. 315 p.
- Kiesling, R. 1999. Domesticación y distribución de *Opuntia ficus-indica*. *J. Profess. Assoc. Cact. Develop.* 3: 50-59.
- Kuti, J. O. 1992. Growth and compositional changes during the development of prickly pear fruit. *J. Hort. Sci.* 67: 861-868.
- Labra, M., F. Grassi, M. Bardini, S. Imazio, A. Guiggi, S. Citterrop, E. Banfi, and S. Sgorbati. 2003. Genetic relationships in *Opuntia* Mill. genus (Cactaceae) detected by molecular marker. *Plant Sci.* 165:1129-1136.
- Leuenberger, B. 1991. Interpretation and typification of *Cactus ficus-indica* L. and *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. (Cactaceae). *Taxon* 40: 621-627.
- Martin del Campo, R. 1957. Las cactáceas entre los mexica. *Cac. Suc. Mex.* 2: 27-38.
- Martínez, M. 1979. *Catálogo de nombres Vulgares y Científicos de Plantas Mexicanas*. Fondo de Cultura Económica. México. 1247 p.
- Mondragón, C. 2001. Cactus pear domestication and breeding. *Pl. Breed. Rev.* 20: 135-166.
- Mondragón, C., and S. Pérez. (eds). 2001. *Cactus (Opuntia spp.) as Forage*. FAO, Rome. 146 p.
- Munz, P., and D. Keck. 1973. *A California Flora*. University of California Press. Berkeley. 1681 p.
- Nerd, A., and Y. Mizrahi. 1995. Reproductive biology. In: *Agroecology, Cultivation and Uses of Cactus Pear*. Barbera, G., P. Inglese, E. Pimienta, and E. Arias. (eds). FAO, Roma. pp: 49-58.
- Nieddu, G., and D. Spano. 1992. Flowering and growth in *Opuntia ficus-indica*. *Acta Hort.* 296: 153-159.
- Nieddu, G., and I. Chessa. 1997. Distribution of phenotypic characters within a seedling population from *Opuntia ficus-indica* (cv. "Giulla"). *Acta Hort.* 438: 37-43.
- Pimienta B., E. 1986. Establecimiento y manejo de plantaciones de nopal tunero en Zacatecas. *Campo Agrícola Experimental Zacatecas*. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Calera, México. 34 p.
- Pimienta, B., E., and A. Muñoz. 1995. Domestication of opuntias and cultivated varieties. In: *Agro-ecology, Cultivation and Uses of Cactus Pear*. Barbera, G., P. Inglese, E. Pimienta, and E. Arias. (eds). FAO, Roma. pp: 58-63.
- Pinkava, D.J. 2002. On the evolution of the continental North American Opuntioideae (Cactaceae). In: *Studies in the Opuntioideae*. Hunt, D., and N. Taylor. (eds). David Hunt, Milborne Port. pp: 59-98.
- Pinkava, D.J., and M. McLeod. 1971. Chromosome numbers in some cacti of western North America. *Brittonia* 23: 171-176.
- Reyes-Aguero A., R. Aguirre R., and F. Carlin. 2004. Análisis preliminar de la variación morfológica de 38 variantes mexicanas de *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller In: *El Nopal, Tópicos de actualidad*. Esparza, G., R. Valdez, and J. Méndez G. (eds.) Universidad Autónoma Chapingo and Colegio de Postgraduados. Chapingo. México. pp: 21-47.
- Rosas, P., and E. Pimienta. 1986. Polinización y fase progámica en nopal (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller) tunero. *Fitotecnia* 8: 164-176.
- Sánchez-Monge, E. 1980. *Diccionario de Plantas Agrícolas*. Ministerio de Agricultura, Madrid. 467 p.
- Scheinvar, L. 1995. Taxonomy of utilized opuntias. In: *Agro-ecology, Cultivation and Uses of Cactus Pear*. Barbera, G., P. Inglese, E. Pimienta, and E. Arias. (eds). FAO, Roma. pp: 20-27.
- Scheinvar, L. 2001. Cactaceae. In: *Flora Fanerogámica del Valle de México*. Rzedowski, G., and J. Rzedowski. 2nd. ed. Instituto de Ecología and CONABIO. Pátzcuaro. México. pp: 431-470.
- Shreve, F., and I. Wiggins. 1964. *Vegetation and Flora of Sonoran Desert*. Stanford University Press, Stanford. 1740 p.
- Tous, J., and L. Ferguson. 1996. Mediterranean fruits. In: *Progress in New Crops*. Janick, J. (ed). ASHS. Alexandria. pp: 416-430.
- Wiggins, I. 1980. *Flora de Baja California*. Stanford University Press, Stanford. 1025 p.



**IV Análisis del complejo morfológico *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. en México.  
I. Ordenación y clasificación de variantes**

#### IV Análisis del complejo morfológico *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. en México. 1. Ordenación y clasificación de variantes

Juan Antonio Reyes Agüero<sup>1</sup>, Juan Rogelio Aguirre Rivera<sup>1</sup>,  
Alejandro Casas<sup>2</sup>, Héctor Hernández<sup>3</sup>, Javier Caballero<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Investigación de Zonas Desérticas. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, Altair Núm. 200 Fracc. del Llano. 78377 San Luis Potosí, S. L. P. México. E-mail: reyesaguero@uaslp.mx

<sup>2</sup> Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Morelia, Antigua Carretera a Pátzcuaro Núm. 8701. Col. Ex-hacienda de San José de la Huerta. 58190 Morelia, Mich. México.

<sup>3</sup> Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-233. Cd. Universitaria. 04510 México, D. F. México.

##### Resumen

*Opuntia ficus-indica*, nativa de México, es la especie de nopal con mayor grado de domesticación. En este país se localiza la mayor riqueza de variantes cultivadas de la especie, la totalidad de la cual se encuentra en ambientes humanizados. Esta riqueza de variantes, asociada con diferentes usos y propósitos de cultivo, hasta el presente no ha sido evaluada morfológicamente. El objetivo del presente trabajo es analizar morfológicamente variantes mexicanas de *Opuntia ficus-indica*, para contribuir a dilucidar el proceso de su domesticación. Se analizaron 37 atributos morfológicos de 38 variantes recolectadas en nopaleras de solar, plantaciones comerciales y plantaciones experimentales. procedentes de 17 localidades de ocho estados de México. La matriz básica de variantes por atributos se sometió a un análisis de ordenación y de clasificación. Con base en tendencias de ordenación, se advierte que la domesticación en *O. ficus-indica* presenta dos patrones: a) Variantes seleccionadas para nopalito, en las cuales el cladodio es pequeño, sin gloquidios y con varias aréolas con espinas aciculares; además, el nopalito presenta hojas largas, con algunas espinas aciculares y espinas setosas en sus aréolas, y el fruto es amarillo, pequeño, con pulpa poco dulce, semilla abortiva abundante y semilla normal escasa y pequeña. b) Variantes seleccionadas para fruto con cladodio grande, ovalado a rómbico, de color verde pálido, alta cantidad de aréolas, ninguna de ellas con espinas aciculares, pero sí con abundancia de gloquidios: nopalito inerme; y fruto rojo, grande, con semilla normal grande y abundante. Las 38 variantes se clasificaron en 12 grupos; dicha clasificación es congruente con la riqueza de variantes y propósitos de cultivo y a la vez, revela los atributos morfológicos fundamentales para la comprensión de la variabilidad de la especie y

la precisión de la identidad de las variantes, lo cual puede facilitarse por medio de claves dicotómicas derivadas del análisis de clasificación.

**Palabras clave**

*Opuntia ficus-indica*, clasificación, domesticación, nopal, ordenación, variación morfológica

**Abstract**

*Opuntia ficus-indica*, native of Mexico, is the cactus pear species with the highest domestication grade. The greatest richness of cultivars of the species exists in this country, all of it located in man-made environments. This richness of variants, associated with different uses and cultivation purposes, has not been evaluated morphologically. The objective in this work was to analyze morphologically Mexican variants of *Opuntia ficus-indica*, in order to elucidate the process of domestication of the species. In this work, 37 morphological attributes of 38 variants were analyzed; this variants were gathered in homegardens and commercial and experimental plantations, from 17 localities from eight states of Mexico. The basic matrix was analyzed with ordination and classification methods. Based in ordination tendencies, it was noticed that the domestication in *O. ficus-indica* presents two patterns: a) Variants selected for nopalito, in which the cladode is small and without glochids and including several areoles with acicular spines; also, the nopalito presents long leaves, with some acicular and setose spines in its areoles, and small yellow fruit, with not very sweet pulp, abundant abortive seeds and scarce and small normal seeds; b) Variants selected for fruit with big, oval to rhombic, green pale cladode, with a high quantity of areolas, none of them with acicular thorns, but with abundance of glochids; unarmed nopalito; and red, big fruit, with big and abundant normal seeds. The 38 variants were classified in 12 groups. This classification is congruent with the richness of variants and cultivation purposes and at the same time, it reveals the fundamental morphological attributes for the understanding of the variability of the species and also reveals the fundamental morphological attributes that help identify the variants, which can be facilitated by means of the dichotomic keys derived from the classification analysis.

**Key words:**

*Opuntia ficus-indica*, classification, domestication, cactus pear, ordination, morphological variation

## Introducción

*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. es la especie de nopal nativa de México, con mayor grado de domesticación (Benson y Walkington, 1965; Bravo, 1978; Colunga *et al.*, 1986; Reyes *et al.*, 2005a,b). La característica que indica el grado extremo de domesticación en una especie es su dependencia de los humanos y sus agrohábitats para poder sobrevivir (Harlan, 1992). En México, las variantes conocidas de *O. ficus-indica*, inermes o con muy pocas espinas sólo se localizan en ambientes protegidos (solares o plantaciones) (Figueroa *et al.*, 1979; Colunga *et al.*, 1986; Flores, 2001; Mondragón, 2001; Reyes, 2005a). A la vez, se desconocen poblaciones silvestres de esta especie (Reyes *et al.*, 2005a,b). Todo indica que el proceso de selección cultural de *O. ficus-indica* generó, al menos, unos 30 cultivares tradicionales ("land races"); dos tercios de los cuales (20) son usados para nopalito y el resto para fruto (Reyes *et al.*, 2005a). Bravo (1978) distinguió seis variedades hortícolas mexicanas (luego, en el mismo texto las equipara con variedades botánicas) de *O. ficus-indica*, pero sólo con base en características de la forma del fruto y color de su cáscara. La variedad *pyriformis* presenta un fruto en forma de pera, amarillo, con líneas de color rojo violeta y pulpa amarilla. El resto de las variedades tienen fruto oval; de ellas, la variedad *rubra* presenta el fruto rojo, la variedad *alba* el fruto blanco, blanco con amarillo o blanco con tinte rojizo, la variedad *lutea* lo tiene amarillo, la *asperma* también amarillo, pero con predominancia de semilla abortiva y en la variedad *serotina* el fruto es amarillo con tinte rojizo y floración tardía.

La información disponible sugiere que *O. ficus-indica* fue domesticada en México, y que como parte de esa domesticación, se ha generado una gran variabilidad morfológica, que se expresa en una riqueza alta de variantes (Kiesling, 1999; Bravo, 1978; Reyes *et al.*, 2005a). Esta riqueza de variantes de *O. ficus-indica* en México, con diferentes usos y propósitos de cultivo, a la fecha, no ha sido evaluada morfológicamente, a pesar de su importancia para entender los procesos de su domesticación, fundamentar su clasificación y facilitar su identificación. Se hipotetiza que los cultivares mexicanos de *O. ficus-indica* presentan gradientes de variación morfológica, de acuerdo con diferentes presiones de selección cultural reconocidas. El objetivo del presente trabajo es analizar y comparar morfológicamente variantes mexicanas de *Opuntia ficus-indica* para dilucidar su proceso de domesticación y facilitar su identificación.

## Materiales y métodos

Por medio de exploraciones botánicas en la Altiplanicie Meridional se obtuvieron 93 recolectas cuyos nombres comunes, aspecto (principalmente escasez de espinas, así como tamaño, forma y color del cladodio y del fruto) y ambientes (siempre en solares o en plantaciones), sugerían que se trataba de variantes de *O. ficus-indica*. Luego se realizó un proceso de depuración con el propósito de trabajar sólo con las variantes que reunieran los criterios siguientes: a) certeza de que pertenecieran a la especie de interés; b) que tuvieran la mayor cantidad de información; y c) que no se repitieran procedencias de una misma región, con nombres idénticos o similares y morfológicamente muy parecidas. Al final de este proceso, sólo se dejaron 38 variantes diferentes (Cuadro 1). Estas variantes procedieron de 17 localidades de ocho estados de la región centro y centro-norte de México (Cuadro 2) conocida como Altiplanicie Meridional. Las variantes se obtuvieron de nopaleras de solar, plantaciones comerciales y plantaciones experimentales (plantaciones en instituciones de investigación); cada variante se conformó con materiales de seis plantas. Los criterios de evaluación morfológica se basaron en los utilizados por otros autores con propósitos diversos (Colunga *et al.*, 1986; Mondragón *et al.*, 1995; Puente, 1992; Chessa y Nieddu, 1997). Se evaluaron cladodios de dos a tres años de edad (que ya hubiesen tenido brotes), nopalitos con hojas, flores con el perianto abierto y frutos maduros. Se evaluaron 37 atributos, de los cuales 11 fueron del cladodio, cuatro del nopalito, tres de la flor y 19 del fruto (Cuadro 3). Las observaciones y mediciones de las aréolas se hicieron en la zona central de una de las caras del cladodio. Las mediciones hasta de 15 cm se realizaron con calibrador digital (vernier) y las mayores con cinta métrica metálica. El área de los cladodios en  $\text{cm}^2$  (A) se calculó con la fórmula de Rebolledo (1985) en la que  $A = 3.214 + 0.7656$  (longitud x anchura). La definición de colores del cladodio y fruto se basó en tablas Munsell (Anónimo, 1954, 1977). Los frutos y sus partes se pesaron en una balanza digital. La dureza de la semilla se evaluó en una máquina universal de pruebas. Instron. Se prepararon especímenes que se depositaron en el herbario SLP. Con tres cladodios de cada variante se estableció una plantación en el Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, UASLP, en la ciudad de San Luis Potosí, México (22°07'38" de N, 100°57'39" O y 1875 m snm).

La matriz básica de variantes (38) por atributos morfológicos (37) se ordenó con el análisis de correspondencias sin tendencia (Decorana) y se clasificó en forma jerárquica, divisiva y politética, con el programa Twinspan (McCune y Mefford, 1999). Los resultados de estos

Cuadro 1. Variantes de *Opuntia ficus-indica* estudiadas

Variante <sup>a</sup>	Nombre	Procedencia <sup>b</sup>	Tipo de nopalera	Institución <sup>c</sup>
01AmLuEN	Amarilla 2289	UACH	Plant. Exp.	UACH
02MaLuPN	Milpa Alta	San Martín de las P., Méx.	Plant. Exp.	UACH
03AmFiEF	Amarilla UACH	UACH	Plant. Exp.	UACH
04CoRuEF	Copena CE 12	UACH	Plant. Exp.	UACH
05FiAiEF	Copena FI	UACH	Plant. Exp.	UACH
06PoLuPN	Poloritlán	Polotitlán, Méx.	Plant. Exp.	UACH
07RoRuPF	Rojo Pelón	San Diego de la U., Gto.	Plant. Exp.	UACH
08RoRuSF	Rojo Pelón	Pinos. Zac.	Plant. Exp.	UACH
09RoSeEF	Rojo 3509	UACH	Plant. Exp.	UACH
10SoRuEF	Solferino 2589	UACH	Plant. Exp.	UACH
11ViFiEN	Copena VI	UACH	Plant. Exp.	UACH
12RoRuPF	Roja Lisa	San Martín de las P., Méx.	Plant. Com.	—
13AtFiPN	Atlixco	San Martín de las P., Méx.	Plant. Com.	—
14MaFiPN	Milpa Alta	Milpa Alta, D.F.	Plant. Com.	—
15AtAiPN	Atlixco	Milpa Alta, D.F.	Plant. Com.	—
16AtFiPN	Atlixco	Chicavasco, Hgo.	Plant. Com.	—
17TeLuSN	Telokähä	San Andrés D., Cardonal, Hgo.	Plant. Com.	—
18TeLuSN	Telokähä	San Andrés D., Cardonal, Hgo.	Solar	—
19TeFiSN	Telokähä	El Nith, Ixmiquilpan, Hgo.	Solar	—
20TeAsSN	Telokähä	El Nith, Ixmiquilpan, Hgo.	Solar	—
21MaRuPN	Milpa Alta	El Rincón, Actopan, Hgo.	Plant. Com.	—
22TeSePN	Telokähä de Erasmo	Glez. Glez., S. de A., Hgo.	Plant. Com.	—
23RsRuSF	Rosada Saltillo	Saltillo, Coah.	Plant. Exp.	INIFAP, Gto.
24RoRuSF	Roja Dr. Mora	Dr. Mora, Gto.	Plant. Exp.	INIFAP, Gto.
25TeRuSD	Telokähä	San Andrés D., Cardonal, Hgo.	Solar	—
26TeRuSD	Telokähä	San Andrés D., Cardonal, Hgo.	Solar	—
27PeFiSF	Pelón	San Luis Potosí, S.L.P.	Solar	—
28PeFiSF	Pelón	San Luis Potosí, S.L.P.	Solar	—
29LiRuEF	Liso-V	Matancillas, Jal.	Experimental	INIFAP, SLP.
30PiLuPD	Plátano	Las Papas, Ojuelos, Jal.	Plant. Com.	—
31RaFiSN	Pellejo de Rata	San Elías, A. de los I., S.L.P.	Solar	—
32RoRuPF	Roja Lisa	San Elías, A. de los I., S.L.P.	Plant. Com.	—
33PeRuSD	Pelón	La Mantequilla, S.L.P.	Solar	—
34LiAiSD	Liso Blanco	Pozos, San Luis Potosí.	Solar	—
35LiRuSD	Liso	Pozos, San Luis Potosí.	Solar	—
36MaLuSD	Milpa Alta	Pozos, San Luis Potosí.	Solar	—
37NoFiSN	Nopalito de California	La Montesa, Villa García, Zac.	Solar	—
38AtLuPN	Atlixco	Tlaxcalacingo, Cholula, Pue.	Plant. Com.	—

<sup>a</sup> Conformación de acrónimos: dos dígitos de un número progresivo; dos letras del nombre común; dos letras de la variedad botánica: Al = *alba*, As = *asperma*, Se = *serotina*, Lu = *lutea*. Ru = *rubra* y Fi = sin identidad; la quinta letra para el tipo de población (E = plantación experimental (Plant. Exp.), P = plantación comercial (Plant. Com.) y S = Solar; la última letra para el propósito de cultivo (N = nopalito, F = fruta, D = nopalito y fruta).

<sup>b</sup> Localidad original de donde se llevó a una plantación experimental, o donde se recolectó la muestra (Cuadro 2).

<sup>c</sup> Instituciones con plantaciones experimentales: UACH = Universidad Autónoma Chapino; INIFAP = Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, uno ubicado en el norte del estado de Guanajuato (INIFAP, Gto.) y el otro en el altiplano potosino (INIFAP-SLP).

Cuadro 2. Procedencia de las variantes de *Opuntia ficus-indica* estudiadas.

Localidad, municipio o delegación y estado	Latitud N/Longitud O	Altitud (msnm)	Núm. de variantes
Tlaxcalacingo, Cholula, Puebla	19° 03' / 99° 12'	2160	1
Chapingo, Texcoco, México	19° 30' / 98° 50'	2275	11
San Martín de las Pirámides, S.M.P., México	19° 42' / 98° 50'	2280	2
Milpa Alta, Milpa Alta, Distrito Federal	19° 60' / 99° 00'	2600	2
Chicavasco, Actopan, Hidalgo	20° 12' / 98° 57'	2020	1
El Rincón, Actopan, Hidalgo	20° 16' / 98° 57'	2000	1
González González, Santiago de Anaya, Hidalgo	20° 23' / 98° 58'	2040	1
El Nith, Ixmiquilpan, Hidalgo	20° 29' / 99° 11'	2060	2
San Andrés Daboxtha, Cardonal, Hidalgo	20° 31' / 99° 03'	2000	4
El Refugio, San Luis de la Paz, Guanajuato	21° 18' / 100° 31'	2020	2
Las Papas de Arriba, Ojuelos, Jalisco	21° 43' / 101° 39'	2280	1
La Monteza, Villa García, Zacatecas	22° 03' / 101° 49'	2180	1
Villa de Pozos, San Luis Potosí, San Luis Potosí	22° 06' / 100° 46'	1900	3
San Luis Potosí, San Luis Potosí	22° 09' / 100° 58'	1860	2
Palma de la Cruz, Graciano Sánchez, San Luis Potosí	22° 11' / 100° 56'	1850	1
San Elías, Armadillo de los Infante, San Luis Potosí	22° 18' / 100° 41'	1950	2
La Mantequilla, San Luis Potosí, San Luis Potosí	22° 25' / 100° 52'	1850	1
<b>Total</b>			<b>38</b>

análisis se interpretaron con base en los lineamientos del manual del programa (Hill, 1979a; 1979b), en ejemplos (Hill *et al.*, 1975) y en las aplicaciones de ambos programas (Aguirre, 1989). Para reconocer la presencia probable de patrones de ordenación con el Decorana, se obtiene un coeficiente de determinación (o proporción de la variación explicada por la ordenación) a través de la relación entre la distancia euclidiana del espacio no reducido de los datos y el espacio de la ordenación (McCune y Mefford, 1999). Una vez reconocidos dichos patrones, para describir la ordenación, la longitud total de cada eje o gradiente se dividió, con base en sus valores de ordenación (VO), en cuatro cuartos o segmentos (Cuadro 5) (Aguirre, 1989). Para cada uno de los tres ejes principales se describen los cuatro cuartos (siempre y cuando presenten alguna tendencia clara), primero los dos cuartos extremos, posteriormente el segundo cuarto y se concluye con el tercer cuarto; para cada cuarto las variantes se mencionan con su acrónimo (Cuadro 1).

Cuadro 3. Atributos morfológicos evaluados en 38 variantes de *F. ficus-indica*.

Acrónimo	Atributos, unidades de medida y códigos para atributos cualitativos	Promedio o moda	Amplitud	Coficiente de variación
<b>Cladodio</b>				
01CFOR	Forma: 1 = circular, 2 = oblonga, 3 = oblanccolada, 4 = obovada, 5 = ovada, 6 = ovalada y 7 = rómbica	6	1-7	
02CCOL	Color Munsell: 1 = 2.5GY, 2 = 5GY, 3 = 7.5GY	1	1-3	
03CSUP	Área (cm <sup>2</sup> )	591.21	356.92-904.71	25.41
04CALA	Longitud de las aréolas (cm)	0.33	0.23-0.80	26.65
05CAAN	Anchura de las aréolas (cm)	0.25	0.18-0.50	27.11
06CADI	Distancia entre hileras de aréolas (cm)	3.36	2.70-4.23	13.56
07CANH	Núm. de hileras de aréolas en una cara del cladodio	9.64	7.83-19.83	18.83
08CANC	Núm. de aréolas en una cara	58.95	43.83-79.67	14.04
09CADE	Densidad de aréolas (número cm <sup>-2</sup> )	0.12	0.08-0.18	21.29
10CANE	Número de aréolas con espinas	3.41	0.00-31.83	226.41
11CGCA	Cantidad de gloquidios: 0 = ausencia, 1 = pocos, 2 = abundantes y 3 = muy abundantes	0	0-3	
<b>Nopalito</b>				
12NPOD	Podario: 1 = plano, 2 = prominente y 3 = muy prominente	2	1-3	
13NHLO	Longitud de la hoja (cm)	0.53	0.42-0.71	11.23
14NENU	Número de espinas aciculares por aréola	0.36	0.0-1.50	116.27
15NCNU	Número de espinas setosas por aréola	0.76	0.0-2.0	88.94
<b>Flor</b>				
16LPLO	Longitud del pericarpelo (cm)	5.24	4.21-7.47	12.56
17LPDI	Diámetro del pericarpelo (cm)	2.81	2.35-3.82	10.17
18LLOB	Número de lóbulos del estigma	8.97	6.0-12.17	12.49
<b>Fruto</b>				
19FFOR	Forma: 1 = globosa, 2 = turbinada, 3 = elíptica, 4 = obovoide, 5 = cilíndrica y 6 = pedunculada	2	1-6	
20FLAR	Longitud (cm)	7.80	6.09-9.50	10.63
21FDIA	Diámetro (cm)	5.24	3.79-6.31	11.38
22FPES	Peso fresco (g)	113.59	42.25-187.31	27.01
23FCPE	Peso fresco de la cáscara (g)	49.5	14.40-96.99	31.61
24FCAD	Densidad de aréolas (número cm <sup>-2</sup> )	0.10	0.05-0.16	24.01
25FCCP	Profundidad de la cicatriz floral (cm)	0.52	0.07-1.04	42.40
26FCGR	Grosor de cáscara (cm)	0.27	0.14-0.53	33.69
27FCCO	Color Munsell de cáscara: 1 = Y, 2 = GY, 3 = YR, 4 = R, 5 = RP	1	1-5	
28FPPE	Peso fresco de la pulpa (g)	64.93	19.36-129.32	29.99
29FPCO	Color Munsell de pulpa: 1 = Y, 2 = GY, 3 = YR, 4 = R y 5 = RP	4	1-5	
30FPDU	Dulzura (°Brix)	13.86	10.20-16.80	10.62
31FSLO	Longitud de la semilla normal (cm)	0.43	0.38-0.48	5.51
32FSDI	Diámetro de la semilla normal (cm)	0.35	0.27-0.42	7.92
33FSGR	Grosor de la semilla normal (cm)	0.16	0.10-0.47	34.96
34FSNT	Número total de semillas	267.65	81.0-477.17	27.16
35FSNN	Número de semillas normales	203.10	10.0-447.67	35.96
36FSNA	Número de semillas abortivas	66.43	2.5-306.00	82.65
37FSDU	Dureza de la semilla normal (kgf)	171.18	32.0-329.42	41.99



En relación con la clasificación, en el Twinspan los grupos se relacionan con un conjunto de atributos llamados preferenciales (Hill, 1979a); así, las variantes de cada grupo se caracterizan por su afinidad en esos atributos. Dentro de este conjunto de atributos hay algunos altamente preferenciales que a su vez sirven como atributos indicadores: es decir, que acentúan el grado de afinidad entre las variantes y son contrastantes entre cada par de grupos (Aguirre, 1989). Sólo se utilizaron los atributos indicadores para describir y discutir la clasificación.

## Resultados y discusión

### a) Ordenación de variantes con base en sus atributos morfológicos

Con la ordenación practicada, el coeficiente de determinación acumulado (CDA) por los tres primeros ejes fue de 0.635 (Cuadro 4), valor suficiente para sustentar la existencia de los patrones, gradientes o tendencias reconocidos por el análisis (McCune y Mefford, 1999). Este valor fue menor que el obtenido por Reyes *et al.* (2005b), en la ordenación de 243 variantes mexicanas de unas 21 especies de *Opuntia* (0.813 en los tres primeros ejes de ordenación). Lo anterior parece deberse a que en este último caso se analizaron individuos procedentes de distintas especies, con mayores diferencias morfológicas y patrones más definidos.

Cuadro 4. Valores propios, coeficientes de determinación y amplitudes de los tres primeros ejes de la ordenación (análisis de correspondencias sin tendencia).

Eje	Valor propio	Coeficiente de determinación	Coeficiente de determinación acumulado	Amplitud de los ejes de ordenación
1	0.035	0.337	0.337	59
2	0.016	0.124	0.461	58
3	0.011	0.174	0.635	51

**Caracterización e interpretación del primer eje o gradiente.** En el Cuadro 5 se presentan los resultados de la ordenación generada por el Decorana. En el cuarto superior del primer eje o gradiente se ordenaron sólo dos variantes (31RaFiSN y 16AtFiPN), ambas usadas para nopalito. Los atributos que caracterizan a estas variantes son cladodio pequeño ( $357.0 \text{ cm}^2$ ), con numerosas aréolas con espinas (de hasta 31.83); nopalito con una espina acicular y dos espinas setosas por aréola y podario plano; y frutos con cáscara y pulpa de color amarillo y semilla normal pequeña (0.38 cm de longitud).

En el cuarto inferior se ordenaron 17 variantes (de la 21MaRuPN a la 04CoRuEF). En este cuarto predominaron las variantes para fruto (11 variantes), sobre las de doble propósito (cuatro) y las de nopalito (dos variantes). Sus atributos más importantes son contrastantes con los de las variantes del cuarto superior: cladodios grandes (de hasta 904.7 cm<sup>2</sup>) con todas sus aréolas sin espinas y sin gloquidios; nopalito con cero a una espina acicular y casi ninguna espina setosa por aréola y podarios prominentes; y frutos de color rojo, tanto en la pulpa como en la cáscara.

Este primer eje de ordenación muestra todo el gradiente de variabilidad morfológica de *Opuntia ficus-indica*: a la vez, sus extremos parecen corresponder a cada una de las dos principales tendencias en la domesticación de la especie: hacia variantes para nopalito (cladodios pequeños y con varias aréolas con espinas, nopalitos con algunas espinas aciculares y espinas setosas en sus aréolas, y frutos amarillo), y hacia variantes para fruto (cladodios grandes, aréolas sin espinas en el cladodio y en el nopalito, y frutos rojos). Una situación semejante registraron Aguilar *et al.* (2003), quienes al analizar con métodos multivariantes 403 variantes de 26 especies diferentes de *Opuntia*, con base sólo en atributos de la semilla, también encontraron que las dos tendencias de ordenación más claramente definidas fueron hacia variantes para fruto y para nopalito. Así, para *O. ficus-indica* aplica la afirmación de Anderson (1960), de que la variabilidad morfológica de una especie domesticada está directamente relacionada con la variedad de usos diferentes a los que ha sido sometida.

En relación con los ambientes de cultivo, en ambos extremos del gradiente se ordenaron proporciones semejantes de cultivares de solar y de plantaciones comerciales. Es posible que las variantes de solar, con más estructuras de defensa en el cladodio y en el nopalito, se preserven ahí porque presentan otras cualidades no evaluadas en el presente estudio, las cuales justifican su incorporación y preservación en este ambiente tradicional de cultivo. En el solar se ha registrado la mayor riqueza de variantes de *Opuntia*, incluidas casi siempre varias de *O. ficus-indica* (Figuroa *et al.*, 1979; Mauricio, 1985; Colunga *et al.*, 1986). Además, de estos solares han surgido las variantes de las plantaciones comerciales actuales y aún contienen la reserva de variantes que podrían satisfacer las demandas eventuales de nuevos mercados (Reyes y Aguirre, en prensa). Así, al solar se le puede considerar como el lugar donde se ha materializado y concentrado el esfuerzo y conocimiento de los domesticadores de *Opuntia*. Por su parte, las variantes de plantaciones ordenadas en ambos extremos destacan por ser de las más apreciadas

Cuadro 5. Valores de ordenación (VO) de 38 variantes de *O. ficus-indica*, con base en 39 atributos morfológicos.

Eje 1		Eje 2		Eje 3	
Acrónimo*	VO	Acrónimo	VO	Acrónimo	VO
31RaFiSN	59	24RoRuSF	58	19TeFiSN	51
16AtFiPN	↳58	23RsRuSF	57	20TeAsSN	50
34LiAlSD	38	38AtLuPN	48	18TeLuSN	↳47
15AtAlPN	38	29LiRuSF	47	21MaRuPN	34
14MaFiPN	34	22VeSePN	↳44	23RsRuSF	33
17TeLuSN	31	27PeFiSF	43	27PeFiSF	31
38AtLuPN	31	28PeFiSF	41	28PeFiSF	31
18TeLuSN	30	13AtFiPN	40	34LiAlSD	31
02MaLuPN	→29	26TeRuSD	39	38AtLuPN	31
19TeFiSN	29	32RoRuPF	37	24RoRuSF	30
22VeSePN	27	08RoRuSF	36	35LiRuSD	30
06PoLuPN	27	37NoFiSN	35	36MaLuSD	30
30PILuPD	27	33PeRuSD	34	37NoFiSN	29
27PeFiSF	25	11ViFiEN	32	01AmLuEN	28
37NoFiSN	24	30PILuPD	31	33PeRuSD	28
05F1A1EF	24	07RoRuPF	30	05F1A1EF	27
28PeFiSF	24	17TeLuSN	→28	32RoRuPF	→25
11ViFiEN	23	18TeLuSN	28	03AmFiEF	23
01AmLuEN	23	19TeFiSN	28	09RoSeEF	23
13AtFiPN	21	36MaLuSD	27	11ViFiEN	23
35LiRuSD	18	35LiRuSD	26	14MaFiPN	21
21MaRuPN	↳14	02MaLuPN	26	25TeRuSD	21
24RoRuSF	12	16AtFiPN	26	04CoRuEF	20
09RoSeEF	12	06PoLuPN	25	29LiRuSF	20
10SoRuEF	10	12RoRuPF	25	13AtFiPN	19
23RsRuSF	10	34LiAlSD	24	30PILuPD	19
36MaLuSD	10	09RoSeEF	23	10SoRuEF	17
20TeAsSN	9	25TeRuSD	23	12RoRuPF	17
26TeRuSD	8	15AtAlPN	21	31RaFiSN	15
03AmFiEF	7	03AmFiEF	21	07RoRuPF	14
08RoRuSF	6	10SoRuEF	19	08RoRuSF	13
07RoRuPF	5	21MaRuPN	19	16AtFiPN	↳12
25TeRuSD	4	04CoRuEF	19	22VeSePN	12
33PeRuSD	4	14MaFiPN	15	26TeRuSD	12
29LiRuSF	3	20TeAsSN	↳14	06PoLuPN	11
32RoRuPF	3	01AmLuEN	10	15AtAlPN	11
12RoRuPF	0	31RaFiSN	7	02MaLuPN	4
04CoRuEF	0	05F1A1EF	0	17TeLuSN	0

Con base en los VO, los cuartos extremos de cada eje se señalan con las flechas L y ↳, respectivamente, y el valor medio del eje y separación de los cuartos intermedios con → (Aguirre, 1989).

\* En el acrónimo se destaca, con negritas el propósito de cultivo: N = nopalito; F = Fruto y D = Doble propósito.

comercialmente; así, en el primer cuarto está el cultivar para nopalito Atlixco (acrónimo 16AtFiPN) y en el cuarto extremo destacan variantes comerciales para fruto, como Tuna Roja Lisa (12RoRuPF) de San Martín de las Pirámides, Rojo Liso (32RoRuPF) de San Elías y Rojo Pelón de San Diego de la Unión. Las plantaciones comerciales modernas de nopal se iniciaron en México la segunda mitad del siglo XX (Mondragón, 2001) y actualmente existen en varios estados de México; todo indica que estas plantaciones se establecieron con material vegetativo de las variantes o cultivares tradicionales más destacadas de los solares. Su elección debió ser muy rigurosa: producción alta, muy adaptables y resistentes a estreses ambientales y a los herbívoros, pero sobre todo con las cualidades demandadas por el mercado urbano (Figuroa *et al.*, 1979).

**Caracterización e interpretación del segundo eje o gradiente.** En el cuarto superior del segundo eje o gradiente se ordenaron cinco variantes (de la 24RoRuSF a la 22VeSePN). Estas variantes se caracterizan por cladodios verde pálido (2.5GY), ovalados o rómbicos, alta cantidad de aréolas (hasta 79.76) con abundancia de gloquidios y pocas espinas; nopalitos sin espinas aciculares ni espinas setosas; predominio de frutos con pulpa roja, alta cantidad de semilla por fruto (477.17), la mayor parte (447.67) normal y muy largas (hasta 0.48 cm).

En el cuarto inferior se ordenaron cuatro variantes (de la 20TeAsSN a la 05FIAIEF). Estas variantes se caracterizan por cladodios sin gloquidios, verde olivo (7.5GY) y mayor número de aréolas con espinas; nopalitos con hojas largas; frutos con peso y dimensiones bajas, pulpa poco dulce, con menor número, dimensiones y dureza de la semilla normal y, en contraste, mayor cantidad de semilla abortiva.

En este segundo gradiente destacan variantes con atributos complementarios a los resaltados por el primer eje. Así, se aprecia una tendencia hacia variantes de solar, cultivados principalmente por sus frutos, con cladodios verde pálido, ovalados y rómbicos, con una alta cantidad de aréolas, ninguna de ellas con espinas, pero sí con abundancia de gloquidios; nopalitos sin espinas aciculares; y frutos grandes, rojos, con semilla grandes y abundantes. En México, la mayor parte de las 50,000 ha de plantaciones de nopal para fruto son de variantes relacionadas con *Opuntia albicarpa* Scheinvar, las cuales se caracterizan por presentar cladodios con espinas (Mondragón y Pérez, 1994). Sin embargo, en las nopaleras de solar existen variantes inermes de *O. ficus-indica*, con las características para ser aprovechadas en la producción comercial de tuna. La tendencia opuesta es de variantes principalmente para nopalito, cultivadas también en solares.

con cladodios sin gloquidios, y varias aréolas con espinas; nopalitos con hojas largas; y frutos pequeños, con pulpa poco dulce, abundancia de semilla abortiva y semilla normal pequeña. Al parecer, la longitud de las hojas puede ser útil para caracterizar morfológicamente variantes de *Opuntia*, pues Carranza *et al.* (2004) encontró diferencias significativas al respecto entre variantes con espinas e inermes. En relación con la semilla y el propósito de cultivo, los resultados presentados coinciden con lo registrado por Aguilar (2003), de que las variantes para nopalito tienden a presentar frutos poco atractivos, con alta proporción de semillas en relación con la pulpa o al contrario, frutos con semilla tan escasa, que carecen de pulpa.

**Caracterización e interpretación del tercer eje o gradiente.** En el cuarto superior del tercer eje o gradiente se dispusieron tres variantes (18TeLuSN, 19TeFiSN y 20TeAsSN), cultivadas para nopalito en solares de la región otomí del estado de Hidalgo. Estas variantes se caracterizan por su abundancia de gloquidios en el cladodio y su fruto pedunculado o con una base larga y con alto número de semillas abortivas (hasta 306 por fruto). El cuarto inferior correspondió a siete variantes (de la 16AtFiPN a la 17TeLuSN), de las cuales seis son para nopalito. Las características morfológicas principales de estas variantes son: número alto de aréolas con espinas (hasta 31.83) en el cladodio; y frutos pesados (187.31, 129.32 y 96.99 g, para el fruto, pulpa y cáscara, respectivamente), con cáscara gruesa (0.53 cm) y semilla normal abundante (477.17) y gruesa (0.47 cm).

En el segundo cuarto se ordenaron 13 variantes de las tres categorías o propósitos de uso. Estas variantes se caracterizan por cladodios con hasta 19.83 hileras de aréolas por cara y gloquidios abundantes; y por nopalitos con hasta 1.5 espinas aciculares y una espina setosa por aréola, y podarios prominentes. En el cuarto tercero se ordenaron 15 variantes. Los atributos en común de estas variantes fueron: cladodio sin gloquidios, y fruto dulce (16.8 °Brix), con 0.16 aréolas cm<sup>2</sup> y semilla normal pequeña (0.38 cm de longitud).

Este tercer eje de ordenación parece corresponder a las dos tendencias contrastantes en los frutos de las variantes utilizadas por su nopalito. Así, por un lado se tienen cultivares con frutos pequeños y semilla abortiva abundante, como sucede con la variante 20TeAsSN, con frutos de sólo 42.25 g y 306 semillas abortivas por fruto. La otra tendencia es hacia variantes con frutos muy grandes, conocidos comúnmente como “semilludos”, por su cantidad alta de semilla normal y gruesa; un ejemplo de esta tendencia es otra variante otomí (22TeSePN), con frutos que a pesar

de su semilla abundante (447.67). su pulpa (100.58 g) es menor que el promedio general (113.59 g).

Así, con base en el análisis de las tendencias de ordenación expuestas, y lo presentado por Reyes y Aguirre (en proceso), se advierte que el síndrome de domesticación en *O. ficus-indica* presenta dos modalidades: a) en las variantes seleccionadas para nopalito, el cladodio es pequeño, sin gloquidios, y con varias aréolas con espinas; el nopalito presenta hojas largas, con algunas espinas aciculares y setosas en sus aréolas; y el fruto es amarillo, pequeño, con pulpa poco dulce, semilla abortiva abundante y semilla normal escasa y pequeña; b) las variantes seleccionadas para fruto tienen cladodio grande, ovalado a rómbico, verde pálido, con alta cantidad de aréolas, ninguna de ellas con espinas, pero sí con abundancia de gloquidios: el nopalito es inerte; el fruto es rojo, grande, con semilla normal grande y abundante. Algunas de las características del síndrome relacionado con el fruto, coinciden con lo expresado por otros autores (Peralta, 1983; Mauricio, 1985; Colunga *et al.*, 1986; Pimienta y Ramírez, 1999); en cambio, no se había reconocido o postulado un síndrome relacionado con el uso de *Opuntia*, para nopalito. Al respecto, sólo Colunga *et al.* (1986) habían señalado a *O. airopes* Rose, como la especie apreciada en la región del Bajío mexicano, por su nopalito delgado, con epidermis tomentosa, de color verde claro, espinas aciculares escasas y erectas, podarios prominentes, parénquima con mucilago escaso, poco fibroso y de oxidación lenta después de cortados.

#### **b) Clasificación de variantes con base en sus atributos morfológicos**

Las 38 variantes de *O. ficus-indica* se clasificaron en 12 grupos (Figura 1). La conformación de estos 12 grupos concuerda con las tendencias generales registradas en la domesticación de las angiospermas. Es decir, la variabilidad morfológica de una especie domesticada siempre es notablemente más amplia y generalmente mayor que la de sus congéneres silvestres (Pickersgill y Heiser, 1976) y, a la vez, esa variabilidad está directamente relacionada con la diversidad de usos a los que ha sido sometida la especie (Anderson, 1960). En el presente estudio no se contrastaron poblaciones silvestres y domesticadas de *Opuntia*, sin embargo se puede apreciar que los coeficientes de variación (CV) de varios atributos, como número de semillas abortivas (FSNA), número de cerdas y de espinas aciculares en el nopalito (NCNU y NENU) y cantidad de aréolas con espinas en el cladodio, fueron muy altos (82.65, 88.94, 116.27 y 226.41, respectivamente) (Cuadro 3); otro indicio al respecto es que de sólo 34

variantes de *O. ficus-indica*. se formó un número relativamente alto (12) de grupos. En cuanto a la clasificación, los dos conjuntos del nivel 1 (el primero integrado por los grupos del 1 al 8, con 28 variantes, y el segundo por los grupos del 9 al 12, con diez variantes), separan de manera general las variantes de acuerdo con el propósito principal que motivó su cultivo y domesticación. Así, en el primer conjunto prevalecen las variantes para fruta (50 % son para fruta, 35.7 % para nopalito y 14.2 % de propósito doble); y en el segundo, la mayor parte (70 %) de las variantes de nopalito y el resto es de propósito doble. Como se muestra, las variantes de propósito doble se encuentran distribuidas en ambos conjuntos. En relación con las diez variantes de nopalito del primer conjunto, si bien se cultivan con ese propósito, debido a sus frutos grandes, el Twinspan los ubicó en este conjunto. Sin embargo, sus frutos son de poco valor comercial, pues tienen gran cantidad de semilla y una cantidad relativamente pequeña de pulpa.

Los atributos indicadores asociados a la separación de los dos conjuntos en el nivel 1 de la clasificación fueron la cantidad de espinas aciculares y de espinas setosas por aréola en el nopalito, los cuales destacaron a la vez en el primer eje de la ordenación de atributos (el número de espinas setosas también sobresalió en el eje 2), el relacionado con los elementos más importantes de los síndromes de domesticación de esta especie (Reyes *et al.*, en proceso). En el nivel 2 de clasificación los atributos indicadores fueron el diámetro del pericarpelo, el diámetro del fruto y el peso del fruto. Los indicadores del nivel 3 de clasificación fueron el número de aréolas con espinas en el cladodio, y la profundidad de la cicatriz floral y el número de semillas normales en el fruto (ese atributo del cladodio destacó en el eje 1 y la profundidad de la cicatriz en el eje 2 de la ordenación de los atributos evaluados) (Reyes A. *et al.*, en proceso). En el nivel 4 se repiten como indicadores el número de aréolas con espinas del cladodio y la profundidad de la cicatriz floral. En el penúltimo nivel (5) los atributos indicadores fueron el color del cladodio y el número de aréolas en una de sus caras y el color de la cáscara del fruto (el color del cladodio destacó en el eje 2, y el color del fruto en el eje 1 de la ordenación de atributos).

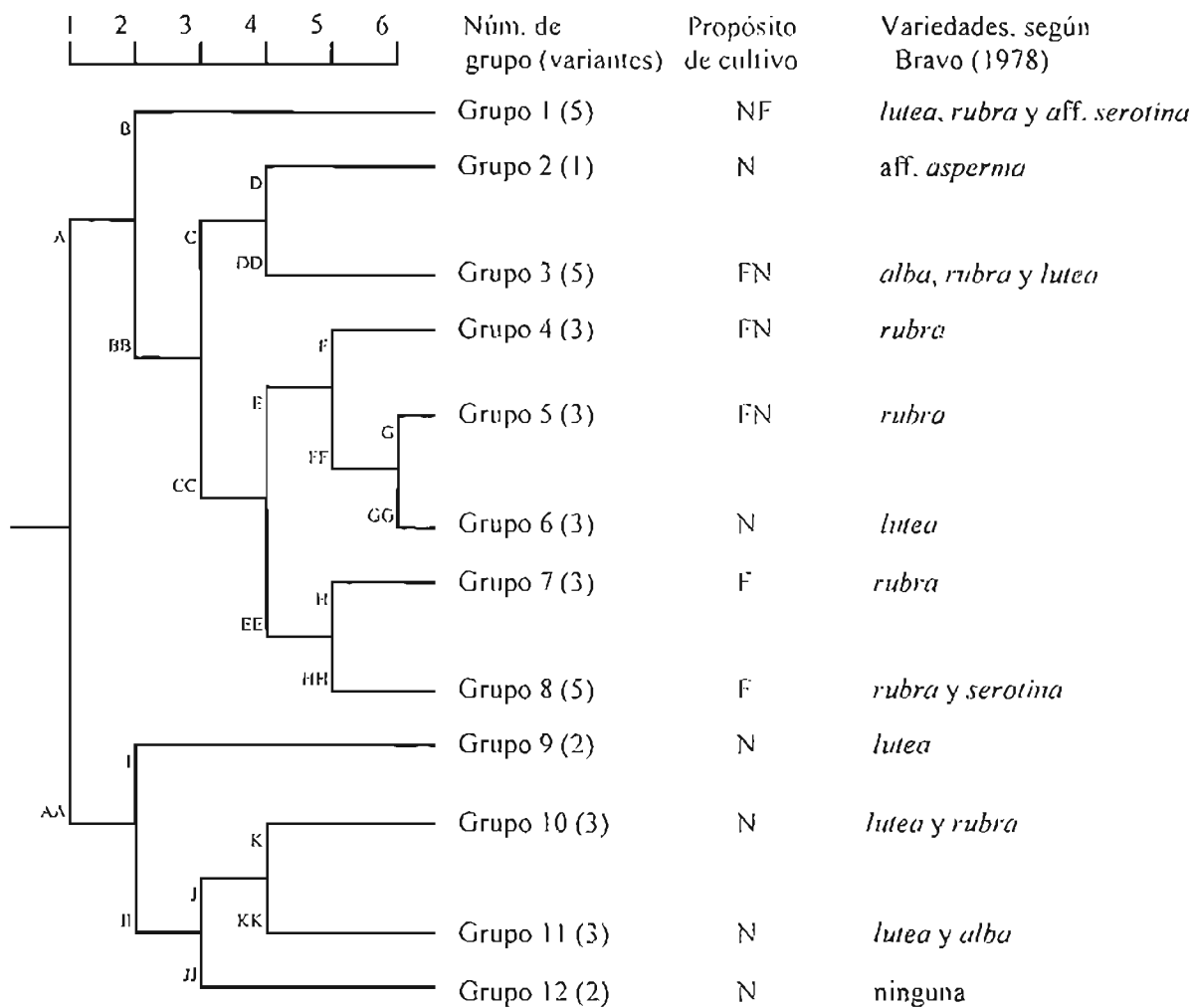


Figura 1. Clasificación de 38 variantes mexicanas de *Opuntia ficus-indica*, con base en 37 atributos morfológicos. Las letras en el dendrograma corresponden a las alternativas de la clave dicotómica. N = nopalito, F = Tuna.

Por último, en el sexto nivel de clasificación, una vez más el número de aréolas con espinas en el cladodio aparece como atributo indicador. Así, la mayor parte de los atributos indicadores en la clasificación de variantes sobresalieron también en los gradientes de ordenación de los atributos estudiados (Reyes y Aguirre, en proceso); en especial, destaca la correspondencia plena entre el nivel I de clasificación de variantes y el eje 1 de la ordenación de atributos. Lo anterior puede considerarse como una prueba de la robustez y complementariedad de los métodos de análisis utilizados.

La clasificación automática de variantes es consistente con la realidad observable en esta especie, en términos de su riqueza y propósitos de su cultivo: a la vez, revela la importancia de atributos morfológicos hasta ahora desestimados para la comprensión de la variabilidad de la



especie y la precisión en la identidad de sus cultivares. Sin embargo, en la conformación de los grupos se presentaron tres aspectos destacables:

1) Cultivares que en la clasificación preliminar pertenecieron a grupos diferentes y que en ésta formaron parte del mismo grupo. Es el caso de las variantes 21MaRuPN y 36MaLuSD del cultivar Milpa Alta en el grupo 3; de las variantes 13AtFiPN y 38AtLuPN del cultivar Atlixco en el grupo 6; de 07RoRuPF y 08RoRuSF correspondientes al cultivar Rojo Pelón en el grupo 8, y de las variantes 18TeLuSN y 19TeFiSN pertenecientes al complejo de cultivares tradicionales otomíes Telokähä en el grupo 9. Es muy probable que al reducirse la redundancia de variantes, el análisis de la matriz depurada permitió que cultivares preliminarmente separados, se agruparan mejor con sus semejantes morfológicos.

2) variantes aparentemente del mismo cultivar, pero que siempre se mantuvieron (en el análisis preliminar y en el definitivo) en grupos diferentes. Este es el caso del cultivar Milpa Alta (con variantes en los grupos 1 y 3), Atlixco (con variantes en los grupos 6, 11 y 12) y Telokähä (con variantes en los grupos 2, 4 y 9). El nombre común aplicado a variantes de importancia comercial no siempre resulta inequívoco. El denominador común de los tres cultivares con variantes representadas en grupos diferentes es que son de distribución muy amplia, los dos primeros en la Altiplanicie Meridional y el tercero en la región del Valle del Mezquital, Hidalgo. Además, dentro de los cultivares Milpa Alta y Atlixco existen variantes cuya nomenclatura más comúnmente utilizada por técnicos y propietarios de plantaciones, se basa sólo en atributos como la forma del cladodio y el color del fruto, lo cual, como se evidencia en las claves dicotómicas presentadas posteriormente, es insuficiente para distinguirlos a todos. En cuanto al cultivar Telokähä, y en general a las numerosas variantes otomíes de *Opuntia*, el problema puede ser aparente, pues se requieren estudios etnobotánicos detallado, con énfasis en la nomenclatura y en criterios de selección y de clasificación tradicional.

3) Cultivares que al recolectarse se consideraron como diferentes, pero en las clasificaciones se ubicaron en un mismo grupo. Este es el caso del grupo 3, pues los cultivares Amarilla UACH, Copena CE12 y Copena F1 (supuestamente variantes mejoradas) (Barrientos, 1965, 1981) se agruparon con dos variantes de Milpa Alta. Este resultado confirma que lo ostentado como cultivares mejorados por métodos fitotécnicos, lo cual nunca se ha acreditado (Barrientos, 1965, 1981, 1992; Barrientos y Ortiz, 1992; Barrientos *et al.*, 1981 Barrientos *et al.*, 1993), en especial los cultivares Copena, sólo constituyen variantes tradicionales o posibles

segregantes destacados de sus cruzas simples (Reyes y Aguirre, en prensa), que en este caso serían del cultivar Milpa Alta. Situación semejante se presenta en el grupo 4, en el que el cultivar Copena V1 parece corresponder o derivarse de una variante del cultivar Telokähä (25TeRuSD) de la región del Mezquital, Hidalgo. En efecto, según Barrientos (1981) para desarrollar lo que él denominó cultivares Copena (acrónimo derivado de Colegio de Postgraduados de la Escuela Nacional de Agricultura), recolectó especímenes de *Opuntia* sin espinas en la región de Ajacuba, Hidalgo. Se afirma que los Copena son cultivares híbridos, producto de mejoramiento genético (Barrientos, 1965, 1981, 1992; Barrientos y Ortiz, 1991; Barrientos *et al.*, 1981, 1993), sin embargo, no se proporciona información de las variantes de *Opuntia* utilizadas como parentales, ni del método de fitomejoramiento utilizado.

En el grupo 1, caracterizado por tener los frutos más grandes, se incluyen dos de las variantes con mayor importancia comerciales (Milpa Alta para nopalito y Roja Lisa para fruta) y tres tradicionales del Valle Alto del Mezquital. Es posible postular que las variantes de nopalito y tuna más ampliamente cultivadas en México, corresponden a cultivares tradicionales otomíes Telokähä. Así, de acuerdo con una comunicación oral del Sr. Artemio Solís Guzmán (Milpa Alta, D.F., miércoles 3 de marzo de 1999), sobre el origen de su famoso cultivar para nopalito, a principios del siglo pasado, el Sr. Pedro Ríos, nativo de Milpa Alta, trabajó en alguna región minera del estado de Hidalgo (no se precisó la región), y en una visita que hizo a su lugar de origen, llevó de regalo a la pareja formada por Doña Agustina Nápoles y Don Melquíades Solís, cladodios que adquirió en el estado de Hidalgo. Este matrimonio plantó los cladodios de lo que posteriormente se conocería como nopal de Milpa Alta. Lo anterior respalda la opinión (Reyes *et al.*, 2005a) de que el grupo otomí del Valle del Mezquital ha sido el principal domesticador de especies de *Opuntia ficus-indica*, y probablemente de otras especies como *Opuntia albicarpa*.

Por otra parte, en la Figura 1 se muestra que la propuesta nomenclatural de Bravo (1978) es insuficiente para denominar tan sólo a los cultivares aquí estudiados, pues únicamente se basa en algunos atributos del fruto. Además, es difícil complementar o constatar la información de Bravo, pues en el herbario MEXU no se localizaron los especímenes respectivos, ni se cuenta con sus descripciones botánicas formales. Así, la nomenclatura estrictamente tradicional para *O. ficus-indica* es poco conocida, la común es imprecisa y la botánica es insuficiente.



- Variantes del grupo 5: Pelón (27PeFiSF, 28PeFiSF) y Nopalito de California (37NoFiSN).
- GG** Cladodio con cuatro a diez aréola con espinas ..... **Grupo 6**  
 Variantes del grupo 6: Polotitlán (06PoLuPN) y Atlixco (13AtFiPN y 38AtLuPN).
- H** Cladodio verde pálido, con 70 a 80 aréolas en cada cara ..... **Grupo 7**  
 Variantes del grupo 7: Rosada Saltillo (23RsRuSF), Roja Dr. Mora (24RoRuSF) y Liso-V (29LiRuSF).
- HH** Cladodio verde, con 50 a 60 aréolas por cara ..... **Grupo 8**  
 Variantes del grupo 8: Rojo Pelón (07RoRuPF y 08RoRuSF), Rojo 3509 (09RoSeEF), Roja Lisa (32RoRuPF) y Pelón (33PeRuSD).
- AA** Nopalito frecuentemente con una espina acicular y una a dos espinas setosas por aréolas ..... **I**
- I** Cladodios con gloquidios de abundantes a muy abundantes ..... **Grupo 9**  
 Variantes del grupo 9: Telokähä (18TeLuSN y 19TeFiSN).
- II** Cladodio con gloquidios ausentes o pocos ..... **J**
- J** Cladodio con ninguna a 20 aréolas con espina ..... **K**
- K** Cladodio con cero a dos aréolas con espinas ..... **Grupo 10**  
 Variantes del grupo 10: Amarilla 2289 (01AmLuEN), Milpa Alta (14MaFiPN), Liso (35LiRuSD).
- KK** Cladodio con dos a nueve aréolas con espinas ..... **Grupo 11**  
 Variantes del grupo 11: Atlixco (15AtAlPN), Plátano (30PiLuPD) y Liso Blanco (34LiAlSD).
- JJ** Cladodio con 28 a 32 aréolas con espinas ..... **Grupo 12**  
 Variantes del grupo 12: Atlixco (16AtFiPN) y Pellejo de Rata (31RaFiSN).

De acuerdo con esta clave, la clasificación de variantes de *O. ficus-indica* requiere de varios atributos morfológicos, particularmente de los 13 atributos reconocidos por el Twinspan como indicadores: cuatro del cladodio (02CCOL, 08CANC, 10CANE y 11CGCA), dos del nopalito (14NENU y 15NCNU), uno de la flor (17LPDI) y seis del fruto (21FDIA, 22FPES, 25FCCP,

27FCCO, 35FSNN y 36FSNA). La mayor parte de estos atributos destacaron en la ordenación de atributos (Reyes y Aguirre, en proceso) y, como se señaló anteriormente, algunos conforman los síndromes de domesticación que con base en los resultados de este trabajo se postulan para esta especie.

En México existen claves de tipo tradicional para la identificación de especies de *Opuntia* (Bravo, 1978; de la Cerda, 1989; Puente 1992; González *et al.*, 2001; Scheinvar, 2001). Estas claves se elaboraron con base en los antecedentes consultados, y en la experiencia y buen juicio de sus autores. En cambio la clave derivada del análisis estadístico multivariable se basa estrictamente en los atributos morfológicos fundamentales para reconocer los patrones en la variabilidad de la especie y para precisar la identidad de sus cultivares.

## Conclusiones

Las 38 variantes de *Opuntia ficus-indica* presentan una gradación morfológica que se relaciona con los síndromes de domesticación de la especie: a) Las variantes seleccionadas para nopalito, tienden a presentar cladodio pequeño, sin gloquidios, con varias aréolas con espinas; nopalito con hojas largas, con algunas espinas aciculares y espinas setosas en sus aréolas; y fruto amarillo, pequeño, con pulpa poco dulce, semilla abortiva abundante y semilla normal escasa y pequeña; b) Las variantes seleccionadas para fruto tienden a tener cladodio grande, ovalado a rómbico, verde pálido, con alta cantidad de aréolas, ninguna de ellas con espinas, pero sí con abundancia de gloquidios; nopalito sin espinas aciculares; y fruto rojo, grande, con semilla normal grande y abundante.

Se confirma que el solar ha sido el ámbito donde se ha reunido y conservado la variabilidad de interés y sintetizado esfuerzo de los domesticadores mexicanos de *O. ficus-indica*.

Las 38 variantes de *O. ficus-indica* se clasificaron en 12 grupos, separados en un conjunto de grupos de variantes para nopalito y en otro de variantes principalmente para tuna. Los atributos sobresalientes para la clasificación de las variantes fueron principalmente de fruto (seis) y del cladodio (cuatro), y en menor proporción del nopalito (dos) y de la flor (uno).

La clasificación reveló los atributos morfológicos fundamentales de la variabilidad de la especie y los requeridos para la identidad precisa de sus cultivares.

## Literatura citada

- Aguilar E., A. 2003. Caracterización de la semilla de 403 variantes de nopal (*Opuntia* spp.) y sus implicaciones agroindustriales. Tesis profesional. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. San Luis Potosí, S.L.P. México. 68 pp.
- Aguilar E., A.; J.A. Reyes Agüero; J.R. Aguirre R. 2003. Caracterización de la semilla de 403 variantes de nopal (*Opuntia* spp.). En: G. Esparza F.; M.A. Salas L.; J. Mena C.; R.D. Valdez Z. (Eds.). Memoria IX Congreso Nacional y VII Congreso Internacional Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Universidad Autónoma Chapingo, Universidad Autónoma de Zacatecas e Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agrícolas y Pecuarias. Zacatecas, Zac. México. pp. 117-120.
- Aguirre R., J. R. 1989. Estudio fitogeográfico de la cordillera Bética basado en sus endemismos. Tesis doctoral. Universidad de Córdoba. Córdoba, España. 286 p.
- Anderson, E. 1960. The evolution of domestication. In: S. Tax (Ed.). The evolution of man. Chicago University. Chicago, Illinois. USA. pp. 67-83.
- Anónimo. 1954. Munsell soil color charts. Munsell Color Co. Baltimore, Maryland. USA.
- Anónimo. 1977. Munsell color charts for plant tissues. Munsell Color Co. Baltimore, Maryland. USA.
- Barrientos P., F. 1965. El nopal y su utilización en México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural. 26:87-94.
- Barrientos P., F. 1981. El nopal. Su mejoramiento y utilización en México. Servicios Agrícolas Integrados del Estado de México. Metepec, Méx. México. 20 p.
- Barrientos P., F. 1992. Variedades mejoradas de nopal (*Opuntia* spp.) actuales y potenciales. En: I. Salazar S.; S. López D. Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal, 5º Congreso Nacional y 3º Congreso Internacional. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx. México. p. 29.
- Barrientos P., F. y Y.D. Ortiz H. 1991. Reducción del número y tamaño normal de semillas en el fruto de nopal tunero con reguladores del crecimiento y posibilidades del mejoramiento genético. En: P. Felker (Ed.). Proceedings Second Annual Texas Prickly Pear Council. McAllen, Texas. USA. pp. 18-31

- Barrientos P., F.; L.A. Muratalla.; A.F. Barrientos P.; T.J. Mabry. 1993. New hybrids in *Opuntia*. En: H.T. Nguyen; R.A. Dixon; M.S. Bonness. Biotechnology for Arid Plants. 243-251.
- Barrientos P., F.; P. Cruz H.; E. Pimienta B.; A. Villegas M. 1981. Determinación genética de caracteres de interés en *Opuntia amyclae* y selección clonal. En: Anónimo. Trabajos de Investigación en Fruticultura. Colegio de Postgraduados, Chapingo, Méx. México. s.n.p.
- Benson L.; D.L. Walkington. 1965. The southern Californian prickly pear invasion, adulteration and trial-by-fire. *Annals of The Missouri Botanical Garden*. 52:262-273.
- Bravo H., H. 1978. Las cactáceas de México Vol. 1. 2ª Ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. México. 743 p.
- Carranza-Sabás. J.A.; C.B. Peña-Valdívia.; J.A. Reyes-Agüero; M. Luna-Cavazos.; A. Flores-Hernández. 2004. Caracterización morfológica *in situ* de cladodios de *Opuntia* spp. en Bermejillo, Dgo. *Revista Chapingo, Serie Horticultura*. 10:75-77.
- Colunga G.M., P.; E. Hernández X.; A. Castillo M. 1986. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío guanajuatense. *Agrociencia*. 65: 7-49.
- Chessa, I.; G. Nieddu. 1997. Descriptors for cactus pear. *Cactusnet Newsletter*. Special Issue: 3-39.
- De la Cerda L., M. 1989. Cactáceas de Aguascalientes. Universidad Autónoma de Aguascalientes. Aguascalientes, Ags. México. 98 p.
- Figueroa H., F.; J.R. Aguirre R.; E. García M. 1979. Estudio de las nopaleras cultivadas y silvestres sujetas a recolección para el mercado. En: *Avances en la Enseñanza e Investigación*. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx. México. pp. 10-11.
- Flores V., C.A. 2001. Producción, industrialización y comercialización de nopalitos. Centro de Investigaciones Económicas, Sociales y Tecnológicas de la Agroindustria y la Agricultura Mundial. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx. México. 27 p.
- González D., A.; M.E. Riojas L.; H. J. Arreola N. 2001. El género *Opuntia* en Jalisco. Guía de campo. Universidad de Guadalajara y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Guadalajara, Jal. México. 135 p.
- Harlan, J. R. 1992. *Crops and man*. 2ª Ed. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America. Madison, Wisconsin. USA. 284 p.
- Hill M.O. 1979a. TWINSPAN. A Fortran program for arranging multivariate data an ordered

- two-way table by classification of the individuals and attributes. Cornell University. New York. USA. 60 p.
- Hill, M.O. 1979b. DECORANA. A Fortran program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Cornell University. New York. USA. 36 p.
- Hill, M.O., R.G.H. Bunce; M.W. Shaw 1975. Indicator species analysis, a divisive polythetic method of classification, and its application to a survey of native pinewoods in Scotland. *Journal of Ecology*. 63:597-613.
- Kiesling, R. 1999. Domesticación y distribución de *Opuntia ficus-indica*. *Journal of Professional Association for Cactus Development*. 3:50-59.
- Mauricio L., R. 1985. Caracterización fenológica y morfológica de formas de nopal tunero (*Opuntia* spp.) en el altiplano potosino zacatecano. II Primavera-verano 1983. Tesis profesional. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jal. México. 113 p.
- McCune, B.; M.J. Mefford. 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, version 4. MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon. USA. 237 p.
- Mondragón J., C. 2001. Cactus pear domestication and breeding. *Plant Breeding Reviews*. 20:135-166.
- Mondragón J., C.; S. Pérez G. 1994. 'Reyna' (syn. 'Alfjayucan') is the leading cactus pear cultivar in Central Mexico. *Fruit Varieties Journal*. 48:134-136.
- Mondragón, J.C.; M.R. Fernández M.; J. Rodríguez A.; C. Flores V. 1995. Propuesta de descriptor para el registro de variedades de nopal. En: R.E.Vázquez A.; C. Gallegos V.; N.E. Treviño H.; Y. Díaz T. (Comp.). *Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*, VII Congreso Nacional y V Internacional, Memorias. Universidad Autónoma de Nuevo León y Red Internacional de Cooperación Técnica en Nopal. Monterrey, N. L. México. pp. 127-131.
- Peralta M., V.M. 1983. Caracterización fenológica y morfológica de formas de nopal (*Opuntia* spp.) de fruto (tuna) en el altiplano potosino-zacatecano. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Aguascalientes. Aguascalientes, Ags. México. 88 p.
- Pickersgill, B.; C. B. Heiser Jr. 1976. Cytogenetics and evolutionary change under domestication. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 275:55-67.
- Pimienta B., E.; B.C. Ramírez H. 1999. Contribuciones al conocimiento agronómico y biológico de los nopales tuneros. *Agrociencia*. 33:323-331.
- Puente M. R. 1992. El género *Opuntia* en el valle de San Luis Potosí, S.L.P. Tesis profesional.



- Universidad Autónoma de San Luis Potosí. San Luis Potosí, S.L.P. México. 145 p.
- Rebolledo V., J. de. D. 1985. Estudio comparativo del desarrollo de tres especies de nopal (*Opuntia* spp.) en diferentes condiciones de suelo. Tesis profesional. Universidad Veracruzana. Córdoba. Ver. México. 120 p.
- Reyes A., J.A.; J.R. Aguirre R. (En prensa). Indicios sobre la domesticación de *Opuntia* en México. En: A. Casas; B. Rendón. (Eds.). Procesos de evolución de plantas bajo domesticación en Mesoamérica. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. México.
- Reyes A., J.A.; J.R. Aguirre R. (En proceso). Análisis del complejo morfológico *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. en México. II. Ordenación y clasificación de atributos
- Reyes A., J.A.; J.R. Aguirre R.; H. Hernández M. 2005a. Systematic notes and a detailed description of *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. (Cactaceae). *Agrociencia*. 39:395-408
- Reyes-Agüero, J.A.; J.R. Aguirre R.; J.L. Flores F. 2005b. Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) en relación con su domesticación en la Altiplanicie Meridional de México. *Interciencia*. 30:476-484.
- Scheinvar, L. 2001. Cactaceae. En: Rzedowski, G.C. de; J. Rzedowski (Eds.). Flora fanerogámica del Valle de México 2ª Ed. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Mich. México. 431-470.

V Análisis parcial del complejo morfológico *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. en México.  
II. Ordenación y clasificación de atributos

## V Análisis parcial del complejo morfológico *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. en México. II. Ordenación y clasificación de atributos

### Resumen

*Opuntia ficus-indica* se cultiva para producir frutos y nopalitos para consumo humano y cladodios para forraje; es el nopal con mayor grado de domesticación. En México todas las variantes conocidas de esta especie están en solares o plantaciones. El objetivo de este trabajo fue evaluar, con métodos de análisis multivariable de ordenación y de clasificación, 37 atributos morfológicos de 38 variantes de *O. ficus-indica* procedentes de la región centro-norte de México, con el propósito de contribuir a dilucidar el proceso de su domesticación en México. La variabilidad morfológica de *O. ficus-indica* es muy amplia y la correspondiente a una parte de los atributos analizados está directamente relacionada con la selección bajo domesticación. Así, con la domesticación, de acuerdo con el eje uno de ordenación, en las variantes para nopalito las espinas del cladodio y del nopalito han tendido a incrementarse, lo cual se contrapone con la tendencia al predominio de los colores claros en el fruto de las variantes tuneras. El eje dos destaca los gloquidios del cladodio que con la domesticación han tendido a incrementarse y se han reducido las espinas setosas del nopalito, el número de semillas abortivas y la profundidad de la cicatriz floral en el fruto. El eje tres confirma que con la domesticación la cantidad de gloquidios del cladodio se ha incrementado y que el número de aréolas con espinas en el cladodio, se ha reducido. La clasificación de los 37 atributos estudiados generó ocho grupos. Los atributos que podrían ser más útiles para el reconocimiento de estas variantes infraespecíficas con distinto grado y propósito de domesticación son: a) del cladodio, la forma, el número de aréolas en una cara, el número de aréolas con espinas y la cantidad de gloquidios; b) del nopalito, el número de espinas aciculares y setosas por aréola; c) del fruto, la forma, el peso, la densidad de aréolas, la profundidad de la cicatriz floral, el color de la cáscara, el peso de la pulpa, el color de la pulpa, el número de semillas normales y el número de semillas abortivas. Los atributos probablemente ajenos al proceso de domesticación y por ello probablemente con mayor valor para la sistemática del género son: los atributos florales, la longitud de las hojas de los nopalitos y el número total de semillas.

**Palabras clave:** *Opuntia ficus-indica*, clasificación, decorana, domesticación, nopal, twinspan.

### Abstract

*Opuntia ficus-indica* is cultivated to produce fruits and nopalitos for human consumption and cladodes for forage; it is the cactus pear with more domestication grade. In Mexico all the well-known variants of this species are in homegardens or plantations. The objective of this work was to evaluate, with methods of multivariable analysis of ordination and classification, 37 morphological attributes of 38 variants of *O. ficus-indica* coming from the center-north region of Mexico, with the purpose of contributing to elucidate the process of its domestication in Mexico. The morphological variability of *O. ficus-indica* is very wide and the corresponding to a part of the analyzed attributes is directly related with the selection under domestication. This way, with the domestication, in accordance with the axis one of ordination, in the variants for nopalito the spines of the cladode and of the nopalito they have spread to be increased, that which is opposed with the tendency to the prevalence of the clear colors in the fruit of the fruit variants. The axis two highlight to the glochids of the cladode that with domestication, they have spread to increased, but the setoses spines of the nopalito, the number of abortive seeds and the depth of the floral scar in the fruit, they have spread to decreased. The axis three confirm that with the domestication the quantity of glochids of the cladode has been increased and that the areoles number with spines in the cladode, has decreased. The classification of the 37 studied attributes generated eight groups. The attributes that could be more useful for the recognition of these infraspecific variants with different grade and domestication purpose are: to) of the cladode, the form, the areoles number in a face, the areole number with spines and the quantity of glochids; b) of the nopalito, the number of spines and of setoses spines for areole; c) of the fruit, the form, the weight, the areoles density, the depth of the floral scar, the color of the skin, the weight of the pulp, the color of the pulp, the number of normal seeds and the number of abortive seeds. The attributes probably unaware to the domestication process and for it probably with more value for the systematic of the genus are: the floral attributes, the longitude of the leaves of the nopalitos and the total number of seeds.

**Key word:** *Opuntia ficus-indica*, clasificación, decorana, domestication, nopal, twinspan.

## Introducción

*Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. se cultiva en países de los cinco continentes para producir frutos para consumo humano y cladodios para forraje (Barbera, 1995); sólo en México se le cultiva además por sus cladodios tiernos (nopalitos), los cuales se consumen como verdura (Flores, 2001). Se ha postulado que, en general, el proceso de domesticación de *Opuntia* favoreció a plantas con cladodios

sin espinas y frutos grandes y dulces (Colunga *et al.*, 1986; Reyes *et al.*, 2005a); y que *O. ficus-indica* es sin duda la especie de nopal con mayor grado de domesticación (Benson y Walkington, 1965; Bravo, 1978; Reyes y Aguirre, en prensa).

La importancia económica del nopal en México, sus numerosas variantes útiles, su amplia variación morfológica y el interés de los fitomejoradores, han motivado estudios sobre la variación morfológica de variantes de *Opuntia*, pertenecientes a diversas especies. Estos trabajos se han enfocado a ordenar y clasificar variantes de *Opuntia* con base en la variación de sus atributos morfológicos, y sólo marginalmente se han considerado los patrones de variación de dichos atributos entre variantes. Es decir, ha faltado estudiar, con métodos multivariados, los patrones de ordenamiento y a la vez los patrones de las relaciones jerarquizadas de los atributos morfológicos. El estudio de los patrones de los atributos morfológicos puede facilitar el reconocimiento de aquellos atributos probablemente más relacionados con las presiones de selección cultural, de los atributos ajenos al proceso de domesticación y por ello con mayor valor taxonómico y de los atributos alterados de manera concomitante o indirecta durante este proceso. Esta información es esencial para definir objetivos para los bancos de germoplasma, establecer referentes para los proyectos de mejoramiento genético y para robustecer la taxonomía de este género complejo.

En un artículo previo se ordenaron y clasificaron 38 variantes de esta especie (Reyes *et al.*, en preparación). Para este trabajo, el objetivo es evaluar los patrones de variación de los 37 atributos morfológicos, en los cuales se basó el estudio de las 38 variantes de *O. ficus-indica* mencionado. El propósito general de ambos trabajos es contribuir a dilucidar el proceso de domesticación de *O. ficus-indica* en México. Se hipotetiza que la variabilidad en los atributos morfológicos de fruto y nopalito de *O. ficus-indica*, se corresponde con las diferentes presiones de selección a las que ha estado sometida esta especie. Así mismo, que algunos atributos morfológicos han sido inalterados por el proceso de domesticación.

## **Materiales y métodos**

Sólo se resume esta sección, pues mayores detalles se presentan en Reyes *et al.* (en preparación). Con exploraciones botánicas en la altiplanicie meridional se obtuvieron 38 variantes diferentes de *O. ficus-indica*. Estas variantes procedieron de 17 localidades de ocho estados de la altiplanicie meridional. Las variantes se obtuvieron de nopaleras de solar, plantaciones comerciales y plantaciones experimentales (plantaciones en instituciones de investigación); cada variante se conformó con

materiales de seis plantas. Los criterios de evaluación morfológica se basaron en los utilizados por otros autores con propósitos diversos (Colunga *et al.*, 1986; Mondragón *et al.*, 1995; Puente, 1992; Chessa y Nieddu, 1997). Se evaluaron 37 atributos, de los cuales 11 fueron del cladodio, cuatro del nopalito, tres de la flor y 19 del fruto (Cuadro 1). Las observaciones y mediciones de las aréolas se hicieron en la zona central de una de las caras del cladodio. Las mediciones hasta de 15 cm se realizaron con calibrador digital (vernier) y las mayores con cinta métrica metálica. El área de los cladodios en  $\text{cm}^2$  (A) se calculó con la fórmula de Rebolledo (1985), en la que  $A = 3.214 + 0.7656$  (longitud x anchura). La definición de colores del cladodio y fruto se basó en tablas Munsell (Anónimo, 1954, 1977). Los frutos y sus partes se pesaron en una balanza digital. La dureza de la semilla se evaluó en una máquina universal de pruebas (Instron).

La matriz básica de variantes (38) por atributos morfológicos (37) se ordenó con el análisis de correspondencias sin tendencia (Decorana) y se clasificó con el programa Twinspan (McCune y Mefford, 1999). Los resultados se interpretaron con base en Hill (*et al.*, 1975, 1979a, 1979b) y Aguirre (1989). Para reconocer la presencia probable de patrones de ordenación con el Decorana, se obtiene un coeficiente de determinación (McCune y Mefford, 1999) (Cuadro 2). Reconocidos los patrones, la longitud total de cada eje o gradiente se dividió, con base en sus valores de ordenación (VO), en cuatro cuartos o segmentos (Cuadro 3). Para cada uno de los tres ejes principales se describen los cuatro cuartos (siempre y cuando presenten alguna tendencia clara), primero los dos extremos, posteriormente el segundo cuarto y se concluye con el tercero; para cada cuarto los atributos se mencionan con su acrónimo (Cuadro 1). En relación con la clasificación, Twinspan clasifica los atributos de la misma manera que a las variantes. La única diferencia es que en este caso, no se señalan variantes preferenciales, ni indicadoras (Hill, 1979a).

## **Resultados y discusión**

### **a) Ordenación de atributos con base en su variación en las 38 variantes.**

El coeficiente de determinación acumulado (CDA) por los tres primeros ejes fue de 0.635 (Cuadro 2), valor suficiente para sustentar la existencia de los patrones, gradientes o tendencias reconocidos por el análisis (McCune y Mefford, 1999). Este valor fue menor que el obtenido por Reyes *et al.* (2005a), en la ordenación de 43 atributos evaluados en 243 variantes mexicanas de unas 21 especies de *Opuntia* (0.813 en los tres primeros ejes de ordenación). Lo anterior

Cuadro 1. Atributos morfológicos evaluados en 38 variantes de *O. ficus-indica*.

Acrónimo	Atributos, unidades de medida y códigos para atributos cualitativos	Promedio o moda	Amplitud	Coefficiente de variación
<b>Cladodio</b>				
01CFOR	Forma: 1 = circular, 2 = oblonga, 3 = oblanceolada, 4 = obovada, 5 = ovada, 6 = ovalada y 7 = rómbica	6	1-7	
02CCOL	Color Munsell: 1 = 2.5GY, 2 = 5GY, 3 = 7.5GY	1	1-3	
03CSUP	Área (cm <sup>2</sup> )	591.21	356.92-904.71	25.41
04CALA	Longitud de las aréolas (cm)	0.33	0.23-0.80	26.65
05CAAN	Anchura de las aréolas (cm)	0.25	0.18-0.50	27.11
06CADJ	Distancia entre hileras de aréolas (cm)	3.36	2.70-4.23	13.56
07CANH	Núm. de hileras de aréolas en una cara del cladodio	9.64	7.83-19.83	18.83
08CANC	Núm. de aréolas en una cara	58.95	43.83-79.67	14.04
09CADE	Densidad de aréolas (número cm <sup>-2</sup> )	0.12	0.08-0.18	21.29
10CANE	Número de aréolas con espinas	3.41	0.00-31.83	226.41
11CGCA	Cantidad de gloquidios: 0 = ausencia, 1 = pocos, 2 = abundantes y 3 = muy abundantes	0	0-3	
<b>Nopalito</b>				
12NPOD	Podario: 1 = plano, 2 = prominente y 3 = muy prominente	2	1-3	
13NHLO	Longitud de la hoja (cm)	0.53	0.42-0.71	11.23
14NENU	Número de espinas aciculares por aréola	0.36	0.0-1.50	116.27
15NCNU	Número de espinas setosas por aréola	0.76	0.0-2.0	88.94
<b>Flor</b>				
16LPLO	Longitud del pericarpelo (cm)	5.24	4.21-7.47	12.56
17LPDI	Diámetro del pericarpelo (cm)	2.81	2.35-3.82	10.17
18LLOB	Número de lóbulos del estigma	8.97	6.0-12.17	12.49
<b>Fruto</b>				
19FFOR	Forma: 1 = globosa, 2 = turbinada, 3 = elíptica, 4 = obovoide, 5 = cilíndrica y 6 = pedunculada	2	1-6	
20FLAR	Longitud (cm)	7.80	6.09-9.50	10.63
21FDIA	Diámetro (cm)	5.24	3.79-6.31	11.38
22FPES	Peso fresco (g)	113.59	42.25-187.31	27.01
23FCPE	Peso fresco de la cáscara (g)	49.5	14.40-96.99	31.61
24FCAD	Densidad de aréolas (número cm <sup>-2</sup> )	0.10	0.05-0.16	24.01
25FCCP	Profundidad de la cicatriz floral (cm)	0.52	0.07-1.04	42.40
26FCGR	Grosor de cáscara (cm)	0.27	0.14-0.53	33.69
27FCCO	Color Munsell de cáscara: 1 = Y, 2 = GY, 3 = YR, 4 = R, 5 = RP	1	1-5	
28FPPE	Peso fresco de la pulpa (g)	64.93	19.36-129.32	29.99
29FPCO	Color Munsell de pulpa: 1 = Y, 2 = GY, 3 = YR, 4 = R y 5 = RP	4	1-5	
30FPDU	Dulzura (°Brix)	13.86	10.20-16.80	10.62
31FSLO	Longitud de la semilla normal (cm)	0.43	0.38-0.48	5.51
32FSDI	Diámetro de la semilla normal (cm)	0.35	0.27-0.42	7.92
33FSGR	Grosor de la semilla normal (cm)	0.16	0.10-0.47	34.96
34FSNT	Número total de semillas	267.65	81.0-477.17	27.16
35FSNN	Número de semillas normales	203.10	10.0-447.67	35.96
36FSNA	Número de semillas abortivas	66.43	2.5-306.00	82.65
37FSDU	Dureza de la semilla normal (kgf)	171.18	32.0-329.42	41.99

parece deberse a que en este caso se analizaron individuos procedentes de distintas especies, con mayores diferencias morfológicas y patrones más definidos.

**Interpretación del primer gradiente.** En el Cuadro 3 se resumen los resultados de la ordenación de los atributos morfológicos, arreglados de acuerdo con su valor de ordenación en los tres primeros ejes o gradientes. En el cuarto superior del gradiente primero se ordenaron, de acuerdo con sus valores máximos y medios (variables continuas) o modales (variables discretas), los siguientes atributos: a) del cladodio, número de aréolas con espinas (acrónimo 10CANE); y b) del nopalito, número de espinas aciculares (14NENU) y número de espinas setosas (15NCNU) por aréola. El cuarto inferior del gradiente lo conformaron los atributos color de la cáscara (27FCCO) y color de la pulpa (29FPCO) del fruto. Los valores medios o modales y amplitudes de los 37 atributos se presentan en el Cuadro 1.

Este primer gradiente de ordenación corresponde probablemente a los elementos y orientaciones más importantes del síndrome de domesticación de *O. ficus-indica*, el cual ha polarizado las variantes de esta especie hacia las dos formas principales de uso, tuna y nopalito. En cuanto a las variantes para tuna, en este gradiente se destaca claramente el predominio de colores claros en el fruto, raros en poblaciones silvestres de *Opuntia*, en las cuales lo usual son variaciones del rojo. En la actualidad y por preferencia de los consumidores urbanos nacionales, la mayor parte de las 66 mil ha de plantaciones comerciales de tuna en México (Gallegos *et al.*, 2003), son de variantes con frutos de colores claros (Mondragón, 2001). Si bien esto ha sido un proceso muy reciente, sin duda se ha desarrollado a partir de la diversidad ya existente. En efecto, en cuanto a color, lo que realmente ha sucedido con la domesticación es su diversificación, al igual que con *Stenocereus pruinosus* (Otto) Buxb. (Luna y Aguirre, 2001), especie en la que cada color del fruto representa a la vez un sabor diferente.

Los tres atributos del cuarto superior tienen relación con estructuras adaptativas (clima y ramoneo). Al respecto, se debe precisar que para las variantes estudiadas el valor medio del número de aréolas con espina fue de 3.41 (Cuadro 1), 25 de las variantes analizadas carecieron totalmente de espinas y sólo 13 tuvieron de una a 32 aréolas con espinas por cladodio. Además, en estas 13 variantes, la espina es pequeña (de 0.3 a 1.0 cm de longitud), aplicada a la superficie y dirigida hacia la base del cladodio (Reyes *et al.*, 2005b). La tendencia al aumento de la cantidad de espinas aciculares y setosas en el nopalito pareciera opuesta a la tendencia general observada en la domesticación hacia la reducción de las estructuras de defensa (Hawkes, 1983; Luna y Aguirre, 2001). Sin embargo, las espinas aciculares y espinas setosas del nopalito son estructuras fácilmente desprendibles con un cuchillo (Colunga *et al.*, 1986; Mondragón, 2002), en especial cuando están sobre podarios muy prominentes (tendencia asociada a este extremo del gradiente: 12NPOD, VO = 98). Además, parte de



las espinas aciculares y todas las espinas setosas del nopalito son caedizas y están ausentes en el cladodio desarrollado, de manera que su función protectora persiste sólo durante el periodo de mayor riesgo de depredación. Cabe destacar que estos atributos del nopalito, considerados como deseables, se relacionan con las variantes indeseables por sus frutos, de manera que, en general, las variantes destacadas como tuneras tienden a ser las menos adecuadas para la producción de nopalito.

Cuadro 2. Valores propios, coeficientes de determinación y amplitudes de los tres primeros ejes de la ordenación de los atributos (análisis de correspondencias sin tendencia).

Eje	Valor propio	Coefficiente de determinación	Coefficiente de determinación acumulado	Amplitud de los ejes de ordenación
1	0.035	0.337	0.337	851
2	0.016	0.124	0.461	650
3	0.011	0.174	0.635	942

Finalmente, en el centro de este gradiente se ordenaron atributos que por su posición neutral en el gradiente, presentan escasas probabilidades de haber estado involucrados, directa o indirectamente, en el proceso de domesticación de esta especie, como son el número total de semillas (34FSNT), la densidad de aréolas del cladodio (09CADE), el diámetro del pericarpelo (17LPDI), el diámetro del fruto (21FDIA) y la longitud de la hoja (13NHLO).

**Interpretación del segundo gradiente.** El cuarto superior del segundo gradiente se conformó de manera notable sólo con el atributo cantidad de gloquidios en el cladodio (11CGCA). En el cuarto opuesto de este gradiente se ordenaron el número de espinas setosas por aréola del nopalito (15NCNU), y del fruto el número de semillas abortivas (36FSNA) y la profundidad de la cicatriz floral (25FCCP). En este gradiente parecen estar involucrados otros elementos del síndrome de domesticación, subordinados, concomitantes o derivados de los señalados para el primer gradiente, tanto vegetativos como del fruto. Así, con la mayor domesticación sólo se destaca el incremento en la cantidad de gloquidios del cladodio; y con la menor domesticación su orientación hacia la producción de nopalito se revelan la reducción de las espinas setosas del nopalito y el incremento de la semilla abortiva y la profundidad de la cicatriz floral. Es posible que al favorecerse la carencia de espinas a la vez se haya propiciado inconscientemente un mayor número de gloquidios, pues estas estructuras parecen tener una función adaptativa natural complementaria entre sí. En efecto, algunas especies silvestres sin espinas, como *O. lindheimeri* var. *aciculata* (Griffiths) Bravo, *O. microdasys* (Lehm.) Pfeiff. y *O. rufida*

Cuadro 3. Valores de ordenación (VO) de 37 atributos de *O. ficus-indica*, con base en su variación entre las variantes.

Eje 1		Eje 2		Eje 3	
Acrónimo	VO	Acrónimo	VO	Acrónimo	VO
10CANE	466	11CGCA	↑450	11CGCA	415
14NENU	235	01CFOR	149	36FSNA	↑304
15NCNU	↑222	35FSNN	→110	19FFOR	223
11CGCA	106	28FPPE	108	14NENU	125
12NPOD	98	22FPES	101	15NCNU	104
33FSGR	82	23FCPE	91	25FCCP	80
25FCCP	80	08CANC	87	01CFOR	70
24FCAD	70	34FSNT	87	07CANH	65
26FCGR	62	07CANH	85	12NPOD	63
35FSNN	58	21FDIA	71	27FCCO	63
07CANH	57	20FLAR	68	13NHLO	60
03CSUP	57	18LLNU	67	18LLNU	60
06CADI	55	29FPCO	64	34FSNT	59
17LPDI	54	31FSLO	62	24FCAD	58
09CADE	45	32FSDI	61	32FSDI	54
34FSNT	→43	30FPDU	61	08CANC	48
21FDIA	38	04CALA	59	30FPDU	46
13NHLO	37	03CSUP	52	16LPLO	42
20FLAR	36	06CADI	47	06CADI	33
31FSLO	33	13NHLO	38	29FPCO	26
16LPLO	27	16LPLO	36	31FSLO	25
18LLNU	25	27FCCO	32	09CADE	13
04CALA	25	17LPDI	23	03CSUP	6
32FSDI	22	12NPOD	22	05CAAN	0
01CFOR	18	33FSGR	21	20FLAR	0
08CANC	17	09CADE	-4	37FSDU	-1
30FPDU	13	26FCGR	-27	04CALA	-6
28FPPE	-2	10CANE	-49	02CCOL	-16
22FPES	-14	24FCAD	-60	17LPDI	-18
02CCOL	-14	14NENU	-76	21FDIA	-47
05CAAN	-17	05CAAN	-77	33FSGR	→-71
36FSNA	-20	37FSDU	-136	35FSNN	-91
19FFOR	-26	19FFOR	-151	28FPPE	-110
23FCPE	-29	02CCOL	-156	26FCGR	-128
37FSDU	-46	25FCCP	↓-179	22FPES	-130
29FPCO	↓-239	36FSNA	-193	23FCPE	-155
27FCCO	-385	15NCNU	-200	10CANE	↓-527

Con base en los VO, los cuartos extremos de cada eje se señalan con las flechas ↑ y ↓, respectivamente, y el valor medio del eje y separación de los cuartos intermedios con → (Aguirre, 1989).

Engelm. (Bravo, 1978). destacan por sus gloquidios grandes y abundantes. Sin embargo, pareciera que el incremento en la abundancia de gloquidios en el cladodio no ha implicado una reducción en el número de espinas setosas por aréola en el nopalito.

En relación con la semilla, debe señalarse que los frutos con cantidad alta de semilla normal son grandes y pesados (Peralta, 1983; Mauricio, 1985; Aguilar, 2003). Así, la mayor cantidad de pulpa implica invariablemente el incremento absoluto o relativo del número y del tamaño de la semilla normal (la semilla de aspecto vigoroso, totalmente llena, con la apariencia de contener un embrión vivo, es la precursora de la formación de pulpa, de acuerdo con Archibald, 1937). lo cual, al parecer, provoca concomitantemente una reducción relativa en el número de semillas abortivas (Colunga *et al.*, 1986) (la semilla abortiva, delgada, membranosa, con la apariencia de carecer de embrión vivo, forma muy poca pulpa, según Archibald, 1937). Entonces, la abundancia o predominio de semilla abortiva se relaciona con tunas de calidad pobre como fruta. Por ello la selección moderna hacia mayor cantidad de semilla abortiva, necesariamente ha implicado restricciones a la formación de pulpa (Nerd y Mizrahi, 1994) y en consecuencia al tamaño del fruto. El extremo en la variación de este atributo se registró en el cultivar tradicional otomí Telokähä (variante 20TeAsSN), el cual presenta frutos con hasta 306 semillas abortivas y sólo diez normales; lo anterior explica que estos frutos sean de pulpa escasa (19.36 g) y poco dulces (10.20 °Brix). Por cierto, estas son las limitaciones naturales al propósito de algunos fitomejoradores de *Opuntia*, como Nerd y Mizrahi (1994) y Mondragón (2001), quienes pretenden obtener frutos con poca semilla normal, mucha semilla abortiva y una cantidad considerable de pulpa. Pareciera claro que en lugar de insistir en crear la tuna casi sin semilla, la alternativa es buscar variantes destacadas por las características de su pulpa, pero con una proporción adecuada de tipos de semilla, en la que prevalezca la semilla normal, pero con dimensiones medias y dureza baja (Aguilar, 2003). Además, es pertinente destacar que, en general, el número de semilla total (normales más abortivas) es relativamente estable, y que la domesticación sólo ha afectado su composición relativa. Así, por ejemplo, si la media general del total de semilla por fruto es de 267.65 y el porcentaje medio de semilla normal es de 75.88 % (Cuadro 1), existen cultivares como el Telokähä (20TeAsSN), ya mencionado, en el cual de sus 316 semillas, sólo el 3.17 % son normales; en contraste, en la variante 15A1ALPN del cultivar Atlixco, de sus 308.12 semillas, el 82.59 % son normales.

En la flor de *O. ficus-indica*, la profundidad del receptáculo es de aproximadamente 1.3 cm; en el fruto maduro, la cicatriz floral (umbilicum)

. resultante tiene una profundidad variable de 0.0 a 0.9 cm (Wessels y Swart, 1990). La profundidad de la cicatriz floral se ha utilizado como indicador de madurez y turgencia se considera que cuando la cicatriz aparece poco profunda y algo convexa, el fruto es más succulento y ya está maduro (Mondragón, 2002); así, dada la variación registrada para este atributo (Cuadro 1), es probable que durante la domesticación, la selección cultural haya favorecido tunas con cicatriz de profundidad escasa a media en la madurez. También, la mayor profundidad de la cicatriz en el fruto maduro parece estar relacionada con alargamiento o prolongación de su vida después de la madurez, lo cual podría tener valor adaptativo en condiciones naturales. Sin embargo, es probable que al favorecerse una menor cantidad relativa de semilla abortiva (tunas pulposas), se haya propiciado, de manera indirecta, una reducción en la profundidad de la cicatriz floral.

Como se observa en el Cuadro 3, la ordenación de atributos fue muy desigual a lo largo de este gradiente, de manera que el cuarto segundo sólo quedó integrado por la forma del cladodio (01CFOR) en una posición muy próxima al punto medio del gradiente, ocupado por los atributos determinantes de la calidad de la tuna: número de semillas normales (35FSNN) y el peso fresco de la pulpa (28FPPE). En cambio, en el cuarto tercero se ordenaron la mayoría de los atributos, pero hacia sus límites con el cuarto extremo se ubicaron notablemente el color del cladodio (02CC0L) y la forma del fruto (19FFOR), la cual se discutirá en el tercer gradiente, y la dureza de la semilla normal (37FSDU). Así, aunque con menor contundencia, en este gradiente también se puede apreciar: a) cierta tendencia con la domesticación a reconocer y favorecer plantas con diferencias en la forma o color de sus cladodios (rómicos o verde-pálido, Munsell 2.5GY), lo cual pudo resultar de la utilidad de estas diferencias para identificar por correlación las variantes de interés en cualquier estado fenológico; así, el cultivar para nopalito Atlixco, con cladodio rómbico, se distingue fácilmente de otros cultivares de esta especie, generalmente con cladodios elípticos; b) que se conforma la relación inversa de la dureza de la semilla normal con el número total de semillas por fruto encontrada en *Opuntia* (Aguilar, 2003). De manera que la selección cultural favorable para frutos pulposos ha implicado en forma concomitante, mayor abundancia relativa de semilla normal y probablemente menor dureza de ella; así, por ejemplo, en el cultivar Roja Lisa (18TeLuSN), con 445 semillas por fruto, el 56.19 % de ellas son normales y muy blandas (32.0 kgf de dureza), y en el cultivar F1 (05F1AIEF), su fruto tiene 161.83 semillas, de las cuales el 77 % son normales y muy duras (317.17 kgf).

**Interpretación del tercer gradiente.** En el cuarto superior del eje tercero se ordenaron los atributos cantidad de gloquidios del cladodio (11CGCA) y el número de semillas abortivas (36FSNA). En el cuarto opuesto sólo se ordenó el atributo número de aréolas con espinas en el cladodio (10CANE). Así, con este gradiente fue más evidente que la tendencia al incremento de gloquidios en el cladodio se contrapone a la de disminución de aréolas con espinas en el cladodio; a la vez, se establece la relación directa entre abundancia de gloquidios y la abundancia de semilla abortiva (tunas de calidad pobre).

La distribución de atributos sobre la amplitud de este eje de ordenación fue también muy desproporcionada, pero en este caso la mayor cantidad de ellos se acumuló en el segundo cuarto. En este cuarto destacaron por sus valores de ordenación próximos al primer cuarto, los atributos forma del fruto (19FFOR), número de espinas por aréola en el nopalito (14NENU) y número de espinas setosas del nopalito (15NCNU). Es posible que la forma del fruto haya sido de interés, en el proceso de selección cultural, tanto por su eventual correlación con otros atributos deseables o indeseables de la pulpa, como por la facilidad de su cosecha; así, el corte con cuchillo es más fácil y se causa menos daño a la tuna y a la planta cuando el fruto es turbinado. En cuanto a las espinas de los nopalitos, como se comentó anteriormente, parecen ser deseables por reducir la depredación natural en el estadio del cladodio más vulnerable y apetecible, y su eliminación para consumo humano no representan un problema. Finalmente, cabe señalar que el cuarto tercero quedó integrado sólo por cinco atributos con valores de ordenación muy próximos, de los cuales cuatro se asocian directamente con el tamaño del fruto, y el restante (número de semillas normales 35FSNN) también, pero de manera indirecta. Así, el extremo inferior de este gradiente se perfila una tendencia hacia frutos grandes, contrapuesta a la de frutos con menor interés frutícola (con proporción alta de semilla abortiva), asociados a nopalitos con los mejores atributos (cuartos primero y segundo).

Por otra parte, cabe destacar que en los extremos de los tres gradientes o ejes principales no figuró ningún atributo floral, ni algunos de otras estructuras como la abundancia de aréolas en el cladodio (08CANC), longitud de la hoja (13NHLO) y el número total de semillas (34FSNT). Esto sugiere que dichos atributos han estado al margen de las presiones de selección directas e indirectas asociadas a la domesticación, y por lo tanto, que pueden ser los de mayor valor para el tratamiento sistemático del género.

#### **b) Clasificación de atributos con base en su variación en las 38 variantes**

En la Figura 1 se muestra el dendrograma de la clasificación de atributos generada por el Twinspan. Sin imponer ninguna restricción, el programa utilizó ocho niveles de clasificación para

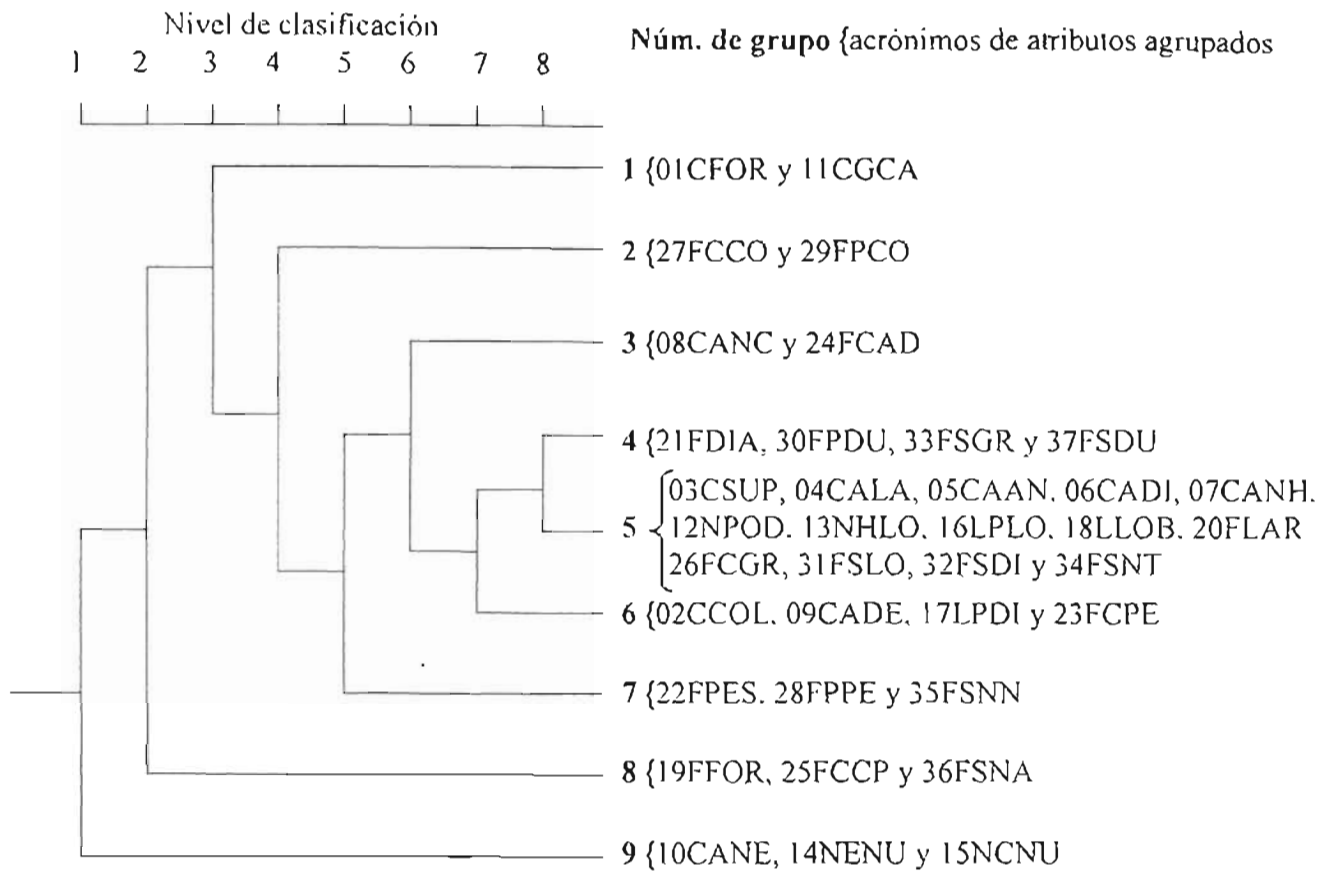


Figura 1. Clasificación de 37 atributos morfológicos de *Opuntia ficus-indica* generada por el Twinspan, con base en su variación en 38 cultivares.

conformar nueve grupos de atributos. El grupo 1 se integró sólo con atributos del cladodio; los grupos 2, 4, 7 y 8 se formaron exclusivamente con atributos del fruto; atributos relacionados con las aréolas de ambos órganos integraron el grupo 3; en tanto que en el grupo 6 también se reunieron atributos de esos dos órganos, además de la flor; el grupo 9 se conformó con atributos relacionados con espinas del cladodio y del nopalito; por último, en el grupo 5 se incluyeron atributos del cladodio, nopalito, flor y fruto. En los párrafos siguientes se describe cada grupo de la Figura 1 con base en los niveles de clasificación: es decir, se inicia con el grupo que se definió desde el nivel primero y se culmina con el grupo que se conformó hasta el nivel octavo de la clasificación. Con el Twinspan, mientras más temprana sea la definición de un grupo mayores serán sus diferencias con el resto de las entidades o atributos; además, la cercanía relativa en la disposición final de los grupos es de acuerdo con su grado estricto de semejanza (Hill *et al.*, 1975).

Es muy notable que desde el nivel 1 de la clasificación se haya conformado el grupo 9; este grupo está integrado por atributos que tienen relación con las espinas: número de aréolas con espinas en el cladodio (10CANE), número de espinas aciculares (14NENU) y de espinas setosas (15NCNU) por aréola en el nopalito; estos tres atributos se ordenaron en el cuarto superior del primer eje de la ordenación (Cuadro 3). A *O. ficus-indica* se le distingue de especies cercanas taxonómicamente, entre otros atributos, por su escasez de espinas (Reyes *et al.*, 2005b); sin embargo, tanto en el análisis de ordenación, como ahora en el de clasificación, los atributos relacionados con estas estructura destacaron como importantes dentro de la propia especie. Lo anterior coincide con el criterio de taxónomos como Britton y Rose (1919), quienes han usado los atributos de las espinas para diferenciar especies dentro de las series de *Opuntia*, e incluso la escasez de espinas fue fundamental para decidir que *Ficus-indicae* fuera una serie independiente de *Streptacanthae* (Britton y Rose, 1919; Reyes *et al.*, 2005b). Por su parte, Colunga *et al.* (1986), al utilizar métodos multivariantes para analizar variantes de *Opuntia*, también encontraron que la presencia o ausencia de estas estructuras fue fundamental para diferenciar conjuntos de grupos; además, estos autores encontraron que los atributos relacionados con la disposición, cantidad y dimensiones de las espinas, también fueron importantes en la conformación de los grupos de variantes espinosas. Así, todo indica que los atributos relacionados con las espinas, pueden ser de valor alto para la clasificación de *Opuntia*, incluso de especies casi inermes como *O. ficus-indica*, a pesar de ser atributos probablemente alterados por la domesticación.

El grupo 8, definido desde el nivel 2, lo integraron los atributos forma del fruto (19FFOR), profundidad de la cicatriz floral (25FCCP) y número de semillas abortivas (36FSNA). Estos atributos tuvieron VO extremos inferiores en el segundo eje de ordenación (Cuadro 3). Es posible que estos atributos estén directamente correlacionados entre sí; es decir, un fruto con un alto número de semillas abortivas genera poca cantidad de pulpa (Nerd y Mizrahi, 1994), dicha escasez de pulpa propicia que el fruto tenga una cicatriz floral profunda, lo cual a su vez probablemente altera la forma del fruto. Así, por ejemplo, la variante 20TeAsSN (cultivar Telokähä), con 306 semillas abortivas, tiene la cicatriz floral más profunda (1.04 cm); en contraste, la variante 10SoRuEf (cultivar Solferino 2589), tiene en promedio 2.5 semillas abortivas por fruto y su cicatriz es de 0.48 cm, profundidad ligeramente inferior al valor medio (Cuadro 1).

El grupo 1, definido desde el nivel 3 de clasificación, lo formaron dos atributos del cladodio, su forma (01CFOR) y la cantidad de gloquidios (11CGCA); estos dos atributos tuvieron los VO extremos superiores en el eje dos de ordenación (Cuadro 3). En relación con la forma del cladodio, cabe señalar

que los productores y comerciantes distinguen los cuatro cultivares principales para nopalito por la forma del cladodio; en efecto, el cladodio es rómbico en el cultivar Atlixco, elíptico en el Milpa Alta, elíptico y oblongo en los Telokähä y obovado en el cultivar Copena VI. En relación con la cantidad de gloquidios, se observó que los cultivares tradicionales otomíes Telokähä más apreciados para nopalito, presentan más gloquidios que los cultivares comerciales Atlixco y Milpa Alta.

El grupo 2 se definió en el nivel 4 de clasificación y lo integraron atributos relacionados con los colores de la cáscara del fruto (27FCCO) y de la pulpa (29FPCO); ambos tuvieron los VO extremos inferiores en el primer eje de ordenación (Cuadro 3). El color del fruto puede fácilmente asociarse a otras características del propio fruto y del resto de la planta; así, en general con la domesticación se ha favorecido la diversificación de colores (Hawkes. 1983). Por otra parte, el color del fruto ha sido un atributo importante para clasificar especies de *Opuntia* (Britton y Rose, 1919; Bravo. 1978) y Bravo (1978) lo usó para distinguir seis variedades hortícolas de *O. ficus-indica* (que luego equiparó con variedades botánicas). Sin embargo, Reyes *et al.* (en preparación) encontraron que el uso exclusivo de los colores de la cáscara es insuficiente para clasificar la variabilidad existente en dicha especie. Así, sin subestimar el color del fruto con fines de clasificación específica o infraespecífica, se debe evitar usarlo como criterio único.

En el grupo 7, segregado en el nivel 5 de clasificación, sólo se incluyeron atributos del fruto: peso del mismo (22FPES) y de la pulpa (28FPPE) y el número de semillas normales (35FSNN). Los pesos del fruto y de la pulpa están altamente correlacionados con la cantidad de semilla normal (Aguilar *et al.*, 2003; Pimienta y Mauricio, 1989), ya que la pulpa se deriva principalmente de la envoltura funicular de la semilla normal (Archibald, 1937; Pimienta y Engleman, 1985).

Ninguno de los atributos incluidos en los grupos del 3 al 6 destacó en el análisis de ordenación. Los dos atributos del grupo 3, formado en el nivel 6 de la clasificación, tienen en común las aréolas, uno en relación con su cantidad en el cladodio (08CANC) y el otro con su densidad en el fruto (24FCAD). Orea (1986) encontró en variantes espontáneas relacionadas con diversas especies de *Opuntia* en su ambiente natural (principalmente de las series *Streptacanthae*, *Leucotrichae* y *Robustae*), que la densidad de aréolas en el cladodio destacó en el análisis de componentes principales. Por su parte, Colunga *et al.* (1986) encontraron que la densidad de aréolas en el fruto sobresalió en la primera función discriminante canónica; así, este atributo les permitió separar las especies de la series *Streptacanthae* y *Ficus-indicae*. Finalmente, Kiesling (1999) destaca que, al menos en los materiales de Argentina, es fácil distinguir a *O. ficus-indica* de otras especies, gracias a su escasez de aréolas en el



fruto. Con base en lo precedente, es posible que la densidad de aréolas sólo sea una variable de interés comparativo en análisis interespecífico.

El grupo 6 se conformó en el nivel 7 y lo integraron los atributos color del cladodio (02CCOL) y densidad de sus aréolas (09CADE), además del diámetro del pericarpelo (17LPDI) y el peso de la cáscara del fruto (23FCPE). El color del cladodio es un atributo que se debe considerar con reservas. Las variantes de *O. ficus-indica* para nopalito presentan con mayor frecuencia cladodios verde olivo (color Munsell 7.5GY), en tanto que las variantes para fruto suelen tener cladodios verde pálido (2.5GY). Sin embargo, esta tendencia puede ser sólo un reflejo de las diferencias de calidad del ambiente (humedad y nutrientes) y manejo para la producción, pues las plantas para nopalito son mantenidas en estado juvenil, con cinco a diez cladodios plenamente desarrollados que generalmente producen sólo brotes vegetativos, suelen cultivarse en condiciones más favorables y el suelo de las plantaciones se mantiene con una capa gruesa de estiércol, que equivale a unos 840 t ha<sup>-1</sup> (García y Grajeda, 1982). En contraste, las plantas de variantes para fruto suelen presentar de 30 a 80 cladodios, producen menos brotes vegetativos, se cultivan en ambientes más restrictivos y sólo se les aplica de 3 a 5 t ha<sup>-1</sup> de estiércol (Savás, 1995). Con respecto al peso de la cáscara del fruto (23FCPE), Pimienta y Mauricio (1989) encontraron que las variantes de solar tienden a tener cáscaras más pesadas que las variantes comerciales. Si bien en las variantes comerciales la cáscara es menos pesada, puede ser a la vez resistente a los daños asociados con la cosecha, transporte y almacenamiento (Javier y Martínez, 1997).

Los grupos 4 y 5 se conformaron hasta el nivel 8 de clasificación. El grupo 4 incluye los atributos diámetro del fruto (21FDIA), dulzura de la pulpa (30FPDU) y grosor (33FSGR), así como dureza de la semilla (37FSDU). Tal y como encontró Aguilar (2003), hay una relación directa entre el grosor y la dureza de la semilla, características más indeseables que su tamaño o el inconveniente necesario de su abundancia. Posiblemente la dulzura se relaciona sólo débilmente con la domesticación, pues si bien se ha reconocido cierta tendencia hacia frutos dulces (Colunga *et al.*, 1986), se encuentran frutos con valores altos de °Brix tanto en especies silvestres como en variantes cultivadas (principalmente de la serie *Streptacanthae*) (Valdez *et al.*, 1996).

El grupo 5 fue el más numeroso, pues incluyó 14 atributos: del cladodio, el área (03CSUP), longitud (04CALA) y anchura (05CAAN) de las aréolas, distancia entre hileras de aréolas (06CADI) y número de hileras de aréolas (07CANH); del nopalito, prominencia del podario (12NPOD) y longitud de la hoja (13NHLO); de la flor, longitud del pericarpelo (16LPLO), número de lóbulos del estigma

(18LLOB); del fruto, longitud (20FLAR), grosor de la cáscara (26FCGR), longitud (31FSLO) y diámetro (32FSDI) de la semilla normal y número total de semillas (34FSNT). La mayor parte de estos atributos no se relacionaron con los patrones más notables revelados por la ordenación con el Decorana y tampoco parecen ser atributos con utilidad para la clasificación de las variantes infraspecíficas estudiadas.

## Conclusiones

La variabilidad de los atributos morfológicos de *O. ficus-indica* es amplia y la de algunos de ellos está directamente relacionada con las presiones de selección probablemente ejercidas durante el proceso de domesticación. En dicho proceso destacan, en primer lugar, de acuerdo con el eje uno de ordenación, en las variantes para nopalito las espinas del cladodio y del nopalito han tendido a incrementarse, lo cual se contrapone con la tendencia al predominio de los colores claros en el fruto de las variantes tuneras. El eje dos destaca los gloquidios del cladodio que con la domesticación han tendido a incrementarse y las espinas setosas del nopalito, el número de semillas abortivas y la profundidad de la cicatriz floral en el fruto, se han reducido. El eje tres confirma que con la domesticación, la cantidad de gloquidios del cladodio se ha incrementado y que el número de aréolas con espinas en el cladodio se ha reducido. La clasificación de los 37 atributos estudiados generó ocho grupos. Los atributos que podrían ser más útiles para el reconocimiento de estas variantes infraespecíficas con distinto grado y propósito de domesticación son: a) del cladodio, la forma, el número de aréolas en una cara, el número de aréolas con espinas y la cantidad de gloquidios; b) del nopalito, el número de espinas aciculares y setosas por aréola; c) del fruto, la forma, el peso, la densidad de aréolas, la profundidad de la cicatriz floral, el color de la cáscara, el peso de la pulpa, el color de la pulpa, el número de semillas normales y el número de semillas abortivas. Los atributos probablemente ajenos al proceso de domesticación y por ello con mayor valor para la sistemática del género son: los atributos florales, la longitud de las hojas de los nopalitos y el número total de semillas.

## Literatura citada

- Aguilar E., A. 2003. Caracterización de la semilla de 403 variantes de nopal (*Opuntia* spp.) y sus implicaciones agroindustriales. Tesis profesional. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. San Luis Potosí, S.L.P. México. 68 p.
- Aguilar E., A.; J.A. Reyes Agüero; J.R. Aguirre R. 2003. Caracterización de la semilla de 403

- variantes de nopal (*Opuntia* spp.). En: G. Esparza F.; M.A. Salas L.; J. Mena C.; R.D. Valdez Z. (Eds.). Memoria IX Congreso Nacional y VII Congreso Internacional Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Universidad Autónoma Chapingo, Universidad Autónoma de Zacatecas e Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agrícolas y Pecuarias. Zacatecas, Zac. México. pp. 117-120.
- Aguirre R., J. R. 1989. Estudio fitogeográfico de la cordillera Bética basado en sus endemismos. Tesis doctoral. Universidad de Córdoba. Córdoba, España. 286 p.
- Anónimo. 1954. Munsell soil color charts. Munsell Color Co. Baltimore, Maryland. USA.
- Anónimo. 1977. Munsell color charts for plant tissues. Munsell Color Co. Baltimore, Maryland. USA.
- Archibald. E.E.A. (1939). The development of the ovule and seed of jointed cactus (*Opuntia aurantiaca* Lindley). South African Journal of Science. 36: 195-211.
- Barbera, G. 1995. History, economic and agro-ecological importance. In: G. Barbera; P. Inglese; E. Pimienta B.; E. Arias J. (Eds.). Agro-ecology, cultivation and uses of cactus pear. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy. pp. 1-11.
- Benson L.: D.L. Walkington. 1965. The southern Californian prickly pear invasion. adulteration and trial-by-fire. Annals of The Missouri Botanical Garden. 52:262-273.
- Bravo H., H. 1978. Las cactáceas de México Vol. 1. 2ª Ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. México. 743 p.
- Britton, N.L.; J.N. Rose 1919. The Cactaceae. Vol 1. 2ª Ed. Carnegie Institution of Washington. New York. USA. 1053 p.
- Colunga G.-M., P.; E. Hernández X.; A. Castillo M. 1986. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío guanajuatense. Agrociencia. 65: 7-49.
- Chessa, I.; G. Nieddu. 1997. Descriptors for cactus pear. Cactusnet Newsletter. Special Issue: 3-39.
- Flores V., C.A. 2001. Producción, industrialización y comercialización de nopalitos. Centro de Investigaciones Económicas, Sociales y Tecnológicas de la Agroindustria y la Agricultura Mundial. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. México. 27 p.
- Gallegos V., C.; J. Cervantes H.; J. Corrales G.; G. Medina G. 2003. La cadena productiva del nopal en Zacatecas: bases para un desarrollo productivo. Fundación Produce Zacatecas, A.C., Universidad Autónoma Chapingo, Secretaría de Economía. Zacatecas, Zac. México. 201 p.
- García V., A.; J.E. Grajeda G. 1982. Cultive nopal para verdura. Colegio de Postgraduados. Chapingo. México. 18 p.

- Hawkes, J. G. 1983. The diversity of crop plants. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts, USA. 184 p.
- Hill, M.O.; R.G.H. Bunce; M.W. Shaw. 1975. Indicator species analysis, a divisive polythetic method of classification, and its application to a survey of native pinewoods in Scotland. *Journal of Ecology*. 63:597-613.
- Hill M.O. 1979a. TWINSPLAN. A Fortran program for arranging multivariate data an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Cornell University, New York, USA. 60 p.
- Hill, M.O. 1979b. DECORANA. A Fortran program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Cornell University, New York, USA. 36 p.
- Javier J., J.F.; G. Martínez Z. 1997. Análisis de las propiedades mecánicas de la tuna. Tesis profesional. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 103 p.
- Kiesling, R. 1999. Domesticación y distribución de *Opuntia ficus-indica*. *Journal of Professional Association for Cactus Development*. 3:50-59.
- Luna M., C. del C.; J.R. Aguirre R. 2001. Variación morfológica del fruto y domesticación de *Stenocereus pruinosus* (Otto) Buxb. y *S. stellatus* (Pfeiff.) Riccob. (Cactaceae) en la Mixteca Baja, México. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 24:213-221.
- Mauricio L., R. 1985. Caracterización fenológica y morfológica de formas de nopal tunero (*Opuntia* spp.) en el altiplano potosino zacatecano. II Primavera-verano 1983. Tesis profesional. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jal. México. 113 p.
- McCune, B.; M.J. Mefford 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, version 4. MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon, USA. 237 p.
- Mondragón J., C. 2001. Cactus pear domestication and breeding. *Plant Breeding Reviews*. 20:135-166.
- Mondragón J., C. 2002. Caracterización genética de una colección de nopal (*Opuntia* spp.) de la región centro de México. *Agricultura Técnica de México*. 28:3-14.
- Mondragón, J.C.; M.R. Fernández M.; J. Rodríguez A.; C. Flores V. 1995. Propuesta de descriptor para el registro de variedades de nopal. En: R.E. Vázquez A.; C. Gallegos V.; N.E. Treviño H.; Y. Díaz T. (Comp.). Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. VII Congreso Nacional y V Internacional. Memorias. Universidad Autónoma de Nuevo León y Red Internacional de Cooperación Técnica en Nopal. Monterrey, N. L. México. pp. 127-131.
- Nerd, A.; Y. Mizrahi 1994. Toward seedless prickly pear. In: P. Felker y J.R. Moss (Ed.). *Proceedings Fifth Annual Texas Prickly Pear Council*. Caesar Kleberg Wildlife Research Institute. Kingsville,

- Texas. USA. pp. 5-6.
- Orea R., T. 1986. Variación morfológica de *Opuntia* spp. en nopaleras silvestres del suroeste del Desierto Chihuahuense. Tesis profesional. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. San Luis Potosí, S.L.P. México. 90 p.
- Peralta M., V.M. 1983. Caracterización fenológica y morfológica de formas de nopal (*Opuntia* spp. de fruto (tuna) en el altiplano potosino-zacatecano. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Aguascalientes. Aguascalientes, Ags. México. 88 p.
- Pimienta B., E.; E.M. Engleman 1985. Desarrollo de la pulpa y proporción, en volumen, de los componentes del lóculo maduro en tuna (*Opuntia ficus-indica* [L.] Miller). *Agrociencia*. 62:51-56.
- Pimienta B., E.; R. Mauricio L. 1989. Variación de componentes del fruto maduro entre formas de nopal (*Opuntia* spp.) tunero. *Revista Fitotectenia Mexicana*. 12:183-196.
- Puente M., R. 1992. El género *Opuntia* en el valle de San Luis Potosí, S.L.P. Tesis profesional. Escuela de Agronomía. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. San Luis Potosí, S.L.P. México. 145 p.
- IIZD
- Rebolledo V., J. de. D. 1985. Estudio comparativo del desarrollo de tres especies de nopal (*Opuntia* spp.) en diferentes condiciones de suelo. Tesis profesional. Universidad Veracruzana. Córdoba, Ver. México. 120 p.
- Reyes A., J.A.; J.R. Aguirre R. (en prensa). Indicios sobre la domesticación de *Opuntia* en México. En: A. Casas y B. Rendón (Eds.). *Procesos de evolución de plantas bajo domesticación en Mesoamérica*. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- Reyes-Agüero, J.A.; J.R. Aguirre R.; J.L. Flores F. 2005a. Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) en relación con su domesticación en la Altiplanicie Meridional de México. *Interciencia*. 30:476-484.
- Reyes A., J.A.; J.R. Aguirre R.; H. Hernández M. 2005b. Systematic notes and a detailed description of *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. (Cactaceae). *Agrociencia*. 39:395-408
- Reyes A., J.A.; J.R. Aguirre R.; A. Casas; H.M. Hernández; J. Caballero. (en preparación). Análisis del complejo morfológico *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. en México. I. Ordenación y clasificación de variantes
- Savás P., G. 1995. Caracterización agroecológica de la producción tunera en Ojo de Agua de La Palma, Pinos, Zac. Tesis profesional. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Méx. México. 92 p.

Valdez C., R.D.; C. Gallegos V.; F. Blanco M. 1996. Clasificación numérica de *Opuntia* spp. mediante características de su fruto (tuna). *Geografía Agrícola*. 22-23:287-293.

Wessels, A.B.; E. Swart. 1990. Morphogenesis of the reproductive bud and fruit of the prickly pear (*Opuntia ficus indica* (L.) Mill. cv. Morado). *Acta Horticulturae*. 275: 245-253.

•

**VI Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) en relación con su domesticación en la Altiplanicie Meridional de México**

# VARIACIÓN MORFOLÓGICA DE *Opuntia* (CACTACEAE) EN RELACIÓN CON SU DOMESTICACIÓN EN LA ALTIPLANICIE MERIDIONAL DE MÉXICO

JUAN ANTONIO REYES-AGÜERO, JUAN ROGELIO AGUIRRE RIVERA  
y JOSÉ LUIS FLORES FLORES

El género *Opuntia* (sensu stricto) está formado por 189 especies (Anderson, 2001). Las 83 especies mexicanas de este género (Guzmán *et al.*, 2003) han sido agrupadas en 17 series (Bravo, 1978). Registros arqueobotánicos respaldan una correlación de *Opuntia* con *Homo sapiens* mayor que 9000 años (Callen, 1966). En el neolítico del sur de la Altiplanicie, hay evidencias de domesticación de *O. ficus-indica* (Bravo, 1978). En el norte de la Altiplanicie el paleolítico persistió hasta que los conquistadores españoles fundaron pueblos y comunidades (s. XV y XVI), y crearon un ambiente para *Opuntia* inédito en esa región: los solares o huertos de traspatio. Desde entonces, las nopáleras de solar en esta región han sido la síntesis del esfuerzo de generaciones de recolectores, quienes han acopiado lo más útil o atractivo de las nopáleras silvestres (Figuroa *et al.*, 1980). A mediados del s. XX, en la Altiplanicie Meridional se inició el establecimiento de plantaciones comerciales con algunas variantes de solar, que ya suman más que 50000ha para tuna y más que 10500ha para nopá-

lito (Mondragón y Pérez, 1994). Así, en México existe gran riqueza de variantes de *Opuntia* con diferente grado de domesticación, desde las recolectadas o plantadas como cereos vivos y bordes de taludes de parcelas y las propias de solares, hasta de plantaciones comerciales (Figuroa *et al.*, 1980; Colunga *et al.*, 1986; Rodríguez y Nava, 1998).

La Altiplanicie Meridional (Figura 1), ubicada en el centro-norte de México, tiene una superficie de ~300000km<sup>2</sup>. Está conformada por numerosos valles separados por serranías y su altitud media es de 2000m; está limitada por las Sierras Madre Occidental y Oriental, al sur por la Cordillera Neovolcánica y al norte por serranías de dirección NO-SE que la separan de la Altiplanicie Septentrional. Comprende parte de los estados de Zacatecas, San Luis Potosí, Aguascalientes, Jalisco, Guanajuato, Querétaro, Hidalgo, Michoacán y el Distrito Federal (Tamayo, 1988). Su clima es seco estepario; en los valles y laderas inmediatas prevalecen los matorrales xerófilos y en las serranías los encinares y piñonales (Rzedowski, 1978). De las 83 especies mexica-

nas de *Opuntia*, 29 se distribuyen en esa Altiplanicie (Guzmán *et al.*, 2003) y algunas, como *O. streptacantha* y *O. leucotricha*, son dominantes fisiológicas del tipo de vegetación natural conocido como matorral erásicaule o nopálera (Rzedowski, 1978).

El interés inicial por la domesticación de *Opuntia* se centró en especular sobre las especies ancestrales de *O. ficus-indica* (serie *Ficus-indicae*), la especie con mayor grado de domesticación (Reyes *et al.*, 2004). Bravo (1978) señaló que algunas especies de la serie *Streptacanthae*, como *O. hyptiacantha*, *O. lasiacantha*, *O. megacantha* y *O. streptacantha*, tenían también algún grado de domesticación. Otras 15 especies con grado variable de humanización, algunas de las series ya mencionadas (*O. undulata* y *O. crassa* de *Ficus-indicae*; *O. chavena*, *O. joconostle* y *O. pachana* de *Streptacanthae*), y de series diferentes, como *Dillenianae* (*O. cantabrigiensis*), *Elatioreae* (*O. fuliginosa*), *Leucotrichae* (*O. leucotricha*), *Macdougalianae* (*O. atropes* y *O. velutina*), *Phaeacanthae* (*O. rastrea*), *Robustae* (*O. robusta* y *O. cochiniera*) y *Tomentosae* (*O. guilanchi* y *O. tomentosa*) fue-

PALABRAS CLAVE / Decorana / Domesticación / *Ficus-indicae* / *Streptacanthae* / Twinspan / Variabilidad Morfológica /

Recibido: 09/02/2005. Modificado: 20/05/2005. Aceptado: 16/06/2005.

Juan Antonio Reyes-Agüero. Licenciado en Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México. Maestro en Ciencias en Botánica, Colegio de Postgraduados, México. Estudiante de doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. Profesor-Investigador, Instituto de Investigación en Zonas Desérticas, Universidad Autónoma de San Luis Potosí (UASLP), México. Dirección: Altair 200. Fracc. del Llano, San Luis Potosí, S.L.P. 78377, México. e-mail: reyesaguero@uaslp.mx

Juan Rogelio Aguirre Rivera. Ingeniero Agrónomo, Escuela Nacional de Agricultura, México. M.Sc. en Ecología, New Mexico State University, EEUU. Doctor en Agronomía, Universidad de Córdoba, España. Profesor-Investigador y Director, Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, UASLP, México.

José Luis Flores Flores. Ingeniero Agrónomo, Universidad Autónoma de Chapingo, México. Maestro en Ciencias en Edafología y Doctor en Ciencias en Botánica, Colegio de Posgraduados, México. Investigador, Instituto Potosino de Investigación Científica y Tecnológica, San Luis Potosí, México.



ron analizadas por Figueroa *et al.* (1980) o Colunga *et al.* (1986). Posteriormente se han documentado 144 variantes adicionales de *Opuntia*, denominadas y apreciadas por los recolectores y cultivadores de nopal de la Altiplanicie Meridional, pero difícilmente asignables a una especie en particular.

La importancia económica adquirida por el nopal en México, sus numerosas variantes utilizadas, su amplia variedad morfológica y el interés de fitomejoradores motivó varios estudios (Colunga *et al.*, 1986; Valdez *et al.*, 1997; Aguilar *et al.*, 2003) sobre su variación morfológica. En estos análisis, el área de procedencia de las variantes fue el Altiplano Potosino-Zacatecano, esto es, ~15% de la Altiplanicie Meridional; las variantes, de 6 a 66, se identificaron solo ocasionalmente con nombres científicos; se analizaron de 2 a 33 atributos; y las técnicas estadísticas utilizadas fueron análisis de varianza, ordenación (componentes principales) y clasificación (agrupación aglomerativa).

Aunque se ha avanzado en el estudio de la variabilidad morfológica de *Opuntia*, en especial de sus órganos de interés económico, de esos trabajos se puede colegir que el atraso en la taxonomía de *Opuntia* se debe al supuesto implícito de que solo la selección natural ha influido en dicha variabilidad. Por ello, el objetivo del presente trabajo es analizar a la vez la variabilidad de atributos morfológicos con o sin interés económico de numerosas variantes de *Opuntia*, para contribuir a dilucidar su taxonomía y el proceso de su domesticación.

## Materiales y Métodos

De septiembre 1998 a agosto 2002 se realizaron exploraciones en el área de estudio para obtener mues-

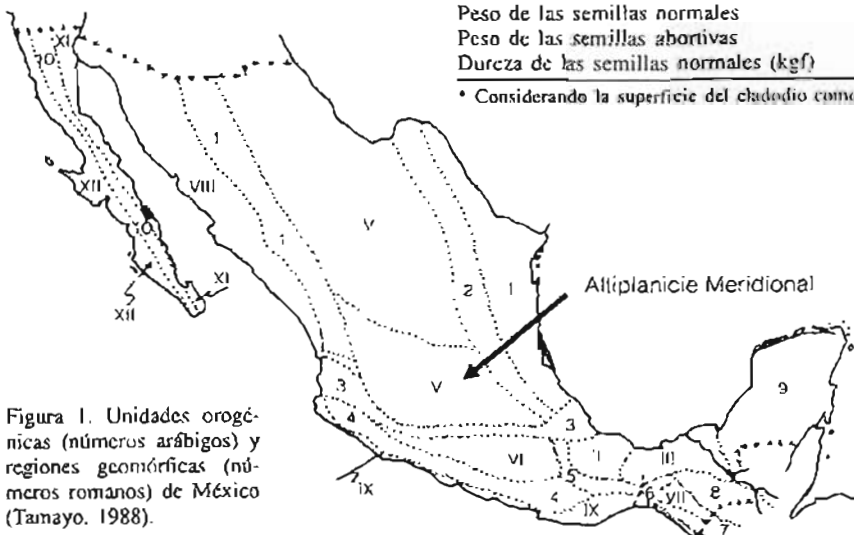


Figura 1. Unidades orogénicas (números arábigos) y regiones geomórficas (números romanos) de México (Tamayo, 1988).

TABLA 1  
ATRIBUTOS MORFOLÓGICOS EVALUADOS EN 243 VARIANTES DE *Opuntia*

Atributo y unidades de medida	Promedio o moda	Amplitud	Coefficiente de variación
Cladodio			
Longitud (cm)	34,13	17,17-60,00	18,35
Anchura (cm)	20,91	12,17-29,33	15,21
Grosor (cm)	1,88	0,65-3,70	31,82
Longitud de las aréolas (cm)	0,38	0,23-0,80	19,38
Anchura de las aréolas (cm)	0,28	0,17-0,52	24,02
Distancia entre aréolas (cm)	3,15	1,06-6,23	20,41
Número de hileras de aréolas en una cara	9,70	4,17-15,33	16,86
Número de aréolas en los márgenes	61,36	25,67-226,33	30,13
Número de aréolas cm <sup>2</sup>	0,16	0,05-0,82	50,64
Número de aréolas con espinas	54,84	0,00-153,83	51,18
Número de espinas por aréola	3,03	0,00-9,67	52,87
Número de espinas radiales (0-20°)*	0,72	0,00-5,17	129,51
Número de espinas difusas (21-74°)*	1,68	0,00-5,50	67,68
Número de espinas erectas (75-100°)*	0,64	0,00-3,17	74,28
Longitud de la espina más larga (cm)	1,63	0,01-3,68	47,83
Longitud de la espina más corta (cm)	0,85	0,01-1,86	50,32
Número de espinas con longitud <0,99cm	0,78	0,00-5,33	105,86
Número de espinas con longitud de 1,0 a 2,99cm	2,17	0,00-6,17	62,10
Número de espinas con longitud >3,0cm	0,08	0,00-2,00	342,43
Nopalito			
Número de espinas por aréola	0,73	0,00-3,00	83,66
Fruto			
Longitud (cm)	6,52	2,75-11,27	22,95
Anchura (cm)	4,78	2,32-6,82	16,23
Peso (g)	88,05	7,56-237,95	45,46
Número de aréolas cm <sup>2</sup>	0,87	0,04-4,00	46,03
Profundidad de la cicatriz floral (cm)	0,44	0,03-1,04	46,03
Diámetro de la cicatriz floral (cm)	2,30	1,31-3,47	16,31
Peso de la cáscara (g)	41,32	7,04-104,27	41,20
Grosor de la cáscara (cm)	0,65	0,14-6,12	82,93
Color Munsell de la cáscara	2,5R	2,5GY-5RP	44,87
Longitud de la pulpa (cm)	4,88	1,15-8,70	28,76
Anchura de la pulpa (cm)	3,96	0,75-6,10	23,41
Peso de la pulpa (g)	44,26	0,50-145,10	56,95
Color Munsell de la pulpa	2,5R	2,5GY-7,5RP	46,75
Dulzura (°Brix)	12,95	1,74-18,92	18,62
Longitud de las semillas normales (cm)	0,40	0,27-0,51	11,31
Anchura de las semillas normales (cm)	0,34	0,23-0,44	10,22
Número total de semillas	218,81	16,00-518,40	37,98
Número de semillas abortivas o estériles	35,30	0,17-306,00	122,21
Peso total de las semillas	2,85	0,02-8,94	43,75
Peso de las semillas normales	2,70	0,02-8,53	42,88
Peso de las semillas abortivas	0,22	0,00-1,49	97,38
Durza de las semillas normales (kgf)	161,77	24,33-434,00	48,92

\* Considerando la superficie del cladodio como horizontal

tras de variantes de *Opuntia* que: 1) fueran apreciadas y cultivadas por sus cladodios (tallos desarrollados, no lignificados, utilizados como forraje), nopalitos (cladodios jóvenes o inmaduros con hojas verdaderas, consumidos como verdura) o por sus frutos (con pulpa abundante y dulce, y cáscara delgada, denominados tunas; o frutos con pulpa reducida, pero con cáscara gruesa y ácida, llamados xoconostiles); 2) fueran reconocidas con nombres comunes inequívocos por los recolectores y cultivadores de nopal; y 3) formaran, preferentemente, parte de plantaciones de solar o comerciales (algunas

TABLA II  
 PROCEDENCIA DE LAS VARIANTES DE *Opuntia* ESTUDIADAS

Localidad, municipio o delegación, estado	Lat N / Long O	Altitud (msnm)	Número de recolectas
Milpa Alta, Milpa Alta Distrito Federal	19°11' / 99°01'	2600	1
Chapingo, Texcoco, México	19°30' / 98°52'	2250	24
San Marín de las Pirámides, S.M.P., México	19°42' / 98°50'	2280	7
Axapusco, Axapusco, México	19°43' / 98°45'	2350	3
El Salto, Epazoyucan, Hidalgo	20°01' / 98°38'	2000	1
Real del Monte, Real del Monte, Hidalgo	20°08' / 98°54'	2660	1
Chicavasco, Actopan, Hidalgo	20°11' / 98°57'	2020	15
El Rincón, El Arenal, Hidalgo	20°16' / 98°54'	2000	1
González, González, Santiago de Anaya, Hidalgo	20°23' / 98°58'	2060	9
El Nith, Ixmiquilpan, Hidalgo	20°29' / 99°11'	2060	2
San Andrés Daboxitha, Cardonal, Hidalgo	20°31' / 99°03'	2000	10
San Luis de la Paz, San Luis de la Paz, Guanajuato	21°18' / 100°31'	2020	6
Las Papas de Arriba, Ojuelos, Jalisco	21°43' / 101°39'	2280	18
El Sitio, Pinos, Zacatecas	21°57' / 101°35'	2190	1
La Montesa, Villa García, Zacatecas	22°03' / 101°49'	2180	14
El Rucio, Villa García, Zacatecas	22°09' / 101°57'	2100	1
La Victoria, Pinos, Zacatecas	22°15' / 101°37'	2130	4
Trinidad Norte, Pinos, Zacatecas	22°27' / 101°31'	2140	9
Las Arcinas, Trancoso, Zacatecas	22°43' / 102°21'	2190	3
La Pila, San Luis Potosí, San Luis Potosí	22°02' / 100°52'	1870	18
Pozos, San Luis Potosí, San Luis Potosí	22°06' / 100°46'	1890	14
Palma de la Cruz, Soledad de G. S., San Luis Potosí	22°13' / 100°52'	1850	9
Cd. de San Luis Potosí, San Luis Potosí	22°09' / 100°58'	1870	2
Los Retes, Mexquitic de Carmona, San Luis Potosí	22°15' / 101°04'	1950	19
San Elías, Armadillo de los Infante, San Luis Potosí	22°18' / 100°46'	1950	7
La Manequilla, San Luis Potosí, San Luis Potosí	22°25' / 100°52'	1850	11
Loma Larga, Ahualulco, San Luis Potosí	22°26' / 101°09'	1940	9
Charco del Lobo, Moctezuma, San Luis Potosí	22°35' / 101°10'	1950	8
El Palmar, Villa de Arriaga, San Luis Potosí	22°54' / 101°15'	2170	11
Potrero, Real de Catorce, San Luis Potosí	23°42' / 100°51'	2430	3
Albercones, Dr. Arroyo, Nuevo León	23°42' / 100°13'	1840	2
		Total	243

se obtuvieron en nopaleras silvestres y plantaciones experimentales). Se hicieron 483 recolectas, cada una con materiales de 6 plantas. En cada planta se evaluó un cladodio de 2-3 años de edad, con evidencias de que ya hubiese tenido brotes vegetativos y/o reproductivos, un nopalito y un fruto maduro. Originalmente se consideraron 118 atributos, pero tras análisis de ordenación preliminares, fueron eliminados los de bajo coeficiente de variación, redundantes o con valores de ordenación intermedios. Así, sólo se conservaron 42 atributos morfológicos (Tabla I). Las observaciones y mediciones de las aréolas se hicieron en la zona central de una de las caras del cladodio. Las mediciones hasta 15cm se realizaron con calibre digital y las mayores con cinta métrica metálica. La definición de colores de cladodios y frutos se basó en tablas Munsell (1954, 1977). Los frutos y sus partes se pesaron en una balanza digital. La dureza de las semillas se evaluó con una máquina de compresión Instron® 1000. Las recolectas, debidamente preparadas como especímenes, se depositaron en el herbario SLPM de la Universidad

Autónoma de San Luis Potosí. La matriz básica de variantes por atributos se sometió a ordenación y clasificación; con ello, se descartó casi la mitad de las recolectas por información incompleta, igual procedencia y nombres idénticos o similares, y por semejanza morfológica según la clasificación preliminar. Así, la matriz definitiva se integró con 19 atributos del cladodio, uno del nopalito y 22 del fruto de 243 variantes recolectadas en 31 localidades de siete estados de la Altiplanicie Meridional (Tabla II).

La información de la matriz definitiva se ordenó con el análisis de correspondencias sin tendencia (Decorana) y se clasificó en forma jerárquica, divisiva y politética con el programa Twinspan (McCune y Mefford, 1999). Los resultados de los análisis se interpretaron con base en los manuales de los programas (Hill, 1979a, b) y en las aplicaciones de ambos programas (Aguirre, 1989). Cada eje está integrado por las 243 variantes, dispuestas según su valor de ordenación. Los patrones significativos en la ordenación con el Decorana se reconocen por su coeficiente de determina-

ción (proporción de la variación explicada por la ordenación) a través de la relación entre la distancia euclidiana del espacio no reducido de los datos y el espacio de la ordenación (McCune y Mefford, 1999). Una vez reconocidos dichos patrones, cada eje o gradiente de ordenación se dividió en 5 partes o segmentos, de acuerdo con sus valores de ordenación. Según Aguirre (1989), la cantidad de variantes por segmento varió de 2 a 149. Finalmente, en los tres primeros ejes se describieron los 5 segmentos o quintos (siempre y cuando presentaran alguna tendencia de ordenación identificable a simple vista): primero los dos quintos extremos, luego el intermedio y al final los segmentos 2º y 4º. En promedio, cada segmento se integró con 48.6 variantes. Las descripciones de los quintos 2º, 3º y 4º se basaron solo en los 10 variantes de la zona intermedia; en el mismo sentido, en los segmentos extremos 1º y 5º se consideraron solo las diez variantes extremas. Como en los gradientes los cambios son sutiles, se observó que con 10 variantes de los extremos de los segmentos 1º y 5º, y 10 variantes intermedias de los demás segmentos, se facilitaba el reconocimiento de las tendencias en la variación morfológica y la naturaleza de cada gradiente.

La clasificación con el Twinspan se basa en atributos que resultan ser preferenciales (Hill, 1979b); así, las variantes de cada grupo formado por el Twinspan comparten ciertos atributos. Dentro de éstos hay algunos altamente preferenciales que a su vez sirven como atributos indicadores y acentúan la afinidad entre variantes de un grupo y la diferencia entre pares de grupos (Aguirre, 1989). Los atributos indicadores se utilizaron para describir y discutir la clasificación resultante.

## Resultados y discusión

### Aspectos descriptivos

Las especies del 98.76% de las variantes fueron identificadas y pertenecen a 7 series (Tabla III). De 6 series ya se habían registrado especies con diferente grado de humanización (Figueroa *et al.*, 1980; Colunga *et al.*, 1986); la novedad es la serie *Opuntia*, pues *O. compressa* se obtuvo en una plantación experimental, apreciada por su nopalito en el norte de México. En cambio, no se registraron especies de las series *Elatiorea*, *Phaeacanthae* y *Tomentosae*, señaladas por Figueroa *et al.* (1980) y Colunga *et al.* (1986). La representante de *Phaeacanthae* en el Altiplano es *O. rastrea*, nopal silvestre aprovechado como forraje, que se eliminó en los análisis

TABLA III  
IDENTIDAD TAXONÓMICA DE LAS  
243 VARIANTES DE *Opuntia*  
ESTUDIADAS

Serie	Especies	Número de variantes
Dillenianae	<i>O. lindheimeri</i>	3
Ficus-indicac	<i>O. ficus-indica</i>	30
Leucotrichac	<i>O. leucotricha</i>	1
Macdougalianae	<i>O. atropes</i>	1
	<i>O. durangensis</i>	5
	<i>O. jaliscana</i>	1
	<i>O. velutina</i>	1
Opuntiac	<i>O. compressa</i>	1
Robustac	<i>O. cochineria</i>	1
	<i>O. robusta</i>	8
Streptacanthae	<i>O. albicarpa</i>	51
	<i>O. megacantha</i>	51
	<i>O. chovena</i>	14
	<i>O. hypiacantha</i>	23
	<i>O. jocosile</i>	11
	<i>O. lasiacantha</i>	6
	<i>O. manatae</i>	1
	<i>O. oligacantha</i>	3
	<i>O. rzedowski</i>	1
	<i>O. spinulifera</i>	1
	<i>O. streptacantha</i>	23
Posibles híbridos	<i>O. streptacantha</i> x <i>O. robusta</i>	2
	<i>O. streptacantha</i> x <i>O. cochineria</i>	1
Sin identificar		3
	Total	243

sis preliminares por falta de datos. Las otras 2 series tienen su distribución natural en las regiones cálidas del centro-sur de México (Bravo, 1978; Guzmán *et al.*, 2003), aunque también se encuentran en solares del suroeste de la Altiplanicie (Colunga *et al.*, 1986). Las series con mayor número de variantes fueron Streptacanthae, que también resultó con más especies, y Ficus-indicac. Esta riqueza de Streptacanthae la confirma como fuente de numerosas "variedades y formas hortícolas" (Bravo, 1978). A la vez, la riqueza de variantes de la serie Ficus-indicac concuerda con la preferencia de los cultivadores de nopal por *O. ficus-indica* (Reyes *et al.*, 2004).

Los coeficientes de variación (CV) de los 40 atributos de naturaleza continua (Tabla I) fueron de 10,22 a 342,43%. La mayor parte de los atributos (25) tuvieron CV entre 10,22 y 49,90%; una cuarta parte (6 en relación con las espinas de los cladodios, 1 con su densidad de aréolas, 1 con las espinas del nopalito y 3 con el fruto: peso de pulpa, grosor de la cáscara y peso de las semillas abortivas) entre 50,00 y 99,90%; el número de espinas con longitud <0,99cm, el número de semillas abortivas por fruto y el número de espinas radiales

TABLA IV  
PARÁMETROS DE LOS TRES PRIMEROS EJES DE LA ORDENACIÓN CON EL ANÁLISIS DE CORRESPONDENCIAS SIN TENDENCIA (DECORANA)

Eje	Valor propio	Coefficiente de determinación	Coefficiente de determinación acumulado	Amplitud de los ejes de ordenación
1	0,045	0,455	0,455	119
2	0,022	0,201	0,656	87
3	0,012	0,157	0,813	100

tuvieron CV de 105,80, 122,20 y 129,50%, respectivamente; y el número de espinas con longitud >3,0cm tuvo el mayor CV (342,43%). Estos resultados concuerdan con lo registrado para *O. ficus-indica*, donde los mayores CV (88,94, 116,30 y 224,40%) correspondieron a atributos relacionados con las espinas del nopalito (número de espinas setosas y de espinas por aréola) y del cladodio (cantidad de aréolas con espinas), respectivamente.

Según Heiser (1995) en las plantas domesticadas los órganos y estructuras de mayor interés humano presentan la mayor variabilidad morfológica. En *Opuntia* esto sucede con las espinas del cladodio y del nopalito. Así, a la variabilidad reconocida de los atributos del fruto (Colunga *et al.*, 1986) se debe agregar del cladodio la cantidad y disposición de las espinas, y la densidad de aréolas; del nopalito el número de espinas por aréola; y del fruto el grosor de la cáscara.

#### Ordenación

El coeficiente de determinación acumulado por los tres primeros ejes fue 0,813 (Tabla IV). Este valor es suficientemente alto para sustentar la existencia de los patrones, gradientes o tendencias reconocidos por el análisis (McCune y Mefford, 1999). Reyes *et al.* obtuvieron un valor menor (0,63) para la ordenación de atributos y variantes de *O. ficus-indica*.

**Primer eje o gradiente.** El quinto superior del primer gradiente correspondió a 5 variantes, 4 de *O. ficus-indica* y 1 de *O. albicarpa*. En promedio, estas variantes se caracterizan por cladodios grandes (40,78; 23,10 y 2,85cm de longitud, anchura y grosor, respectivamente); con aréolas en hileras distantes unas de otras (3,57cm), escaso número de hileras en cada cara (8,83), baja densidad de aréolas (0,12cm<sup>-2</sup>) y pocas aréolas en el margen (47,73). Solo algunas aréolas de la cara (15,0%) poseen pocas espinas por aréola (0,43). Las espinas tienen posición difusa, ocasionalmente erecta y nunca radial, y la espina más larga mide <0,18cm. El fruto

es grande (8,46 y 5,87cm de longitud y diámetro, y 157,4g de peso), con cicatriz floral ancha (2,79cm de diámetro), cáscara gruesa (0,91cm) y pesada (63,52g), con densidad baja de aréolas (0,44cm<sup>-2</sup>) y amarilla (2,5GY). La pulpa es alargada (6,84cm) y pesada (87,41g), representa 55,53% del peso total del fruto, es dulce (14,25°Brix) y del mismo color de la cáscara; con abundante semillas por fruto (405,41; 32,8% abortivas), y semillas normales largas (0,44cm). Estas variantes fueron recolectadas en solares: 2 se cultivan para nopalito, 2 para tuna y 1 para tuna y nopalito.

En el quinto inferior se ordenaron 10 variantes, 4 de *O. streptacantha*, 3 de *O. hypiacantha*, 2 de *O. jocosile* y 1 de *O. leucotricha*. Estas 10 variantes presentan en promedio cladodios pequeños (26,73x19,67x1,71cm), con aréolas en hileras cercanas entre sí (2,32cm), numerosas hileras de aréolas en cada cara (11,87), densidad alta de aréolas (0,33cm<sup>-2</sup>), muchas en el margen (86,83). De las aréolas de las caras 96,18% tienen varias espinas por aréola (5,92), en posición radial, difusa y a veces erecta, de >1,0cm. Fruto pequeño (4,13x3,71cm; 157,4g), con cicatriz floral pequeña (2,02cm), cáscara delgada (0,55cm) y liviana (22,02g), densidad alta de aréolas (1,93cm<sup>-2</sup>) y de color rojo (2,5R); pulpa pequeña (2,82cm de longitud y 13,66g), con peso menor que la mitad (37,05%) del total del fruto, rojo-púrpura (7,5RP) y poco dulce (11,02°Brix); pocas semillas por fruto (117,79), pocas (5,39%) abortivas y semillas normales cortas (0,34cm). Seis de estas variantes proceden de nopales silvestres, 3 de solares y 1 de cerco vivo, todas son apreciadas por sus frutos.

El quinto central comprendió 93 variantes de *O. megacantha* (39), *O. albicarpa* (25), *O. hypiacantha* (8), *O. robusta* (5), *O. lasiacantha* (4), *O. chovena* y *O. streptacantha* (2 de cada una), *O. atropes*, *O. durangensis*, *O. lindheimeri* y *O. rzedowski* (1 de cada especie), 2 de un posible híbrido de *O. streptacantha* x *O. cochineria* y 2 sin identificar. Las 10 variantes ordenadas en la parte media de este segmento presentan atributos morfológicos con valores

GRADIENTE DE DOMESTICACIÓN ASOCIADO AL PRIMER EJE DE ORDENACIÓN DE 234 VARIANTES DE *Opuntia*

Segmento del eje de ordenación	Gradiente de domesticación	Especies*	Atributos
1	+	<i>O. ficus-indica</i> y <i>O. albicarpa</i>	Cladodio grande, con pocas hileras de aréolas, densidad baja de aréolas, pocas aréolas con algunas espinas, espinas cortas y difusas. Fruto grande y pesado, con densidad baja de aréolas, cicatriz floral grande, cáscara gruesa, cáscara y pulpa amarillas, pulpa dulce, semillas abundantes, un tercio abortiva y semillas normales largas
2		<i>O. ficus-indica</i> , <i>O. albicarpa</i> y <i>O. megacantha</i>	* *
3		<i>O. megacantha</i> , <i>O. albicarpa</i> y <i>O. hyptiacantha</i>	• * *
4		<i>O. streptacantha</i> , <i>O. hyptiacantha</i> , <i>O. chavena</i> y <i>O. megacantha</i>	* *
5	-	<i>O. streptacantha</i> , <i>O. hyptiacantha</i> , <i>O. joconostle</i> y <i>O. leucotricha</i>	Cladodio pequeño, con muchas hileras de aréolas, densidad alta de aréolas, todas las aréolas con espinas, espinas largas, radiales, difusas y erectas. Fruto pequeño, liviano, con aréolas densas, cicatriz floral pequeña, cáscara delgada, cáscara y pulpa rojas, pulpa poco dulce, escasas semillas normales y abortivas y semillas normales cortas.

\*En cada segmento las especies se ordenaron de mayor a menor número de variantes representadas.

\*\* Las dimensiones de los atributos morfológicos en los segmentos 2, 3, y 4 fueron intermedios, aunque con la misma tendencia; las del 2 fueron más semejantes a las del 1, y las del 4 a las del 5.

entre los extremos descritos de los quintos superior e inferior.

En el segundo quinto se ordenaron 56 variantes de *O. ficus-indica* (26), *O. albicarpa* (25), *O. megacantha* (3), *O. compresca* y *O. lindheimeri* (1 de cada especie). Las 10 variantes de la parte media de este quinto presentan valores medios entre los de las variantes de los segmentos central y superior, aunque más próximos a este último.

En el cuarto segmento se dispusieron 79 variantes de *O. streptacantha* (18), *O. hyptiacantha* y *O. chavena* (12 de cada especie), *O. megacantha* y *O. joconostle* (9 de cada una), *O. duranguensis* (4), *O. oligacantha* y *O. robusta* (3 de cada una), *O. lasiacantha* y *O. lindheimeri* (2 de cada una) *O. cochineria*, *O. jaliscana*, *O. marudae*, *O. spinulifera* y *O. velutina* (1 de cada especie). Las diez variantes de la parte media de este segmento, presentan atributos morfológicos con valores entre los de los segmentos intermedio e inferior del gradiente, aunque más próximos a los de este último.

Destaca que en el segmento superior solo se ordenaron variantes de las 2 especies consideradas con el mayor grado de domesticación por Britton y Rose (1919), Bravo (1978) y Reyes *et al.* (2004); además, en el extremo opuesto predominaron variantes que, aunque presentes en ambientes humanizados (Figuerola *et al.*, 1980; Colunga *et al.*, 1986), pertenecen a especies dominantes en la mayoría de las nopaleras sil-

vestres de la Altiplanicie Meridional (Rzedowski, 1978). Britton y Rose (1919) consideraron a *O. streptacantha* como entidad taxonómica discreta. Sin embargo, según Bravo (1978) y Kiesling (1999) esta especie es un complejo taxonómico que incluye a *O. hyptiacantha*, *O. chavena*, *O. megacantha* y *O. albicarpa*, con tal variabilidad morfológica que lo hace omnipresente en todo el gradiente.

Este primer eje de ordenación parece corresponder a un gradiente de domesticación en relación con el fruto (Tabla V). En este respecto se confirman las tendencias señaladas por Colunga *et al.* (1986) y Valdez *et al.* (1997), que las variantes de *Opuntia* más utilizadas para fruto presentan cladodios grandes y espinas escasas, así como frutos grandes, de colores claros, dulces y relativamente menos semillas normales. A dichas tendencias se agrega la menor cantidad de aréolas y espinas cortas, cuando existen, y en disposición difusa. La mayoría de estas tendencias son parte del síndrome de domesticación más ampliamente reconocido: gigantismo de los órganos de interés (en este caso el fruto, y posiblemente de manera indirecta, el cladodio), reducción de estructuras físicas protectoras como las espinas, mejoramiento del aspecto y sabor de los frutos, y reducción o eliminación de sus semillas (Hawkes, 1983; Baker, 1971). Se ha señalado (Colunga *et al.*, 1986; Mondragón, 2001) el predominio de frutos de color verde claro en las variantes más humanizadas, sobre los amarillo-castaño y rojo-

púrpura; en cambio, en las nopaleras espontáneas, predominan frutos rojo-púrpura. La dulzura es reconocida como un atributo de la calidad del fruto (Valdez *et al.*, 1997) y si bien se confirma cierta tendencia a mayor dulzura de la pulpa con la domesticación (Colunga *et al.*, 1986), esta relación parece no ser lineal, ya que al aumentar el tamaño del fruto su dulzura puede disminuir (Valdez *et al.*, 1997).

Cabe resaltar la tendencia a la reducción de la cantidad de aréolas en el cladodio. En *Opuntia* los nopalitos y las flores surgen de yemas o meristemos areolares (Bowers, 1996). Cada aréola genera una flor o un nopalito, pero solo lo hace una vez: es decir, el meristemo se agota (Gibson y Nobel, 1986). Sin embargo, los cladodios producen brotes florales o vegetativos por varios años, pues solo pocas yemas brotan cada año. Después, la mayor producción de brotes ocurre en los cladodios más recientes, de 1 a 2 años de edad (Gibson y Nobel, 1986; Bowers, 1996).

El gradiente principal de domesticación descrito se relacionó sobre todo con el fruto; sin embargo, con variantes de *O. ficus-indica* (Reyes *et al.*, 2004), los extremos del primer eje de ordenación revelaron dos tendencias en la domesticación: hacia variantes para nopalito (cladodios pequeños y con varias aréolas con espinas, nopalitos con algunas espinas y espinas setosas en sus aréolas, y fruto amarillo), y hacia variantes para fruto (cladodios grandes, aréolas sin espi-

nas en el cladodio y en el nopalito, y frutos rojos). Aguilar *et al.* (2003), con base en la variabilidad morfológica de las semillas de 403 variantes de *Opuntia*, identificaron dos tendencias en su primer eje de ordenación: variantes de frutos tipo tuna y variantes para nopalito, de fruto con semillas abortivas abundantes y poca pulpa.

**Segundo gradiente.** En el quinto superior de este gradiente se ordenaron 10 variantes, 9 de *O. albicarpa* y 1 de *O. lasiacantha*. En promedio, se caracterizan por tener cladodios largos (43.44cm), muchas espinas por aréola (5.02), la mayoría difusas y algunas erectas, la espina más larga <2.33cm y la mayoría >1.0cm. Fruto grande (7.88x5.58cm; 135.14g), con cicatriz floral poco profunda (0.12cm), pero de diámetro grande (2.71cm), cáscara y pulpa amarillas (2.5GY), pulpa grande (6.55x4.92cm); semillas largas (0.45cm), numerosas (304.5) y pesadas (3.99g por fruto), 85.96% normales.

El quinto inferior comprendió 17 variantes, 9 de *O. ficus-indica*, 3 de *O. lindheimeri*, 2 de *O. megacantha*, 1 de *O. compressa* y las 2 restantes de especies desconocidas. Las 17 variantes se caracterizan en promedio por cladodios de 33.09cm, pocas espinas por aréola (0.35), difusas y erectas en proporción similar, la más larga <3.18cm, la mayoría >1.0cm. Fruto relativamente pequeño (6.31x4.29cm; 73.82g), con cicatriz floral profunda (0.47cm) de diámetro pequeño (2.08cm), cáscara roja (2.5R), poca pulpa (4.43x3.38cm), ligeramente más roja que la cáscara (5R); semillas largas (0.39cm), escasas (178.46) y de poco peso (2.26g) por fruto, 93.36% normales.

En el quinto intermedio se ordenaron 105 variantes de *O. megacantha* (28), *O. streptacantha* (17), *O. hypnucantha* (14), *O. albicarpa* (11), *O. joconostle* (7), *O. ficus-indica* (6), *O. chavena* (5), *O. durangensis* y *O. robusta* (4 de cada una), *O. lasiacantha* (3), *O. jaliscana*, *O. oligacantha* y *O. velutina* (1 de cada especie), y de los posibles híbridos *O. streptacantha* x *O. vahneri* (2) y *O. streptacantha* x *O. robusta* (1). Las 10 variantes de la parte media de este quinto promedian cladodios de 36.25cm, 3.28 espinas por aréola, más difusas que erectas, la más larga <1.84cm y la mayoría >1.0 cm. Fruto de 6.24x4.54cm y 73.79g, con cicatriz floral de 0.34cm de profundidad y 2.25cm de diámetro, cáscara roja (2.5R), pulpa de 4.76x3.85cm, del mismo color que la cáscara; semillas de 0.39cm, 195.46 por fruto, con peso total de 2.62g y 96.94% normales.

El segundo quinto comprendió 61 variantes de *O. albicarpa*

(31), *O. megacantha* (9), *O. robusta* y *O. streptacantha* (4 de cada una), *O. hypnucantha* (3), *O. ficus-indica* y *O. lasiacantha* (2 de cada una), *O. atropes*, *O. chavena*, *O. cochineria*, *O. leucotricha* y *O. spinulifera* (1 de cada especie) y una no identificada. Las 10 variantes ordenadas en la parte media de este segmento presentan características con valores medios entre los correspondientes a las variantes del primer quinto y los del quinto intermedio.

En el cuarto segmento se ordenaron 50 variantes, 15 de *O. megacantha*, 13 de *O. ficus-indica*, 8 de *O. chavena*, 5 de *O. hypnucantha*, 4 de *O. joconostle*, 2 de *O. oligacantha*, 1 de *O. rzedowski*, otra de *O. streptacantha*, y una última de *O. durangensis*. Las 10 variantes del centro de este segmento se caracterizan por ser morfológicamente intermedias entre las del quinto intermedio y las del último.

A pesar de su coeficiente de determinación relativamente bajo (Tabla IV), este segundo eje de ordenación revela la tendencia hacia variantes con espinas largas, abundantes y de posición difusa, y frutos relativamente grandes, pertenecientes a *O. albicarpa* y *O. megacantha*. Esta última especie se caracteriza por espinas largas, hasta de 3cm (Bravo, 1978). La mayor parte de las 50000ha de plantaciones de nopal, establecidas paulatinamente en México desde hace 50 años, incluye variantes de *O. albicarpa*, por sus frutos grandes y dulces (Mondragón y Pérez, 1994). Las espinas en estas variantes son indeseables para los fitomejoradores (Mondragón, 2001); sin embargo, son indispensables en las grandes plantaciones del norte de la Aftiplanicie Meridional, donde abundan veriebrados herbívoros, silvestres y domesticados, que se alimentan de cladodios (Villalpando y Riojas, 2003). La tendencia a mantener variantes con espinas existe incluso en *O. ficus-indica* (Reyes *et al.*, 2004); en esta especie, prototipo del nopal sin espinas, se encontró un gradiente desde variantes con cladodios y nopalitos prácticamente sin espinas, a variantes con espinas, aunque pequeñas (<1.0cm) y adpresas, y nopalitos hasta con 2 espinas setosas y 2 normales por aréola (Reyes *et al.*, 2004). Así, la reducción o pérdida de las estructuras de protección, asociada a la domesticación de muchas plantas (Baker, 1971; Hawkes, 1983), sólo es válida para algunas variantes de *Opuntia*, pues para otras ha sido lo contrario.

**Tercer gradiente.** El quinto superior del tercer eje o gradiente contiene 42 variantes de *O. megacantha* (12), *O. hypnucantha* (9), *O. robusta* (8), *O. streptacantha* (7), *O. cochineria*, *O. albicarpa* y *O.*

*lasiacantha* (1 de cada especie) y de los posibles híbridos de *O. streptacantha* x *O. cochineria* (2) y *O. streptacantha* x *O. robusta* (1). Las 10 variantes con los mayores valores de ordenación se caracterizan en promedio por cladodios con aréolas anchas (0.43cm), espina larga de 2.79cm y el resto >1.57cm; fruto con cáscara y pulpa rojo púrpura (5RP) y semillas duras (169.19kgf).

En contraste, las 2 variantes del quinto extremo inferior, *O. leucotricha* y *O. joconostle*, presentan cladodios con aréolas pequeñas (0.22cm), espina más larga de 0.80cm y el resto >0.37cm, fruto con cáscara y pulpa amarilla (2.5GY) y semillas blandas (56.88kgf).

En el quinto intermedio se ordenaron 47 variantes de *O. albicarpa* (18), *O. ficus-indica* (9), *O. joconostle* (7), *O. chavena* y *O. durangensis* (3 de cada una), *O. oligacantha* (2), *O. hypnucantha*, *O. megacantha*, *O. compressa* y *O. lindheimeri* (1 de cada especie) y 1 no fue identificada. Las 10 variantes de la parte media del segmento presentan, en promedio, cladodios con aréolas de 0.28cm de anchura, la espina más larga <1.44cm, la mayoría >0.65cm, fruto con cáscara amarilla (5Y), pulpa verde-amarilla (2.5GY) y semillas con dureza de 149.13kgf.

Este tercer gradiente polarizó a las variantes con aréolas del cladodio poco anchas, espinas cortas, frutos de colores claros y semillas blandas en un extremo, y a las variantes con aréolas del cladodio anchas, espinas largas, frutos rojos y semillas duras en el extremo opuesto, gravitando en la neutralidad de las variantes más claramente domesticadas (segmento intermedio). Este eje podría corresponder a un gradiente de selección natural hacia especies con estructuras contrastantes que ameritan mayor estudio. Cabe destacar que en el análisis multivariado de 38 variantes de *O. ficus-indica* también se identificaron atributos probablemente ajenos al proceso de domesticación, como los florales, la longitud de las hojas y el número total de semillas (Reyes *et al.*, 2004).

#### Clasificación

De acuerdo con el dendrograma generado por el Twinspan (Figura 2), las 243 variantes de *Opuntia* se clasificaron en 76 grupos, mediante 11 niveles de clasificación. Cada grupo incluyó de 1 a 5 variantes, en general de 1 o 2 especies. Los atributos con mayor utilidad para la clasificación fueron la cantidad de espinas radiales (en

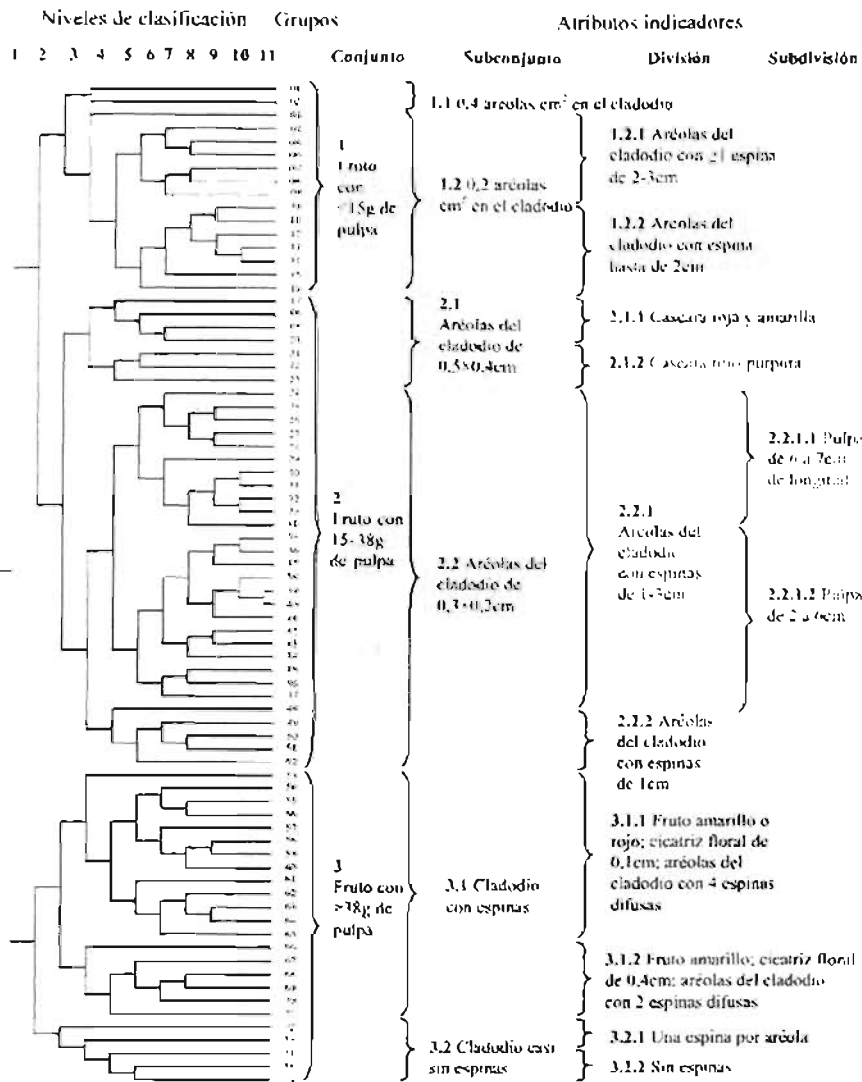


Figura 2. Clasificación de 243 variantes mexicanas de *Opuntia* spp., con base en 42 atributos morfológicos.

los niveles de clasificación 5 a 10) y el número de espinas por aréola del cladodio (niveles 4 a 7 y 9); luego, el color (en los niveles 3, 5, 6, 7, 9 y 10) y peso de la pulpa (niveles 1, 2, 5, 6 y 9) del fruto. Estos atributos, con excepción del color de la pulpa, presentaron coeficientes de variación altos (Tabla 1). Los atributos complementarios para la clasificación fueron, del cladodio su longitud, anchura y grosor, distancia entre aréolas y número de aréolas con espinas, y del fruto su longitud, anchura, densidad de aréolas, diámetro de la cicatriz floral, anchura de pulpa, dulzura, anchura de semillas normales, número total de semillas y peso de las semillas normales.

Con base en los 2 primeros niveles de clasificación (Figura 2)

se reconocen 3 conjuntos determinados por el fruto y señalados con los numerales 1 (grupos 01 a 16), 2 (17 al 52) y 3 (53 al 76)

El conjunto 1, de frutos pequeños, comprendió 54 variantes, la mayoría de tuna, correspondientes a las series *Streptacanthae* (*O. streptacantha*, 13; *O. chavena*, 6; *O. megacantha*, 5; *O. hyptacantha*, 4; y *O. oligacantha*, 3), *Leucotrichae* (*O. leucotricha*, 1), *Dillenianae* (*O. lindheimeri*, 1), *Macdougalianae* (*O. telmiana* y *O. jaliscana* 1 de cada especie) más 3 variantes de especie desconocida. El resto del conjunto lo integraron casi todas las variantes con fruto tipo xoconostle, de *O. jocosostle* (10), *O. duranguensis* (4), *O. aff. spinulifera* y *O. mutudae* (1 de cada especie); de ellas, *O. jocosostle*, *O. aff. spinulifera* y *O. mutudae*

son de la serie *Streptacanthae* y las otras 2 de la serie *Macdougalianae*. El 53,73% de las variantes de este conjunto provienen de solares, 33,33% de nopaleras silvestres, 5,5% de plantaciones comerciales y el resto de plantaciones experimentales. Este conjunto con frutos pequeños generó 2 subconjuntos en el tercer nivel de clasificación, el 1.1 con 2 grupos (01 y 02) de variantes de *O. leucotricha* y de algunas especies de xoconostle con densidad alta de aréolas en el cladodio, y el 1.2 con 14 grupos (03 a 16) de variantes de *O. streptacantha* y la mayoría de xoconostles (*O. duranguensis* y *O. jocosostle*), con menor densidad de aréolas. En el cuarto nivel este subconjunto generó 2 divisiones, 1.2.1 con 7 grupos (03 a 09) donde predominan variantes de *O. streptacantha* cuyas aréolas presentan al menos 1 espina  $\leq 3,0$ cm, y la 1.2.2 formada por 7 grupos (10 a 16) con diferentes especies de xoconostles y aréolas del cladodio con al menos 1 espina de  $\leq 2,0$ cm.

El conjunto 2, con frutos de tamaño intermedio, incluyó 113 variantes de las series *Streptacanthae* (*O. megacantha*, 29; *O. hyptacantha*, 18; *O. albcarpa*, 13; *O. streptacantha*, 10; *O. chavena*, 8; *O. lasiacantha*, 5 y *O. jocosostle* y *O. rzedowskii* 1), *Ficus-indicae* (*O. ficus-indica*, 12), *Dillenianae* (*O. lindheimeri*, 2), *Macdougalianae* (*O. arapas* y *O. duranguensis*, 1), *Opuntiae* (*O. compressa*, 1) y *Robustae* (*O. robusta*, 8); además, de los posibles híbridos *O. streptacantha* x *O. cochineria* (2) y *O. streptacantha* x *O. robusta* (1). El 62,6% de estas 113 variantes provienen de solares, 12,17% de nopaleras silvestres y sólo 1,7% de plantaciones comerciales. De este segundo conjunto derivaron, en el tercer nivel de clasificación, dos subconjuntos (2.1 con aréolas grandes y 2.2 con aréolas pequeñas. El subconjunto 2.1 se divide en el cuarto nivel (2.1.1) en 4 grupos (17 a 20) con cáscara roja o amarilla, pertenecientes a *O. streptacantha* y especies afines; y en la división 2.1.2 en 3 grupos (21 a 23) con cáscara rojo púrpura de *O. robusta*. También en el cuarto nivel el subconjunto 2.2 generó la división 2.2.1 con 24 grupos (24 al 47) de espinas largas, principalmente de la serie *Streptacanthae*, y 2.2.2 con 5 grupos de espinas cortas de *O. ficus-indica*. A la vez, los 24 grupos de la división 2.2.1 formaron dos subdivisiones en el quinto nivel, 2.2.1.1 de pulpa alargada, principalmente de *O. albcarpa* y *O. megacantha*, y 2.2.1.2 de pulpa corta, de *O. chavena*, *O. hyptacantha*, *O. megacantha* y *O. streptacantha*.

Las 76 variantes del conjunto 3 (Figura 2) con fruto grande perte-

necen a las series Streptacanthae (*O. albicarpa*, 37; *O. megacantha*, 17; *O. hyptiacantha* y *O. lasiwantha*, 1), Robustae (*O. cochineria*, 1) y Ficus-indicae (*O. ficus-indica*, 19). El 44.73% proceden de solares, 14.47% de plantaciones comerciales, 1.3% de nopaleras silvestres y el resto de plantaciones experimentales. En el tercer nivel, el subconjunto 3.1 reunió 19 grupos con espinas, de la serie Streptacanthae, y el 3.2 a 5 grupos prácticamente sin espinas de *O. ficus-indica*. En el cuarto nivel el subconjunto 3.1 forma la división 3.1.1 de 13 grupos, principalmente de *O. albicarpa* y *O. megacantha*, y 3.1.2 de 6 grupos, principalmente de *O. albicarpa*. Por último, en el nivel 3, el subconjunto 3.2 de *O. ficus-indica* formó dos divisiones (3.2.1 de 2 grupos y 3.2.2 de 3 grupos) por la presencia de una o ninguna espina.

El desglose del dendrograma según los atributos indicadores de los distintos niveles de clasificación y las relaciones taxonómicas de las recolecciones correspondientes, revela el síndrome general de domesticación de *Opuntia* y el valor relativo de sus componentes o elementos. Así, el incremento del peso de la pulpa del fruto aparece como el elemento principal de este síndrome, secundado por las características de las aréolas y espinas, seguido a su vez por la longitud y color del fruto. El fruto ha sido el órgano de mayor interés humano y su gigantismo el propósito principal de la selección cultural de *Opuntia*. En cuanto a las espinas, solo se había reconocido la tendencia con la domesticación hacia variantes con cladodios sin espinas, en realidad este elemento del síndrome de domesticación es más complejo y con más de una ruta. Así, en general con la domesticación se han favorecido variantes con espinas más cortas, menos abundantes (menos espinas por aréola y menos aréolas con espinas) y con disposición menos molesta (radial o difusa) para quienes recolectan o cosechan los frutos. Pero en las variantes con fruto grande la abundancia de espinas presenta tres rutas: ausencia total, presencia reducida o mínima y persistencia del número normal por aréola, es decir, la cantidad de espinas que normalmente tienen sus congéneres silvestres. Además de la reducción de la densidad de aréolas, con la domesticación se aprecia la reducción de su tamaño, lo que puede implicar modificaciones en los patrones de abundancia, distribución y tamaño de gloquidios, estructuras que, como las espinas, probablemente tienen funciones adaptativas. A estos elementos del síndrome de domesticación de variantes de fruto se debe agregar los del síndrome de domesticación para variantes productoras de nopalito identificados en *O. ficus-indi-*

*ca* (Reyes *et al.*, 2004): cladodios pequeños con varias aréolas con espinas, nopalitos con algunas espinas y con espinas setosas en sus aréolas, y fruto amarillito, con semillas abortivas abundantes y muy poca pulpa.

Aunque el esfuerzo de recolección fue diferente para cada ambiente, la proporción de variantes de cada ambiente fluctuó de acuerdo con el gradiente general de domesticación descrito. La importancia relativa de las variantes de nopaleras silvestres disminuyó del primero al tercer conjunto (33.33; 12.17 y 1.3%); en cambio, con las de plantaciones comerciales sucedió lo contrario (5.5; 1.7 y 14.47%). Las diferencias en las dimensiones del fruto son más evidentes entre los materiales espontáneos y los de plantaciones comerciales. Entre variantes de solar existe mayor diversidad morfológica, en especial en las características del fruto (Pimentel y Ramírez, 1999), por ello, fueron más importantes en los conjuntos primero e intermedio.

La clasificación automática permitió confirmar la riqueza de variantes de *Opuntia* documentada por Figueroa *et al.* (1980) y Rodríguez y Nava (1998) en la Altiplanicie Meridional de México, pero a la vez constató la utilidad de estos métodos para reconocer formalmente dicha riqueza. De acuerdo con la clasificación automática, las especies más definidas son *O. ficus-indica*, *O. leucotricha* y *O. robusta*, ya que sus grupos de variantes se conformaron desde los primeros niveles de clasificación. En efecto, González *et al.* (2001) reconocieron mayor facilidad para identificar los individuos de estas especies.

En grupos cercanos (05, 02, 10, 12, 14 y 16) de los subconjuntos 1.1 y 1.2 se clasificaron las variantes con fruto tipo xoconostle, aunque de diferentes especies. Este tipo de fruto se ha registrado en varias series (Scheinvar, 1999) pero además de la escasez de pulpa, se revelaron como atributos indicadores la densidad baja de aréolas en el cladodio (0.2 aréolas por cm<sup>2</sup>) y las espinas del cladodio hasta de 2cm. Scheinvar (1999) ya había destacado la importancia de la dimensión de las espinas en la taxonomía de los xoconostles, pero no la densidad de aréolas.

La abundancia de variantes pertenecientes a especies de la serie Streptacanthae es notoria, así como lo es que estas variantes requirieran más niveles de clasificación para su agrupación. Además, las especies de esta serie están muy bien representadas en los 3 conjuntos: *O. streptacantha* y *O. hyptiacantha* en los grupos del conjunto 1; *O. megacantha* y *O. hyptiacantha* en el 2; y *O. albicarpa* y *O. megacantha* en el 3. Lo

anterior concuerda con el papel relevante que se ha postulado para *O. streptacantha* en la evolución cultural del género (Bravo, 1978). En efecto, esta especie se distribuye ampliamente en la Altiplanicie Meridional, pero se encuentra desde el sur de la Altiplanicie Septentrional, las estribaciones del Sistema Volcánico Transversal y hasta las laderas de la Sierra Madre de Oaxaca (Bravo, 1978; Guzmán *et al.*, 2003). Así, ha estado en contacto con grupos humanos, tanto nómadas como sedentarios, para quienes ha sido un recurso natural significativo (Callen, 1966; González, 1978); por ello, probablemente es una de las pocas especies de *Opuntia* registradas con su nombre náhuatl (*Tecolomchnopalli*) en el Códice Florentino. Su distribución tan amplia explica que sea muy variable morfológicamente, lo que a su vez facilitó su selección artificial (Clark, 1977; Harlan, 1992). Probablemente la selección cultural en la serie comenzó con *O. streptacantha* y posteriormente se amplió a poblaciones de especies más locales como *O. hyptiacantha* y *O. megacantha*, para luego concentrarse en variantes con frutos grandes, asociadas ancestralmente con *O. albicarpa* y *O. ficus-indica*.

Los resultados confirman que las especies con mayor grado de domesticación son *O. ficus-indica* y *O. albicarpa*, así como la relación estrecha de *O. ficus-indica* con las especies de la serie Streptacanthae, como postularon Britton y Rose (1919). Sin embargo, la selección ha sido de tal intensidad que hay diferencias suficientes, morfológicas (Reyes *et al.*, 2004) y moleculares (Labra *et al.*, 2003), que justifican mantener a *O. ficus-indica* separada de la serie de la cual parece proceder. Si bien algunas variantes de *O. albicarpa* son de las preferidas por los productores de tuna y más extensamente cultivadas en México (Mondragón y Pérez, 1994), no parecen ser elecciones recientes (~50 años) de las poblaciones silvestres (Mondragón y Pérez, 1994). Es más probable, con base en la información presentada, que al igual que las variantes de *O. ficus-indica*, las de *O. albicarpa* sean el resultado de un largo proceso de domesticación a partir de poblaciones silvestres que fueron preservadas y/o modificadas en los solares, de donde fueron elegidas para establecer plantaciones comerciales.

## Conclusiones

Las 243 variantes analizadas correspondieron a 21 especies de *Opuntia*, más 2 híbridos. Las especies con mayor cantidad de variantes fueron *O. albicarpa*, *O. megacantha*, *O. ficus-indica*, *O. streptacantha* y *O. hyptiacantha*. Se



confirmó que la serie *Streptacanthae* es la fuente de numerosas variantes de interés económico y que *O. ficus-indica* es la especie con el mayor grado de domesticación, seguida por *O. ulbicarpa*.

Los atributos con mayores coeficientes de variación (>100%) fueron: número de espinas con <0.99cm, número de semillas abortivas por fruto, número de espinas radiales y número de espinas con >3.0cm. A la vez estos atributos destacaron por su utilidad en la clasificación.

El primer eje de ordenación correspondió a un gradiente de domesticación. En un extremo se ubicaron variantes con cladodio pequeño, alta densidad de aréolas y todas éstas con espinas; fruto pequeño con cáscara delgada y roja, pulpa poco dulce, roja, escasas semillas normales y abortivas. Son variantes de solares y nopaleras silvestres. El extremo opuesto del gradiente lo ocuparon variantes con cladodio grande, densidad baja de aréolas y pocas espinas; fruto grande con cáscara gruesa y amarilla, pulpa dulce, amarilla, semillas abundantes, de las que un tercio es abortiva. Son variantes de solares y plantaciones comerciales.

En el segundo eje de ordenación se identificó un gradiente también hacia variantes con fruto grande y pesado, pero cuyo cladodio presenta espinas largas, abundantes y de posición difusa. Son variantes que se usan para plantaciones en la parte norte de la Altiplanicie Meridional, donde abundan vertebrados herbívoros.

El tercer eje de ordenación resaltó dos tendencias opuestas en las variantes con menor humanización y por ello basadas en atributos probablemente más relacionados con la selección natural.

Las 243 variantes de *Opuntia* se clasificaron en 76 grupos. Los atributos más utilizados por la clasificación automática fueron las espinas radiales y el número de espinas por aréola en el cladodio, así como el color y peso de la pulpa.

Entre los elementos del síndrome de domesticación de *Opuntia* para fruto, identificados mediante la clasificación, el peso de la pulpa del fruto aparece como el principal, secundado por las características de sus aréolas y espinas, y luego por su longitud y color.

#### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo contó con financiamiento conjunto del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y de la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA; convenio K180-A9702), así como de la

Dirección Nacional de Inspección y Certificación de Semillas de la SAGARPA.

#### REFERENCIAS

Aguilar EA, Reyes AJA, Aguirre RJR (2003) Caracterización de la semilla de 403 variantes de nopal (*Opuntia* spp.). *Mem. IX Cong. Nac. y VII Cong. Int. Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*, Zacatecas, México. pp. 117-120

Aguirre RJR (1989) *Fondo fitogeográfico de la cordillera Reina basado en sus endemismos*. Universidad de Córdoba, Córdoba, España. 286 pp.

Anderson FF (2001) *The cactus family*. Timber, Portland, OR, EEUU. 776 pp.

Baker HG (1971) Human influence on plant evolution. *BioScience* 21: 108.

Bowers JF (1996) More flowers or new cladodes? Environmental correlates and biological consequences of sexual reproduction in a Sonoran Desert prickly pear cactus (*O. engelmannii*). *Bull. Torrey Bot. Club* 123: 34-46.

Bravo HH (1978) *Las cactáceas de México*. 2ª ed. Universidad Nacional Autónoma de México, México. 743 pp.

Britton NL, Rose JN (1919) *The Cactaceae Vol. 1*. Carnegie Institution of Washington, Washington, DC, EEUU. 241 pp.

Callen EO (1966) Analysis of the Tehuacan coprolites. En Byers DS (Ed.) *The prehistory in Tehuacan Valley: I. Environment and subsistence*. University of Texas, Austin, TX, EEUU. pp. 261-289.

Clark G (1977) Domestication and social evolution. En Hutchinson J, Clark JGG, Jope EM, Riley R (Eds.) *The early history of agriculture*. Oxford University Press, Oxford, Inglaterra. pp 5-11.

Cubanga GMP, Hernández XE, Castillo A (1986) Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío guanajuatense. *Agrociencia* 65: 7-49.

Figuerou HE, Aguirre RJR, García ME (1980) Estudio de las nopaleras cultivadas y silvestres sujetas a recolección para el mercado en el Altiplano Potosino-Zacatecano. En *Avances en la Enseñanza e Investigación*. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. pp. 31-32.

Gibson AC, Nobel PS (1986) *The Cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge, MA, EEUU. 286 pp.

González DA, Ríos LME, Arceola NIJ (2001) *El género Opuntia en Jalisco*. Guía de campo. Univ. de Guadalajara y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Guadalajara, México. 135 pp.

González QI (1978) Orígenes de la domesticación de los vegetales en México. En Lorenzo JL (Coord.) *Historia de México, Tomo I. Medio ambiente y primeras etapas*. Salvat, México. pp. 77-92.

Guzmán U, Arias S, Dávila P (2003) *Catálogo de cactáceas mexicanas*. Univ. Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 315 pp.

Harlan JR (1992) *Crops and man*. 2ª ed. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America, Madison, WI, EEUU. 284 pp.

Hawkes JG (1983) *The diversity of crop plants*. Harvard University Press, Cambridge, MA, EEUU. 184 pp.

Heiser CB (1995) The ethnobotany of domesticated plants. En Schubert RP, von Reis S (Eds.) *Ethnobotany*. Dioscorides, Portland OR, EEUU. pp. 200-202.

Hill MO (1979a) *Decorum. A Fortran program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging*. Cornell University New York, EEUU. 36 pp.

Hill MO (1979b) *Twinspan. A Fortran program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes*. Cornell University New York, EEUU. 60 pp.

Kiesling R (1999) Domesticación y distribución de *Opuntia ficus-indica*. *J. Prof. Assoc. for Cactus Dev.* 3: 50-59.

Labra M, Grassi F, Barón M, Inazio S, Guigo A, Citterop S, Banfi E, Sgorbati S (2003) Genetic relationships in *Opuntia* Mill. genus (Cactaceae) detected by molecular marker. *Plant Sci.* 165: 1129-1136.

McCune B, Mefford MJ (1999) *PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, version 3*. MjM Software Design, Gleneden Beach, OR, EEUU. 237 pp.

Mondragón JC (2001) Cactus pear domestication and breeding. *Plant Breed. Rev.* 20: 135-166.

Mondragón JC, Pérez GS (1994) 'Reyna' (syn. 'Atlapayacán') is the leading cactus pear cultivar in Central Mexico. *Fruit Varieties J.* 48: 134-136.

Munsell (1954) *Munsell soil color charts*. Munsell Color Co, Baltimore, MD, EEUU.

Munsell (1977) *Munsell color charts for plant tissues*. Munsell Color Co, Baltimore, MD, EEUU.

Pimienta BE, Ramirez HBC (1999) Contribuciones al conocimiento agronómico y biológico de los nopales tuneros. *Agencia 33*: 323-331.

Reyes AJA, Aguirre RJR, Carlin CF (2004) Análisis preliminar de la variación morfológica de 38 variantes mexicanas de *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller. En Esparza FG, Valdez ZRD, Méndez SJG. *El nopal, típicas de actualidad*. Univ. Autónoma Chapingo y Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. pp. 21-47.

Rodríguez SE, Nava CA (1998) *Nopal, riqueza agronómica de México*. Secretaría de Educación Pública, México. 160 pp.

Rzedowski J (1978) *La vegetación de México*. Limusa, México. 432 pp.

Scheinvar I (1999) Biosistemática de los vocónstles mexicanos y su potencial económico. *Mem. VIII Cong. Nac. y III Int. Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*, San Luis Potosí, México. pp. 255-274.

Tamayo JL (1988) *Geografía moderna de México*. 9ª ed. Trillas, México. 400 pp.

Valdez CRD, Gallegos VC, Blanco MF (1997) Análisis multivariado en once variedades de nopal tunero; atributos de fruto. En Vázquez ARE, Gallegos VC, Treviño HNE, Díaz TY (Comp.) *Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*. Univ. Autónoma de Nuevo León y Red Internacional de Cooperación Técnica en Nopal. Monterrey, México. pp. 118-119.

Villalpando NN, Ríos LME (2003) Uso de cinco variedades de nopal (*Opuntia* spp.) por mamíferos silvestres en un cultivo diversificado. *Mem. IX Cong. Nac. y VII Cong. Int. Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*. Zacatecas, México. pp. 210-213.



## VII Discusión general

### La relación *Homo sapiens-Opuntia*

*Opuntia* es un género estrechamente relacionado con la evolución cultural de *Homo sapiens* en la Altiplanicie Meridional de México. Hay evidencia de la recolección y uso de plantas de este género durante el neolítico, cuando se domesticó al menos *O. ficus-indica*. También existen evidencias tanto de plantaciones de *Opuntia* en la época precolombina, como de que, a la par, se realizaban actividades de recolección de productos de nopal (Dressler, 1953; Scheinvar y González, 1985). Durante la colonización española, *O. ficus-indica* fue parte de la biota domesticada que de México se llevó a Europa y a otras partes del mundo. A partir del siglo XVII plantas de *Opuntia* fueron constituyentes importantes de los solares o huertos de traspatio, en la porción de la Altiplanicie Meridional, situada al norte de los límites de Mesoamérica. Así, los solares de esa región se convirtieron en la síntesis del esfuerzo de generaciones de recolectores, quienes reconocieron y luego acopiaron lo más útil o más atractivo de las extensas nopaleras, proceso que continuó durante la colonia y el México independiente. A partir de los años cincuenta del siglo XX, de esos solares y de los de la antigua Mesoamérica, se derivó el material vegetativo de las variantes de *Opuntia* elegidas para conformar las más que 66,000 ha de plantaciones comerciales de nopal tunero que existen en la Altiplanicie Meridional de México (Gallegos *et al.*, 2003) y más que 10,500 ha para producir nopalito (Flores 2001).

Inicialmente el interés académico sobre el tema de la domesticación de *Opuntia* se centró en especular sobre el ancestro de *O. ficus-indica*. Pero posteriormente Bravo (1978) incluyó en la discusión la posibilidad de que algunas variantes de especies de la serie *Streptacanthae*, como *O. hyptiacantha*, *O. lasiacantha*, *O. megacantha* y *O. streptacantha*, fueran de origen humano. Otros autores (Figueroa, 1984; Colunga *et al.*, 1986) también concluyeron que algunas variantes de otras especies (*O. atropes*, *O. cantabrigiensis*, *O. cochineria*, *O. crassa*, *O. chavena*, *O. fuliginosa*, *O. guilanchi*, *O. joconostle*, *O. leucotricha*, *O. pachona*, *O. rastrera*, *O. robusta*, *O. tomentosa*, *O. undulata* y *O. velutina*) también eran de origen humano. Hasta antes de la presente tesis, la lista de materiales con indicios de influencia humana incluía 144 variantes (posiblemente cultivares tradicionales) de *Opuntia*. Con el presente trabajo se agregaron otras 243 variantes con estas características, por lo que en total se tienen registradas 387 variantes con indicios de

influencia humana, todas ellas cultivadas o recolectadas, e identificadas con su nombre común (Reyes *et al.*, en proceso 1). Así, a la lista de especies de *Opuntia* con variantes que tienen algún grado de relación positiva con los humanos se agregaron *O. compressa*, *O. duranguensis*, *O. jaliscana*, *O. lindheimeri*, *O. matudae*, *O. oligacantha*, *O. rzedowski*, *O. spinulifera* y los híbridos probables *O. streptacantha* x *O. robusta* y *O. streptacantha* x *O. cochineria*. Con ello, se tienen 29 especies (más dos híbridos) de *Opuntia* que presentan variantes con algún grado de selección artificial.

En relación con los ambientes de domesticación, se confirmó que el solar contiene la mayor riqueza de variantes. Esto ya había sido registrado en el altiplano potosino-zacatecano (Figuroa, 1984), en el Valle del Mezquital (Rodríguez *et al.*, 1987) y en el Bajío (Colunga *et al.*, 1986). En efecto, en el presente trabajo, el 79 % de las variantes consideradas se obtuvo en solares. Esto confirma al solar como el lugar donde se ha materializado y sintetizado el esfuerzo y conocimiento de varias generaciones de recolectores y cultivadores; de estos solares han surgido las variantes de las plantaciones comerciales actuales y aún contienen la reserva de variantes disponible para eventualmente satisfacer las demandas diferentes de nuevos mercados.

Para explicar el proceso de domesticación de *Opuntia* es útil considerar el modelo de vegecultura o cultivo y domesticación de plantas propagadas vegetativamente (Harris, 1989; Harlan, 1992). Harlan (1992) sostiene que en las plantas que pueden ser propagadas vegetativamente, como es el caso de *Opuntia*, la domesticación suele ser instantánea. Es decir, una vez que se encuentra una planta con características sobresalientes, ya sea un híbrido, un extremo de la variación, un poliploide, un mutante o un organismo con alguna mutación somática, se le puede rescatar y proporciona un medio más favorable (ya sea en las mismas parcelas de cultivo o en el solar del *domus*), y la domesticación tiene un efecto inmediato.

Según Pimienta y Muñoz (1995), los habitantes de las zonas áridas y semiáridas de México, en general, fueron los primeros domesticadores del género *Opuntia*. En la presente investigación se postula que el grupo étnico indígena otomí es el que ha jugado un papel de primer orden, tanto en la domesticación como en la dispersión de las variantes de *Opuntia* a diversos lugares del Altiplano Meridional.

## Biología de la reproducción

Tanto la reproducción sexual como la multiplicación vegetativa de *Opuntia* se originan en las aréolas. A partir de los meristemas localizados en estas estructuras, se diferencian yemas que formarán nopalitos, los cuales como cladodios maduros pueden ser propágulos. También brotan meristemas capaces de formar flores (Bowers, 1996). En el análisis multivariable de las variantes de *Opuntia* spp. efectuado en este estudio, destaca en el primer eje de ordenación una tendencia hacia la reducción en la cantidad de aréolas en el cladodio asociada a la selección artificial. En *Opuntia* cada aréola genera una flor o un nopalito, pero sólo lo hace una vez; es decir, el meristemo se agota (Gibson y Nobel, 1986). Sin embargo, los cladodios de las variantes con mayor grado de domesticación producen brotes florales o vegetativos durante varios años, pues sólo pocas yemas brotan cada año. Después, la mayor producción de brotes ocurre en los cladodios más recientes, de uno a dos años de edad (Gibson y Nobel, 1986; Bowers, 1996).

La posibilidad de la domesticación instantánea (Harlan, 1992) de *Opuntia*, radica en su potencial de multiplicación vegetativa. En efecto, en contraste con la reproducción sexual, la multiplicación vegetativa en *Opuntia* parece ser menos compleja (prácticamente sólo requiere partes vegetativas, por lo general grandes y protegidas con espinas) y con mayores probabilidades de lograr individuos adultos (Aguirre, 1970; Mandujano *et al.*, 2001; Bobich y Nobel, 2001a). De hecho, este método de propagación es el más utilizado por los cultivadores de *Opuntia*. El inconveniente de la multiplicación vegetativa es que produce organismos genéticamente idénticos a la planta madre, lo cual en general disminuye la variabilidad poblacional y en condiciones naturales implica, además, menores posibilidad de dispersión (Bobich y Nobel, 2001a; 2001b). Sin embargo, como se destaca en este estudio, es por medios vegetativos como *Homo sapiens* ha dispersado *Opuntia* por el mundo.

En contraste, la reproducción sexual parece ser más compleja y menos segura, pues involucra más órganos, estadios y procesos, hasta lograr individuos adultos (Barbera *et al.*, 1991, 1992, 1994; Nerd y Mizrahi, 1995; Mandujano *et al.*, 1996, 1997; Pimienta y del Castillo, 2002). Las ventajas de la reproducción sexual es que produce individuos genéticamente únicos, y por lo tanto permite incrementar la variabilidad genética, y que la especie pueda diseminarse con mayor facilidad (Montiel y Montaña, 2000). Seguramente

que por todo lo anterior, el cultivo de variantes de *Opuntia* en solares y plantaciones se establece predominantemente en forma vegetativa. Durante el trabajo de campo no se identificó ninguna variante de *Opuntia* en solares que hubiera procedido de semilla, como si lo encontraron Colunga *et al.* (1986), en solares del Bajío.

Una de las razones que se ha esgrimido para explicar la abundancia de híbridos entre especies de *Opuntia* es la simpatria de poblaciones diversas en las nopaleras silvestres y en los solares (Pimienta y Ramírez, 1999). A lo anterior es necesario agregar la carencia de insectos polinizadores oligolécticos o exclusivos de alguna especie o especies de *Opuntia* (Grant y Grant, 1979). El predominio de polinizadores polilécticos (adaptados para polinizar a varias especies de *Opuntia*) asegura que cualquiera de ellos, inclusive aquellos que sólo propician tigmotaxis hacia el estilo o usan los lóbulos del estigma como plataforma para posarse, pueda favorecer la polinización cruzada (del Castillo, 1999). Sólo se han reconocido algunas especies de dos géneros de avispas oligolécticas (*Lithurge* y *Diadasia*) como polinizadoras de flores de nopales, pero ninguna de ellas es específica para alguna especie de *Opuntia*. Lo anterior sugiere que un aislamiento reproductivo asociado a polinizadores específicos es improbable. Es de destacar la carencia de estudios sobre procesos de polinización en nopaleras de solar y en plantaciones comerciales.

### **Taxonomía y variabilidad morfológica en *Opuntia ficus-indica***

*Opuntia ficus-indica* es la especie de nopal con el mayor grado de domesticación. Esta especie puede ser distinguida de los demás miembros del género por la presencia combinada de cladodios usualmente elípticos de gran talla, carentes total o casi totalmente de espinas, por presentar frutos grandes, dulces y pulposos, y por encontrarse exclusivamente en ambientes muy humanizados. Dilucidar las relaciones sistemáticas de esta especie, explicar su origen, establecer su ancestro silvestre, así como sus relaciones sistemáticas con las especies emparentadas más cercanamente, es un reto complicado pues la especie ha sido sometida por miles de años a presiones de selección cultural, por diferentes grupos humanos, en ambientes distintos y con propósitos diversos. Además, en los solares en donde coexisten varias especies de *Opuntia* de interés humano (casi siempre con presencia de variantes de *O. ficus-indica*), se crearon sitios de simpatria artificial, lo cual probablemente ha favorecido procesos de hibridación. Asimismo, su distribución

geográfica original se ha modificado dramáticamente (Figuroa *et al.*, 1979; Colunga *et al.*, 1986; Pimienta y Muñoz, 1995; del Castillo, 1999; Gallegos y Méndez, 2000).

A *O. ficus-indica* se le ha relacionado (o confundido) con *O. albicarpa*, *O. megacantha* y *O. streptacantha*, pertenecientes a la serie *Streptacanthae* (Benson, 1982; Kiesling, 1999). En contraste, para otros autores hay diferencias claras entre dichas especies y *O. ficus-indica* (Britton y Rose, 1919; Shreve y Wiggins, 1964; Correll y Johnston, 1970; Munz y Keck, 1973; Bravo, 1978; Wiggins, 1980; Scheinvar, 2001). Labra *et al.* (2003) realizaron análisis de AFLP como marcadores moleculares, y concluyeron que *O. albicarpa* es diferente de *O. megacantha* y *O. ficus-indica*. Asimismo, estos autores sugirieron que *O. megacantha* y *O. ficus-indica* deben considerarse como la misma especie, pero finalmente propusieron a *O. ficus-indica* como la forma domesticada de *O. megacantha*; sin embargo, según los resultados mostrados en la presente investigación, esta última especie también presenta domesticación avanzada. Autores de las últimas revisiones taxonómicas del género y la familia, como Hunt (1999) y Anderson (2001), también consideran a *O. ficus-indica* diferente de *O. albicarpa*, de *O. megacantha* y de *O. streptacantha*. Así, en concordancia con Hunt (1999), Anderson (2001) y Labra *et al.* (2003), y con base en la combinación de los caracteres vegetativos y reproductivos diferenciales mencionados anteriormente, en la presente investigación se considera a *O. ficus-indica* como una entidad taxonómica diferente de *O. albicarpa*, de *O. megacantha* y de *O. streptacantha*.

La característica diagnóstica principal de *O. ficus-indica* ha sido la ausencia total o parcial de espinas (Shreve y Wiggins, 1964; Correll y Johnston, 1970; Bravo, 1978; Wiggins, 1980; Scheinvar, 1995); sin embargo, otras diferencias importantes encontradas son las mayores amplitudes en las dimensiones de los cladodios, el mayor número de hileras de aréolas, aréolas más largas, mayor longitud del pericarpelo, y el mayor ancho y la mayor variabilidad de colores del fruto.

Aún falta mucho por conocer de las relaciones sistemáticas de *O. ficus-indica*, pues para ello es imprescindible el estudio sistemático de todas las especies incluidas en las series *Streptacanthae* y *Ficus-indicae*. Además, se deben incluir en la evaluación numerosos cultivares de *O. ficus-indica* existentes en otras regiones de México (principalmente de Puebla-Oaxaca y Occidente del país) y en la propia altiplanicie, para

analizar toda su variación morfológica. Estudios etnobotánicos sobre las relaciones entre los otomí y *Opuntia*, particularmente *O. ficus-indica*, podrían proveer de información fundamental para dicho estudio.

Por otra parte, el análisis con métodos multivariantes de las variantes de *Opuntia ficus-indica* mostró todo el gradiente de su variabilidad morfológica. Los extremos de dicho gradiente parecieron corresponder a cada una de las dos principales tendencias en la domesticación de la especie: hacia variantes para nopalito (cladodios pequeños y con varias aréolas con espinas, nopalitos con algunas espinas aciculares y espinas setosas en sus aréolas, y frutos amarillos), y hacia variantes para fruto (cladodios grandes, aréolas sin espinas en el cladodio y en el nopalito, y frutos rojos). Aguilar *et al.* (2003), al analizar con métodos multivariantes 403 variantes de 26 especies diferentes de *Opuntia*, con base sólo en atributos de la semilla, también encontraron que las dos tendencias de ordenación más claramente definidas fueron hacia variantes para fruto o para nopalito. Así, para el caso de *O. ficus-indica*, aplica la afirmación de Anderson (1960), de que la variabilidad morfológica de una especie domesticada está directamente relacionada con la cantidad de usos diferentes a los que ha sido sometida.

En relación con los ambientes de cultivo, en ambos extremos del gradiente se ordenaron proporciones semejantes de cultivares de solar y de plantaciones comerciales. Es posible que las variantes de solar, con más estructuras de defensa en el cladodio y en el nopalito, se preserven ahí porque presentan otras cualidades no evaluadas en el presente estudio, las cuales justifican su incorporación y preservación en ese ambiente tradicional de cultivo. En el solar se ha registrado la mayor riqueza regional de variantes de *Opuntia*, incluidas casi siempre varias de *O. ficus-indica* (Figueroa *et al.*, 1979; Mauricio, 1985; Colunga *et al.*, 1986). Por su parte, las variantes de plantaciones ordenadas en ambos extremos destacan por ser de las más apreciadas comercialmente; así, en uno de los extremos está el cultivar para nopalito Atlixco y en el extremo opuesto destacan variantes comerciales para fruto, como Tuna Roja Lisa de San Martín de las Pirámides, Rojo Liso de San Elías y Rojo Pelón de San Diego de la Unión.

En el gradiente secundario destacaron variantes con atributos complementarios a los resaltados por el primer eje. Así, se apreció una tendencia hacia variantes de solar, cultivadas por sus frutos, con cladodios verde pálido, ovalados y rómbicos, con una alta

cantidad de aréolas, ninguna de ellas con espinas, pero sí con abundancia de gloquidios; nopalitos sin espinas aciculares y frutos grandes, rojos, con semilla grande y abundante. La tendencia opuesta es de variantes para nopalito, cultivadas también en solares, con cladodios sin gloquidios, y varias aréolas con espinas; nopalitos con hojas largas; y frutos pequeños, con pulpa poco dulce, abundancia de semilla abortiva y semilla normal pequeña.

En breve, con base en el análisis de las tendencias de ordenación expuestas y lo presentado por Reyes *et al.* (en proceso 2), se establece que el síndrome de domesticación en *O. ficus-indica* presenta dos modalidades: a) En las variantes seleccionadas para nopalito, el cladodio es pequeño, sin gloquidios, y con varias aréolas con espinas; el nopalito presenta hojas largas, con algunas espinas aciculares y setosas en sus aréolas; y el fruto es amarillo, pequeño, con pulpa poco dulce, semilla abortiva abundante y semilla normal escasa y pequeña. b) Las variantes seleccionadas para fruto tienen cladodio grande, ovalado a rómbico, verde pálido, con alta cantidad de aréolas, ninguna de ellas con espinas, pero sí con abundancia de gloquidios; el nopalito es inerme; el fruto es rojo, grande, con semilla normal grande y abundante. Algunas de las características del síndrome relacionado con el fruto, coinciden con lo expresado por otros autores (Peralta, 1983; Mauricio, 1985; Colunga *et al.*, 1986; Pimienta y Ramírez, 1999); en cambio, no se había reconocido o postulado un síndrome relacionado con el uso de *Opuntia* para nopalito. Al respecto, sólo Colunga *et al.* (1986) habían señalado a *O. atropes*, como la especie apreciada en la región del Bajío mexicano, por su nopalito delgado, con epidermis tomentosa, de color verde claro, espinas aciculares escasas y erectas, podarios prominentes, parénquima con mucílago escaso, poco fibroso y de oxidación lenta después de cortados.

Por otra parte, la variabilidad morfológica de una especie domesticada siempre es notablemente más amplia y generalmente mayor que la de sus congéneres silvestres (Pickersgill y Heiser, 1976) y, a la vez, esa variabilidad está directamente relacionada con la diversidad de usos a los que ha sido sometida la especie (Anderson, 1960). Así, en el análisis de la variabilidad de *O. ficus-indica*, si bien no se contrastaron poblaciones silvestres y domesticadas, los coeficientes de variación (CV) de varios atributos, como número de semillas abortivas, número de cerdas y de espinas aciculares en el nopalito y cantidad de aréolas con espinas en el cladodio, fueron muy altos (82.65, 88.94, 116.27 y

226.41, respectivamente); otro indicio al respecto es que de sólo 34 variantes de *O. ficus-indica*, se formó un número relativamente alto (12) de grupos.

Por otra parte, la clasificación automática de variantes es consistente con la realidad observable en esta especie, en términos de su riqueza y propósitos de su cultivo; a la vez, revela la importancia de atributos morfológicos hasta ahora desestimados para la comprensión de la variabilidad de la especie y la precisión en la identidad tradicional de sus cultivares. Sin embargo, en la conformación de los grupos se presentaron tres aspectos destacables: a) Cultivares que en la clasificación preliminar pertenecieron a grupos diferentes y que en la clasificación definitiva formaron parte del mismo grupo (fue el caso de cultivares Milpa Alta, Atlixco, Rojo Pelón y Telokähä). Es muy probable que al reducirse la redundancia de variantes, el análisis de la matriz depurada permitiera que cultivares preliminarmente separados, se agruparan mejor con sus semejantes morfológicos. b) Variantes aparentemente del mismo cultivar, pero que se mantuvieron en grupos diferentes. Este fue el caso del cultivar Milpa Alta (con variantes en dos grupos), del Atlixco (con variantes en tres grupos) y del Telokähä (con variantes en otros tres grupos). El denominador común de los tres cultivares con variantes representadas en grupos diferentes es que son de distribución muy amplia, los dos primeros en la Altiplanicie Meridional y el tercero en la región del Valle del Mezquital, Hidalgo. Además, dentro de los cultivares Milpa Alta y Atlixco existen variantes cuya nomenclatura más comúnmente utilizada por técnicos y propietarios de plantaciones, se basa sólo en atributos como la forma del cladodio y el color del fruto, lo cual, como se evidencia en las claves dicotómicas presentadas en la sección correspondiente, es insuficiente para distinguirlos a todos. En cuanto al cultivar Telokähä, y en general a las numerosas variantes otomíes de *Opuntia*, el problema puede ser aparente, pues se requieren estudios etnobotánicos detallados, con énfasis en la nomenclatura y en criterios de selección, y de su clasificación tradicional. c) Cultivares que al recolectarse se consideraron como diferentes, pero en las clasificaciones se ubicaron en un mismo grupo. Este fue el caso de los cultivares Amarilla UACH, Copena CE12 y Copena F1 (supuestamente cultivares mejorados) que se agruparon con dos variantes de Milpa Alta. Este resultado confirma que lo ostentado como cultivares mejorados por métodos fitotécnicos, en especial los cultivares Copena, sólo constituyen cultivares tradicionales o posibles segregantes destacados de sus cruza simples (Reyes *et*



al., 2004), que en este caso serían del cultivar Milpa Alta. Algo semejante sucede con el cultivar Copena VI, el cual parece corresponder o derivarse de una variante del cultivar Telokähä de la región del Mezquital, Hidalgo. En efecto, según Barrientos (1981), para desarrollar las Copena él recolectó especímenes de *Opuntia* sin espinas en la región de Ajacuba, Hidalgo.

En uno de los primeros grupos de la clasificación, caracterizado por tener los frutos más grandes, se incluyen dos de las variantes con mayor importancia comercial (Milpa Alta para nopalito y Roja Lisa para fruta) y tres tradicionales del Valle Alto del Mezquital. Es posible postular que las variantes de nopalito y tuna más ampliamente cultivadas en México, corresponden a cultivares tradicionales otomíes Telokähä; es decir, que el grupo otomí del Valle del Mezquital ha sido el principal domesticador de variantes de *Opuntia ficus-indica*, y probablemente de otras especies como *Opuntia albicarpa*.

Con base en el análisis de clasificación de *O. ficus-indica* se mostró que la propuesta nomenclatural de Bravo (1978) es insuficiente para denominar aun a los cultivares considerados en este estudio, pues se basa únicamente en algunos atributos del fruto. Además, es difícil complementar o corroborar la información de Bravo, pues en el herbario MEXU no se localizaron los especímenes respectivos, ni se cuenta con sus descripciones botánicas formales. Así, la nomenclatura estrictamente tradicional para *O. ficus-indica* es poco conocida, la común es imprecisa y la botánica es insuficiente.

Sin embargo, debido al carácter parcial y exploratorio del presente trabajo, faltan recolectas de la especie de la misma región estudiada y de otras regiones del país; esto impide asignar categorías taxonómicas formales a los 12 grupos encontrados.

Los atributos que podrían ser más útiles para el reconocimiento de las variantes infraespecíficas con distinto grado y propósito de domesticación son: a) del cladodio, la forma, el número de aréolas en una cara, el número de aréolas con espinas y la cantidad de gloquidios; b) del nopalito, el número de espinas aciculares y setosas por aréola; c) del fruto, la forma, el peso, la densidad de aréolas, la profundidad de la cicatriz floral, el color de la cáscara, el peso de la pulpa, el color de la pulpa, el número de semillas normales y el número de semillas abortivas. Los atributos probablemente ajenos al proceso de domesticación, y por ello probablemente con mayor valor para la sistemática del género,

son: los atributos florales, la longitud de las hojas de los nopalitos y el número total de semillas.

### **Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) en relación con su domesticación en la Altiplanicie Meridional de México**

Hasta finales del siglo pasado, se consideró que la enorme variabilidad morfológica de *Opuntia* impedía una identificación taxonómica confiable de la mayoría de sus variantes; por ello, lo más común era tan sólo el registro de sus nombres vernáculos (Figueroa, 1984; Colunga *et al.*, 1986), a veces acompañados con fotografías (Rodríguez y Nava, 1998; Fernández *et al.*, 2000). Autores como Bravo (1978), Britton y Rose (1919) y Puente (1992) señalaron las dificultades taxonómicas en este género, en especial de las especies que, al parecer, han sido utilizadas por los humanos, a través de miles de años. Aunque Bravo (1978) ya había reconocido la necesidad de incluir en el análisis taxonómico del género el papel de la domesticación, es posible que una de las limitaciones para comprender la taxonomía de ciertas especies fue suponer que sólo las fuerzas relacionadas con la selección natural habían influido en su evolución, pues todo indica que nunca se consideró el papel de la selección cultural. Así, queda claro que acercarse a la comprensión del proceso de la domesticación de *Opuntia* es aproximarse a la solución de su problema taxonómico. Con base en ello, en el presente trabajo sí se logró identificar un alto porcentaje de las recolectas. Primero se realizó una identificación preliminar, con base principalmente en las claves de Bravo (1978), aunque también se usaron las de otros autores (Puente, 1992; González *et al.*, 2001; Scheinvar, 2001) pero considerando amplitudes morfológicas más grandes que las consignadas por dichos autores. Luego, con la ayuda de métodos multivariantes, principalmente de clasificación, la identificación preliminar se cotejó y confirmó para algunos casos, pero para otros se tuvo que revisar y corregir. Al final del proceso, se logró identificar la especie del 98.76 % de las 243 recolectas.

Las especies encontradas pertenecen a siete series de *Opuntia*. De seis series ya se habían registrado especies con diferente grado de domesticación (Figueroa, 1984; Colunga *et al.*, 1986); la novedad al respecto es la serie *Opuntiae*, pues *O. compressa* se obtuvo de una plantación experimental, en donde se tiene por el aprecio a su nopalito en el norte de México (Talavera, 1997). Las series con mayor número de variantes fueron *Streptacanthae*

y *Ficus-indicae*, y la primera también resultó con más especies. Esta riqueza de *Streptacanthae* parece confirmarla como la fuente de muy numerosas “variedades y formas hortícolas” (Bravo, 1978:324).

El análisis multivariable realizado reveló un gradiente de domesticación en relación con el fruto. Al respecto, se confirmaron las tendencias señaladas por varios autores (Peralta, 1983; Mauricio, 1985; Colunga *et al.*, 1986; Reyes *et al.*, 2004) en el sentido de que las variantes de *Opuntia* más utilizadas para fruto presentan cladodios grandes y espinas escasas, y frutos grandes, de colores claros, dulces y con una proporción adecuada de semilla normal y abortiva. A dichas tendencias se puede agregar la menor cantidad de aréolas y que las espinas, cuando existen, son cortas y en disposición difusa. La mayoría de estas tendencias son parte del síndrome de domesticación más ampliamente reconocido, como el gigantismo de los órganos de interés (en este caso el fruto, y posiblemente de manera indirecta, el cladodio), la reducción de estructuras físicas de defensa, el mejoramiento del aspecto y sabor de los frutos y la reducción o eliminación de su semilla (Hawkes, 1983; Baker, 1971). También es de destacarse lo que han señalado otros autores (Colunga *et al.*, 1986; Mondragón, 2001; Reyes *et al.*, 2005a) sobre el predominio de frutos de color verde claro en las variantes más domesticadas, sobre los amarillo-castaño y rojo-púrpura; mientras que en las nopaleras espontáneas, predominan los frutos rojo-púrpura.

En un extremo del gradiente de domesticación se ordenaron, precisamente, variantes de las dos especies que han sido consideradas con el mayor grado de domesticación: *O. ficus-indica* y *O. albicarpa* (Britton y Rose, 1919; Bravo, 1978; Reyes *et al.*, 2005b). En el extremo opuesto predominaron variantes que aunque presentes en ambientes como los solares (Figueroa, 1984; Colunga *et al.*, 1986), pertenecen a especies dominantes de la mayor parte de las nopaleras silvestres de la altiplanicie: *O. streptacantha*, *O. hyptiacantha*, *O. joconostle* y *O. leucotricha* (Rzedowski, 1965; López *et al.*, 1977). En la parte intermedia del gradiente se ubicaron especies como *O. megacantha* y *O. chavena*.

Resultó interesante encontrar que un segundo gradiente reveló la tendencia hacia variantes con espinas largas, abundantes y de posición difusa, y frutos relativamente grandes, pertenecientes a *O. albicarpa* y *O. megacantha*. Las espinas en estas variantes han sido consideradas como indeseables por los fitomejoradores (Mondragón, 2001). Sin embargo, dichas espinas son indispensables para la protección de los nopales en las grandes

plantaciones del norte de la Altiplanicie Meridional, donde abundan vertebrados herbívoros, tanto silvestres como domesticados, habituados a depredar cladodios de *Opuntia* (Villalpando y Riojas, 2003). La tendencia hacia variantes con espinas existe incluso en *O. ficus-indica* (Reyes *et al.*, en proceso 2); en esta especie, prototipo del nopal sin espinas, se encontró un gradiente que abarca desde variantes con cladodios y nopalitos prácticamente sin espinas, hasta variantes con espinas, aunque pequeñas (menores de 1.0 cm) y adpresas, y nopalitos hasta con dos espinas setosas y dos espinas aciculares por aréola. Así, la reducción o pérdida de las estructuras de defensa, asociada a la domesticación de muchas plantas (Baker, 1971; Hawkes, 1983), sólo se encontró válida para algunas variantes de *Opuntia*, pues para otras ha sido lo contrario.

En general, se reveló claramente el síndrome general de domesticación de *Opuntia*. El incremento del peso de la pulpa (fruto) aparece como el elemento principal de este síndrome, secundado por las características de las aréolas y espinas del cladodio, y seguido por la longitud y color del fruto. Así, el fruto ha sido el órgano de mayor interés humano y su gigantismo ha sido el resultado principal de la selección cultural de *Opuntia*. En cuanto a las espinas del cladodio, sólo se había reconocido la tendencia con la domesticación hacia variantes sin espinas; en realidad este elemento del síndrome de domesticación es más complejo y con más de una ruta. En las variantes con fruto grande la abundancia de espinas presenta tres rutas, la ausencia total, la presencia reducida o mínima y la persistencia del número normal por aréola. Además de la reducción de la densidad de aréolas, con la domesticación también se aprecia la reducción de su tamaño, lo cual puede implicar modificaciones en los patrones de abundancia, distribución y tamaño de gloquidios, estructuras que al igual que las espinas, probablemente tienen funciones adaptativas. A estos elementos del síndrome para variantes de fruto, se deben agregar los del síndrome para nopalito identificados en *O. ficus-indica* (Reyes *et al.*, en proceso 2): cladodios pequeños con varias aréolas con espinas, nopalitos con algunas espinas aciculares y con espinas setosas en sus aréolas, y fruto amarillo, con semilla abortiva abundante y muy poca pulpa.

Aunque el esfuerzo de recolecta fue diferente para cada ambiente, la proporción de variantes de cada ambiente fluctuó de acuerdo con el gradiente general de domesticación descrito. Así, la importancia relativa de las variantes de nopales silvestres disminuyó de

33.33 % en el extremo basal del gradiente, hasta 1.3 % en el extremo de mayor domesticación; en cambio, con las de plantaciones comerciales sucedió lo contrario, aumentaron de 5.5 % a 14.47 %, respectivamente. En efecto, las diferencias en las dimensiones del fruto resultan más evidentes al comparar los materiales espontáneos y los de plantaciones comerciales (Peralta, 1983; Mauricio, 1985). Entre variantes de solar existe mayor diversidad morfológica, en especial en las características del fruto (Pimienta y Ramírez, 1999).

De acuerdo con los análisis efectuados, las especies más definidas son *O. ficus-indica*, *O. leucotricha* y *O. robusta*. En efecto, diversos autores (Puente, 1992; González *et al.*, 2001) han reconocido explícita o implícitamente, la mayor facilidad para identificar los individuos de estas tres especies.

Es notoria la abundancia de variantes pertenecientes a especies de la serie *Streptacanthae* (Reyes y Aguirre, en prensa). Lo anterior concuerda con el papel relevante que se ha postulado para *O. streptacantha* en la evolución cultural del género (Reyes y Aguirre, en prensa). En efecto, esta especie se distribuye ampliamente en la Altiplanicie Meridional, pero se encuentra desde el sur de la Septentrional, las estribaciones del Sistema Volcánico Transversal y hasta las laderas de la Sierra Madre de Oaxaca (Bravo, 1978; Rzedowski, 1978; Guzmán *et al.*, 2003). Así, esta especie ha estado en contacto con varios grupos humanos, tanto nómadas como sedentarios, para quienes ha sido un recurso natural significativo (Callen, 1966; González, 1978; Scheinvar y González, 1985). Su distribución tan amplia explica que *O. streptacantha* sea muy variable morfológicamente, lo cual a su vez pudo facilitar su selección artificial (Clark, 1977; Zohary, 1984; Harlan, 1992). Así, probablemente la selección cultural en la serie comenzó con *O. streptacantha*, posteriormente se amplió a poblaciones de especies más localizadas, como *O. hyptiacantha* y *O. megacantha*, para luego concentrarse en variantes con frutos grandes, asociadas ancestralmente con *O. albicarpa* y con *O. ficus-indica*.

En general, las hipótesis planteadas en la presente investigación pudieron ser contrastadas. Con respecto a la primera de ellas (El análisis documental de la relación *Homo sapiens-Opuntia* proporciona las pistas principales sobre los propósitos de la selección cultural y sobre los atributos morfológicos que pudieron ser alterados durante la domesticación), se localizaron 55 publicaciones que permitieron comprender el avance que

hasta finales del siglo XX se tenía en relación con los procesos de la selección cultural de *Opuntia* y sobre los atributos morfológicos que pudieron ser alterados durante la domesticación. Sin embargo, la información hasta entonces disponible era insuficiente para entender con mayor precisión el proceso de domesticación de *Opuntia*. Por ejemplo, no se han realizado trabajos que exploren en detalle los archivos de los siglos XVI y XVII, sobre la colonización de la parte norte de la Altiplanicie Meridional y que pudieran dar cuenta de los vegetales y, en forma más particular, de los nopales que llevaron consigo los colonizadores. Tampoco hay suficiente información sobre los atributos morfológicos que pudieron ser alterados durante la domesticación. La mayor parte de los trabajos reseñados sólo dan cuenta parcial de la riqueza de variantes de *Opuntia*, sin la identificación taxonómica correspondiente y por lo general, muy circunscritos a presentar sólo detalles del fruto. Estas insuficiencias en la información hacen más difícil el análisis de los documentos históricos sobre la selección cultural de *Opuntia*.

En relación con la biología de la reproducción, el reunir y analizar la información para discutir la hipótesis correspondiente (La polivalencia en la reproducción de *Opuntia* se relaciona con su gran riqueza específica, su amplia distribución geográfica y ecológica y su relativa facilidad para su domesticación), permitió una mayor comprensión de los procesos de reproducción, y cómo éstos permiten explicar, aunque sea parcialmente, el éxito evolutivo del género *Opuntia*. Se reunió información básica que permitió la comprensión de problemas como la alternancia anual de la producción (cuando las plantaciones producen alternadamente, nopalitos y tunas), así como la dinámica de los meristemos areolares en la reproducción vegetativa y sexual. También fue de interés constatar que la relación de avispas con plantas de nopal es poliléctica; es decir, no hay exclusividad de especies de avispas para especies de nopal, lo cual explica, en parte, la existencia de especies híbridas y a la vez la imposibilidad de aislamiento reproductivo natural en *Opuntia*. Es notoria la falta de trabajos de investigación sobre biología de la reproducción de *Opuntia* en ambientes humanizados como los solares y las plantaciones. Otro aspecto importante de esta parte del trabajo fue tener evidencias del potencial polivalente de la reproducción del género, lo cual probablemente facilitó la domesticación de algunas de sus especies y variantes.

En el análisis de la domesticación de *Opuntia*, es ineludible el tema relacionado con *O. ficus-indica*, por lo que se elaboró una hipótesis al respecto (El análisis comparativo de

las variantes de *O. ficus-indica*, la especie con mayor domesticación, puede facilitar la comprensión del problema de la domesticación de *Opuntia* y allanar dificultades para el tratamiento del conjunto numeroso de variantes con distinto grado de humanización supuesta y pertenecientes a varias especies). Así, fue útil el ejercicio de delimitar taxonómicamente dicha especie, incluso elaborar una descripción botánica detallada de la misma, incluyendo características registradas en la mayor parte de sus variantes, y analizar con métodos multivariantes su variabilidad morfológica. El estudiar únicamente 38 variantes de una sola especie, con base en 37 atributos, facilitó primero, avanzar en la comprensión de los métodos estadísticos utilizados y la selección más cuidadosa de los atributos a considerar en análisis posteriores (como se expresa en el párrafo siguiente), y luego comprender las tendencias en los procesos de domesticación y la identificación de dos síndromes de domesticación en la especie, uno para nopalito y otro para tuna. Esto a la vez permitió identificar atributos que, al parecer, han permanecido inalterados por la domesticación y por ello pueden tener valor taxonómico significativo.

Finalmente, respecto a la hipótesis última (La comparación de un gran número de poblaciones de especies diferentes con distinto grado supuesto de humanización a través de atributos usuales en las claves taxonómicas, más los relacionados con los órganos de interés humano, puede revelar los elementos del síndrome general de domesticación de *Opuntia*, así como los atributos morfológicos con mayor valor taxonómico al haber permanecido inalterados por la domesticación), el análisis de 243 variantes de 23 especies, con base en 42 atributos morfológicos, permitió reconocer más claramente el síndrome de domesticación de *Opuntia*, relacionado con el fruto. Lo interesante es que las tendencias de domesticación para fruto son al menos dos, y que ambas tienden hacia frutos grandes, pero una es con variantes sin espinas (principalmente de *O. ficus-indica*) y otra con variantes con espinas (principalmente de *O. albicarpa*). La primera se relaciona con ambientes fuertemente humanizados, con mayor control de vertebrados herbívoros, propios de la parte sur de la altiplanicie (norte de Mesoamérica), y la otra para ambientes extensos, con dificultades para el control de los vertebrados herbívoros, silvestres o domesticados, ambientes propios de la parte norte de la Altiplanicie Meridional. Pero además, con base en los análisis de ordenación, se propone que, en general, el gradiente general de domesticación de variantes silvestres, a variantes domesticadas, se inicia con variantes de

*O. streptacantha*, continúa con variantes de *O. hyptiacantha*, en la parte central se presentan variantes de *O. megacantha*, luego de *O. albicarpa* y por último, de *O. ficus-indica*. El reconocimiento más preciso de este gradiente requiere de métodos de evaluación y análisis que lógicamente son procedentes de los resultados obtenidos de esta tesis.

### Literatura citada

- Aguilar E., A.; J.A. Reyes A. y J.R. Aguirre R. 2003. Caracterización de la semilla de 403 variantes de nopal (*Opuntia* spp.). En: G. Esparza F., M.A. Salas L., J. Mena C. y R.D. Valdez Z. Memoria del IX Congreso Nacional y VII Congreso Internacional sobre Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Universidad Autónoma Chapingo, Universidad Autónoma de Zacatecas e Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Zacatecas, Zacatecas. México. pp. 117-120.
- Aguirre R., J.R. 1970. Estudio sobre el cardenche (*Opuntia imbricata* (Haw.) DC.) en la región ganadera del noroeste del estado de San Luis Potosí. Tesis profesional. Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, México. México. 62 pp.
- Anderson, E. 1960. The evolution of domestication. In: S. Tax (Ed.). The evolution of man. Chicago University Press. Chicago, USA. pp. 67-83.
- Anderson, E.F. 2001. The cactus family. Timber. Portland, Oregon. USA. 776 p.
- Baker, H.G. 1971. Human influence on plant evolution. *BioScience*. 21:108.
- Barbera, G.; F. Carimi; P. Inglese. 1991. The reflowering of prickly pear *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller: influence of removal time and cladode load on yield and fruit ripening. *Advances in Horticultural Science*. 5:77-80.
- Barbera, G.; F. Carimi; P. Inglese. 1992. Past and present role of prickly pear (*Opuntia ficus-indica* (L.) Miller, Cactaceae) in the agriculture of Sicily. *Economic Botany*. 46:10-22.
- Barbera, G.; P. Inglese; T. La Mantia. 1994. Seed content and fruit characteristics in cactus pear (*Opuntia ficus-indica* Miller). *Scientia Horticulturae*. 58: 161-165.
- Barrientos P., F. 1981. El nopal. Su mejoramiento y utilización en México. Servicios Agrícolas Integrados del Estado de México. Metepec, México. México. 20 p.
- Benson, L. 1982. The cacti of United States and Canada. Stanford University Press. Stanford, California. USA. 1044 p.



- Bobich, E.G.; P.S. Nobel. 2001a. Vegetative reproduction as related to biomechanics, morphology and anatomy of four cholla cactus species in the Sonoran Desert. *Annals of Botany*. 87: 485-493.
- Bobich, E.G.; P.S. Nobel. 2001b. Biomechanic and anatomy of cladode junctions for two *Opuntia* (Cactaceae) species and their hybrid. *American Journal of Botany*. 88:391-400.
- Bowers, J.E. 1996. More flowers or new cladodes? Environmental correlates and biological consequences of sexual reproduction in a Sonoran Desert prickly pear cactus *O. engelmannii*. *Bulletin of Torrey Botanical Club*. 123: 34-40.
- Bravo, H. H. 1978. Las cactáceas de México. 2a Ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal. México. 743 p.
- Britton, N. L.; J. N. Rose. 1919. The Cactaceae. Vol. I. Carnegie Institution of Washington. Washington, D.C. USA. 241 p.
- Callen, E. O. 1966. Analysis of the Tehuacan coprolites. En: D.S. Byers (Ed.) The prehistory in Tehuacan Valley. 1. Environment and subsistence. University of Texas. Austin, Texas, USA. pp. 261-289.
- Clark, G. 1977. Domestication and social evolution. In: J. Hutchinson; J. G. G. Clark; E. M. Jope; R. Riley (Eds.) The early history of agriculture. Oxford University. Oxford, England. pp 5-11.
- Colunga G. M., P.; E. Hernández X.; A. Castillo. 1986. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío guanajuatense. *Agrociencia*. 65:7-49.
- Correll, D.S.; M.C. Johnston. 1970. Manual of the vascular plants of Texas. Texas Research Foundation. Renner, Texas. USA. 1881 p.
- Del Castillo, R. 1999. Exploración preliminar sobre los sistemas de cruzamiento en *Opuntia*. En: J.R. Aguirre R.; J.A. Reyes A. (Eds.). Memoria del VIII Congreso Nacional y III Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. San Luis Potosí, San Luis Potosí. México pp. 360-389.
- Dressler, R. L. 1953. The pre-columbian cultivated plants of Mexico. *Botanical Museum Leaflets Harvard University*. 16:115-172.

- Fernández M., M. R.; C. Mondragón J.; F. Gutiérrez A.; L.A. Sáenz Q.; J.A. Zegbe D.; S.J. Méndez G.; J.C. Martínez G. 2000. Principales cultivares mexicanos de nopal tunero. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. San Luis de la Paz, Guanajuato, México. 35 p.
- Figueroa H., F. 1984. Estudio de las nopaleras cultivadas y silvestres sujetas a recolección para el mercado en el altiplano potosino-zacatecano. Tesis profesional. Universidad Autónoma de San Luis Potosí. San Luis Potosí, San Luis Potosí. México. 171 pp.
- Figueroa H., F.; J.R. Aguirre R.; E. García M. 1979. Estudio de las nopaleras cultivadas y silvestres sujetas a recolección para el mercado. En: Anónimo. Avances en la Enseñanza e Investigación. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. México. pp 10-11.
- Flores V., C. 2001. Producción, industrialización y comercialización de nopalitos. Centro de Investigaciones Económicas Sociales y Tecnológicas de la Agroindustria y la Agricultura Mundial, Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. México. 27 p.
- Gallegos V., C.; S. J. Méndez G. 2000. La tuna, criterios y técnicas para su producción comercial. Universidad Autónoma Chapingo, Colegio de Postgraduados y Fundación Produce Zacatecas. Chapingo, México. México. 164 p.
- Gallegos V., C.; J. Cervantes H.; J. Corrales G.; G. Medina G. 2003. La cadena productiva del nopal en Zacatecas: bases para un desarrollo productivo. Fundación Produce Zacatecas, A.C., Universidad Autónoma Chapingo, Secretaría de Economía. Zacatecas, Zac. México. 201 p.
- Gibson, A.C.; P.S. Nobel. 1986. The Cactus primer. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. 286 pp.
- González D., A.; M.E. Riojas L.; H. J. Arreola N. 2001. El género *Opuntia* en Jalisco. Guía de campo. Universidad de Guadalajara y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Guadalajara, Jalisco. México. 135 p.
- González Q., L. 1978. Origen de la domesticación de los vegetales en México. En: J. Lorenzo L. (Coord.). Historia de México. Tomo 1. Medio ambiente y primeras etapas. Salvat. México, Distrito Federal. México. pp. 77-92.

- Grant, V.; K.A Grant. 1979. Hybridization and variation in the *Opuntia phaeacantha* group in Central Texas. *Botanical Gazette*. 140: 208-215.
- Guzmán, U.; S. Arias; P. Dávila. 2003. Catálogo de cactáceas mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, Distrito Federal. México. 315 p.
- Harlan, J.R. 1992. *Crops and man*. 2ª Ed. American Society of Agronomy and Crop Science Society of America. Madison, Wisconsin, USA. 284 p.
- Harris, D. R. 1989. An evolutionary continuum of people-plant interaction. In: D. R. Harris; G. C. Hillman (Eds.). *Foraging and farming*. Unwin Hyman. London, Inglaterra. pp. 11-26.
- Hawkes, J. G. 1983. *The diversity of crop plants*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. USA. 184 p.
- Hunt, D. (Comp.) 1999. CITES Cactaceae, check list. Royal Botanical Gardens Kew e International Organization for Succulent Plant Study. Milborne Port. U.K. 315 p.
- Kiesling, R. 1999. Domesticación y distribución de *Opuntia ficus-indica*. *Journal of Professional Association for Cactus Development*. 3:50-59.
- Labra, M., F. Grassi, M. Bardini, S. Imazio, A. Guiggi, S. Citterrop, E. Banfi, and S. Sgorbati. 2003. Genetic relationships in *Opuntia* Mill. genus (Cactaceae) detected by molecular marker. *Plant Science*. 165:1129-1136.
- López G., J.J.; J.M. Gastó C.; R. Nava C.; J.G. Medina T. 1977. Ecosistema de *Opuntia streptacantha*. UAAAN Monografía Técnico-Científica. 3:394-545.
- Mandujano, M.C.; C. Montaña; J. Golubov. 2001. Importancia de la reproducción sexual y clonal en tres especies de *Opuntia* en el desierto Chihuahuense: un enfoque demográfico. En: Anónimo. *Memoria del XV Congreso Mexicano de Botánica*. Sociedad Botánica de México. Querétaro, México: Publicación in CD: file//D:\resume\re307.htm.
- Mandujano, M.C.; C. Montaña; L.E. Eguiarte. 1996. Reproductive ecology and inbreeding depression in *Opuntia rastrera* (Cactaceae) in the Chihuahuan Desert: Why are sexually derived recruitments so rare?. *American Journal of Botany*. 83: 63-70.
- Mandujano, M.C.; J. Golubov; C. Montaña. 1997. Dormancy and endozoochorous dispersal of *Opuntia rastrera* in the southern Chihuahuan Desert. *Journal of Arid Environments*. 36: 259-266.

- Mauricio L., R. 1985. Caracterización fenológica y morfológica de formas de nopal tunero (*Opuntia* spp.) en el altiplano potosino zacatecano. II Primavera-Verano 1983. Tesis profesional. Universidad de Guadalajara, Guadalajara. Jalisco. México. 113 p.
- Mondragón J., C. 2001. Cactus pear domestication and breeding. *Plant Breeding Reviews*. 20:135-166.
- Montiel, S.; C. Montaña. 2000. Vertebrate frugivory and seed dispersal of a Chihuahuan Desert cactus. *Plant Ecology*. 146, 221-229.
- Munz, P.A.; D.A. Keck. 1973. A California flora. University of California Press. Berkley, California, USA. 1681 p.
- Nerd, A.; Y. Mizrahi. 1995. Reproductive biology. In: G. Barbera; P. Inglese; E. Pimienta-Barrios; E. Arias J. (Eds.). *Agroecology, cultivation and uses of cactus pear*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, Italy. pp. 49-58.
- Peralta M., V. M. 1983. Caracterización fenológica y morfológica de formas de nopal (*Opuntia* spp.) de fruto (tuna) en el altiplano potosino-zacatecano. Tesis profesional. Universidad Autónoma de Aguascalientes, Aguascalientes, Aguascalientes. México. 88 p.
- Pickersgill, B.; C. B. Heiser Jr. 1976. Cytogenetics and evolutionary change under domestication. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 275:55-67.
- Pimienta B. E.; A. Muñoz U. 1995. Domestication of opuntias and cultivated varieties. In: G. Barbera, P. Inglese; E. Pimienta B.; E. de J. Arias J. (Eds.). *Agroecology, cultivation and uses of cactus pear*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma, Italia. pp. 58-63.
- Pimienta B. E; B. C. Ramírez H. 1999. Contribuciones al conocimiento agronómico y biológico de los nopales tuneros. *Agrociencia*. 33:323-331.
- Pimienta B., E. R.F. del Castillo. 2002. Reproductive biology. In: P.S. Nobel. (Ed.). *Cacti, Biology and Uses*. University of California Press. Los Ángeles, California. Estados Unidos. pp 75-90.
- Puente M. R. 1992. El género *Opuntia* en el valle de San Luis Potosí, S.L.P. Tesis profesional. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí, San Luis Potosí. México. 145 p.

- Reyes A., J.A.; J.R. Aguirre R.; F. Carlín C. 2004. Análisis preliminar de la variación morfológica de 38 variantes mexicanas de *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller En: G. Esparza F.; R.D. Valdez Z.; S.J. Méndez G. El nopal, tópicos de actualidad. Universidad Autónoma Chapingo y Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. México. pp. 21-47.
- Reyes-Agüero, J.A.; J.R. Aguirre R.; J.L. Flores F. 2005a. Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) en relación con su domesticación en la Altiplanicie Meridional de México. *Interciencia*. 30:476-484.
- Reyes-Agüero, J.A.; Aguirre R., J.R. y H. Hernández. 2005b. Systematic notes and detailed description of *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. (Cactaceae). *Agrociencia*. 39:395-408.
- Reyes A., J.A.; J.R. Aguirre R. (En prensa). Indicios sobre la domesticación de *Opuntia* en México. En: A. Casas y B. Rendón (Eds.). Procesos de evolución de plantas bajo domesticación en Mesoamérica. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. México, D.F.
- Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre R.; F. Carlín C.; A. González D. (En proceso 1). Catálogo de cultivares de *Opuntia* y sus congéneres silvestres en la Altiplanicie Meridional de México. Instituto de Investigación de Zonas Desérticas, Universidad Autónoma de San Luis Potosí.
- Reyes A., J.A.; J.R. Aguirre R.; A. Casas; H. Hernández; J. Caballero. (En proceso 2). Análisis del complejo morfológico *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. en México. I. Ordenación y clasificación de variantes.
- Rodríguez M., O.; A. Reyes; A. Hernández G.; M. E. Pérez G. 1987. Algunas notas etnobotánicas del género *Opuntia* en Santiago de Anaya, Hgo. En: L. Scheinvar; M. Villegas (Comp.). Memorias de la II Reunión Nacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal. Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal. México. p. 26.
- Rodríguez S., E.; A. Nava C. 1998. Nopal, riqueza agroecológica de México. Dirección de Educación Tecnológica Agropecuaria, Secretaría de Educación Pública. México, Distrito Federal. México. 160 p.

- Rzedowski, J. 1965. Vegetación del estado de San Luis Potosí. *Acta Científica Potosina*. 5:5-291.
- Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Limusa. México, Distrito Federal. México. 432 p.
- Scheinvar, L. 1995. Taxonomy of utilized opuntias. In: G. Barbera; P. Inglese; E. Pimienta B; E. Arias J. (Eds.). *Agro-ecology, cultivation and uses of cactus pear*. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma, Italy. pp. 20-27.
- Scheinvar, L. 2001. Cactaceae. En: Rzedowski, G.C. de; y J. Rzedowski (Eds.). *Flora fanerogámica del Valle de México 2ª Ed.* Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Pátzcuaro, Michoacán. México. 431-470.
- Scheinvar, L.; J. González V. 1985. Identificación de semillas carbonizadas de cactáceas procedentes del sitio arqueológico Tlajinga, Teotihuacan, Edo. de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. 29:71-93.
- Shreve, F. e I.L. Wiggins. 1964. *Vegetation and flora of Sonoran Desert*. Stanford University Press. Stanford, California. USA. 1740 p.
- Talavera L., V. 1997. Descripción de doce variedades de nopal verdura. Tesis profesional. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México. 49 p.
- Villalpando N., N.; M.E. Riojas L. 2003. Uso de cinco variedades de nopal (*Opuntia* spp.) por mamíferos silvestres en un cultivo diversificado. En: G. Esparza F., M.A. Salas L., J. Mena C. y R.D. Valdez Z. (Eds.). *Memoria del IX Congreso Nacional y VII Congreso Internacional sobre Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*. Universidad Autónoma Chapingo, Universidad Autónoma de Zacatecas e Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Zacatecas, Zacatecas. México. pp. 210-213.
- Wiggins, I.L. 1980. *Flora de Baja California*. Stanford University Press. Stanford, California. USA. 1025 p.
- Zohary, D. 1984. Modes of evolution in plants under domestication. In: W. F. Grant (Ed.). *Plant biosystematics*. Academic. Toronto

## Apéndice

Autoridad(es) de las especies mencionada en la memoria de tesis.

Especies	Autoridad(es)
<b>Insectos</b>	
<i>Agapostemon coloradinus</i>	(Vachal) Halictidae
<i>Agapostemon texanus</i>	Cresson
<i>Anthophora californica</i>	Cresson
<i>Anthophora montana</i>	Cresson
<i>Apis mellifera</i>	L.
<i>Aspohondylia betheli</i>	Cockerell
<i>Augochlorella neglectula</i>	Cockerell
<i>Bombus pennsylvanicus</i>	DeGeer
<i>Cephalocolletes rugata</i>	Urban
<i>Coccus axin</i>	Llave
<i>Corixella texcocana</i>	Jacz.
<i>Dactylpius coccus</i>	Costa
<i>Diadasia australis</i>	Creson
<i>Diadasia diminuta</i>	Creson
<i>Diadasia opuntiae</i>	Cockerell
<i>Diadasia patagonica</i>	Creson
<i>Diadasia rinconis</i>	Cockerell
<i>Liometopum apiculatum</i>	Mayr.
<i>Lithurge apicalis</i>	Cresson
<i>Lithurge gibbosus</i>	Smith
<i>Lithurge littoralis</i>	Cockerell
<i>Lithurge rufiventris</i>	Friese
<i>Megachile amica</i>	Cresson
<i>Megachile casadae</i>	Cockerell
<i>Megachile concinna</i>	Smith
<i>Megachile dentitarsus</i>	Sladen
<i>Megachile montivaga</i>	Cresson
<i>Melissodes coreopsis</i>	Robertson
<i>Melissodes tristis</i>	Cockerell
<i>Perdita azteca</i>	Timberlake
<i>Perdita bicolor</i>	Smith
<i>Ptilothrix fructifera</i>	Holmberg
<i>Ptilothrix tricolor</i>	Holmberg
<b>Aves</b>	
<i>Corvus albus</i>	Statius Müller
<i>Corvus capensis</i>	Lichtenstein
<i>Corvus corax</i>	L.
<i>Geospiza conirostris</i>	Ridgeway
<i>Geospiza difficilis</i>	Sharpe

Apéndice. Continuación

Especies	Autoridad(es)
<i>Geospiza scandens</i>	Gould
<i>Mimus polyglottos</i>	L.
<i>Nesomimus macdonaldi</i>	Ridgeway
<i>Nesomimus parvulus</i>	Gould
<i>Toxostoma curvirostre</i>	Swainson
<i>Turdus philomenos</i>	Brehm
<b>Mamíferos</b>	
<i>Antilocapra americana</i>	Cord
<i>Bison bison</i>	L.
<i>Canis latrans</i>	Say
<i>Chaetodipus penicillatus</i>	Woodhouse
<i>Dipodomys merriami</i>	Mearns
<i>Dipodomys nelsoni</i>	Merriam
<i>Homo sapiens</i>	L.
<i>Lepus californica</i>	Donald Ryder
<i>Loxodonta africana</i>	Blumenbach
<i>Neotoma albigula</i>	Hartley
<i>Odocoileus hemonius</i>	Rafinesque
<i>Odocoileus virginianus</i>	Boddaert
<i>Oryzomis bauri</i>	Allen
<i>Ovis canadensis</i>	Shaw
<i>Papio ursinus</i>	Kerr
<i>Peccary tajacu</i>	G. Cuvier
<i>Perognathus flavus</i>	Baird
<i>Peromyscus eremicus</i>	Baird
<i>Rattus rattus</i>	L.
<i>Spermophilus spilosoma</i>	Bennet
<i>Sus domesticus</i>	Erxleben
<i>Sus scrofa</i> spp. <i>castelianus</i>	Thomas
<i>Sylvilagus floridanus</i>	Allen
<b>Vegetales*</b>	
<i>Manilkara zapota</i>	(L.) P. Royen
<i>Dyiospyros digyna</i>	Jacq.
<i>Opuntia anacantha</i>	Speg.
<i>O. albicarpa</i>	Scheinvar
<i>O. atropes</i>	Rose
<i>O. auriantica</i>	Lind.
<i>O. brunneogemma</i>	(F.Ritter) C.
<i>O. cantabrigiensis</i>	Lynch

\*Los nombres de los vegetales y sus autoridades son de acuerdo con el International Plant Names Index (<http://www.ipni.org/index.html>)



Apéndice. Continuación

Especies	Autoridad(es)
<i>O. chavena</i>	Griffiths
<i>O. chlorotica</i>	Engelm. & J.M. Bigel.
<i>O. cochineria</i>	Griffiths
<i>O. compressa</i>	J.F. Macbr.
<i>O. curvispina</i>	Griffiths
<i>O. crassa</i>	Haw.
<i>O. discata</i>	Griffiths
<i>O. duranguensis</i>	Britton & Rose
<i>O. echios</i>	J.F. Howell
<i>O. edwardsii</i>	V.E. Grant & K.A. Grant
<i>O. engelmannii</i>	Salm-Dyck
<i>O. erinacea</i>	Engelm. & J.M. Bigelow
<i>O. excelsa</i>	Sánchez-Mej.
<i>O. ficus-indica</i>	(L.) Mill.
<i>O. fragilis</i>	(Nutt.) Haw.
<i>O. fuliginosa</i>	Griffiths
<i>O. galapageia</i>	Hens.
<i>O. glaucescens</i>	Link & Otto
<i>O. grahamii</i>	Engelm.
<i>O. grandis</i>	Hort. Angl. ex Pfeiff.
<i>O. guilanchi</i>	Griffiths
<i>O. helleri</i>	K. Schum. ex Robinson
<i>O. hyptiacantha</i>	A. Web.
<i>O. jaliscana</i>	H. Bravo
<i>O. joconostle</i>	A. Web.
<i>O. lasiacantha</i>	Hort. Vindob. Ex Pfeiff.
<i>O. leucotricha</i>	DC.
<i>O. lindheimeri</i>	Engelm.
<i>O. littoralis</i>	Britton & Rose
<i>O. macrorhiza</i>	Engelm.
<i>O. matudae</i>	Scheinvar
<i>O. maxima</i>	Mill.
<i>O. megacantha</i>	Salm-Dyck
<i>O. megarhiza</i>	Rose
<i>O. megasperma</i>	Howell
<i>O. microdasys</i>	(Lehm.) Pfeiff.
<i>O. occidentalis</i>	Engelm. & J.M. Bigelow
<i>O. oligacantha</i>	Hort. Vindob. Ex Pfeiff.
<i>O. pachona</i>	Griffiths
<i>O. pachyrrhiza</i>	H.M. Hern., Gómez-Hin. &
<i>O. phaeacantha</i>	Engelm.
<i>O. polyacantha</i>	Haw.

Apéndice. Continuación

Especies	Autoridad(es)
<i>O. prasina</i>	Speg.
<i>O. prolifera</i>	Engelm.
<i>O. pumila</i>	Rose
<i>O. quimilo</i>	K. Schum.
<i>O. quitensis</i>	F.A.C. Weber in Buis
<i>O. rastrera</i>	F.A.C. Weber
<i>O. retrorsa</i>	Speg.
<i>O. robusta</i>	Wendl.
<i>O. robusta</i> var. <i>larreyi</i>	(F.A.C. Weber) Bravo
<i>O. rzedowski</i>	Scheinvar
<i>O. schotii</i>	Engelm.
<i>O. spinosior</i>	(Engelm.) Toumey
<i>O. spinulifera</i>	Salm-Dyck
<i>O. stenopetala</i>	Engelmann
<i>O. streptacantha</i>	Lem.
<i>O. stricta</i>	(Haw.) Haw.
<i>O. strigil</i>	Engelm.
<i>O. sulphurea</i>	G. Don
<i>O. tomentosa</i>	Salm-Dyck
<i>O. trichophora</i>	(Engelm. & J.M. Bigelow) Britton
<i>O. undulata</i>	Griffiths
<i>O. velutina</i>	F.A.C. Weber
<i>O. violacea</i>	Engelm.
<i>O. viridirubra</i>	(F. Ritter) C. Schlindwein
<i>Stenocereus pruinosus</i>	(Otto) Buxb.