

UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

CENTRO UNIVERSITARIO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AGROPECUARIAS

DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y AMBIENTALES



“Estudio de la variación morfológica en *Opuntia jaliscana* Bravo (Cactaceae)”

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LICENCIADO EN BIOLOGÍA

PRESENTA:

EDGAR NOEL LÓPEZ BORJA

LAS AGUJAS, ZAPOPAN, JALISCO, DICIEMBRE DE 2014



Universidad de Guadalajara

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Coordinación de Carrera de la Licenciatura en Biología

**C. EDGAR NOEL LÓPEZ BORJA
PRESENTE**

Manifestamos a usted, que con esta fecha, ha sido aprobado su tema de titulación en la modalidad de **TESIS E INFORMES** opción **TESIS** con el título: "Estudio de la variación morfológica en *Opuntia jaliscana* Bravo (Cactaceae)", para obtener la Licenciatura en Biología.

Al mismo tiempo le informamos, que ha sido aceptado como director de dicho trabajo a: **Dra. Rosa de Lourdes Romo Campos** y como asesores al **Dr. José Luis Flores Flores** y al **Dr. Alejandro Muñoz Urias**.

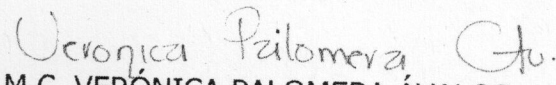
Sin más por el momento, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

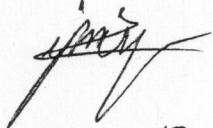
**ATENTAMENTE
"PIENSA Y TRABAJA"**

Las Agujas, Nextipac, Zapopan, Jal., 26 de noviembre de 2013


**DRA. GEORGINA ADRIANA QUIROZ ROCHA
PRESIDENTE DEL COMITÉ DE TITULACIÓN**




**M.C. VERÓNICA PALOMERA ÁVALOS
SECRETARIO DEL COMITÉ DE TITULACIÓN**


27-nov-13

Dra. Georgina Adriana Quiroz Rocha
 Presidente del Comité de Titulación
 Carrera de Licenciatura en Biología
 Centro Universitario de Ciencias
 Biológicas y Agropecuarias
 Presente

Por medio de la presente nos permitimos informar a usted que habiendo revisado el trabajo de titulación, modalidad **Tesis** el título: **"Estudio de la variación morfológica en *Opuntia jaliscana* Bravo (Cactaceae)"** que realizó el pasante **Edgar Noel López Borja** con número de código **207206836** consideramos que ha quedado debidamente concluido, por lo que ponemos a su consideración el escrito final para autorización de impresión.

Sin otro particular quedamos de usted con un cordial saludo.

Atentamente

Las Agujas, Mpio. de Zapopan, Jalisco, 24 de noviembre de 2014.

Rosa de Lourdes Romo Campos

Dra. Rosa de Lourdes Romo Campos
 Directora de tesis

Alejandro Muñoz Urías

Dr. Alejandro Muñoz Urías
 Asesor de tesis



Nombre completo de los Sinodales asignados por el Comité de Titulación	Firma de aprobado el anteproyecto	Fecha de aprobación
MICHEL ANGEL NAELAS RODRIGUEZ		24 NOVEMBRE 2014
Hilda Julieta Arreola Nava		24 de noviembre 2014
Fco. Martin Huerta Martinez		24 Noviembre 2014
Alejandro Muñoz Urías		24 Noviembre 2014

DEDICATORIA

A Dios y al Universo que nos reúnen con las personas indicadas, en el momento indicado y en el lugar indicado.

AGRADECIMIENTOS

A Dios por el regalo de la vida, el amor y la felicidad.

A mis padres Felipa y Ramón por haberme hecho la persona que soy y por siempre apoyarme y estar presentes en todas las etapas de mi vida.

A mi hermana Itzél por ser mi mejor amiga, por siempre escucharme y darme su apoyo y consejos.

A Ulises por ser mi compañero de aventuras, de proyectos y de vida.

A la Dra. Rosa de Lourdes Romo Campos por toda la confianza, amor y tiempo dedicado a este proyecto y por su valiosa amistad.

A mis amigos y compañeros de trabajo Karla y César por su apoyo, su ánimo y su ejemplo.

A mis asesores y sinodales por compartir sus conocimientos y por sus oportunas sugerencias para este trabajo.

A la Universidad de Guadalajara, y en específico al Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias por brindarme una educación académica y proveer el espacio y las circunstancias que me han hecho aprender y crecer.

ÍNDICE DE CONTENIDO

Resumen	1
Introducción	2
Antecedentes	5
Justificación	7
Objetivos	8
Hipótesis	9
Materiales y Métodos	10
Descripción de <i>Opuntia jaliscana</i> Bravo	10
Área de estudio	11
Muestreo de poblaciones	15
Análisis de datos	17
Resultados	18
Análisis discriminante	23
Análisis de membresía	25
Correlación de Pearson	27
Discusión	28
Conclusiones	32
Bibliografía citada	34
Índice de cuadros	41
Índice de figuras	42

RESUMEN

La familia Cactaceae es endémica del continente americano. El género *Opuntia* se distingue por tener su mayor diversidad en ambientes semiáridos, además de poseer una gran variabilidad morfológica. La especie *Opuntia jaliscana* se encuentra distribuida en los estados de Jalisco, Michoacán, Guanajuato y Durango. Para estudiar la variación morfológica de esta especie se seleccionaron cinco poblaciones a lo largo de un gradiente ambiental y se midieron 61 características vegetativas y reproductivas de 25 individuos por población. Las características cuantitativas se analizaron de forma independiente mediante una prueba de ANDEVA de una vía utilizando como factor de variación el sitio. El análisis discriminante explicó el 46% de la variación total en las cuatro primeras funciones discriminantes. El análisis de membresía general entre poblaciones indicó que los individuos fueron clasificados correctamente en el 87% de los casos. La correlación lineal de Pearson entre las variables más significativas y el índice de aridez, arrojó una relación positiva para grosor de cladodio y diámetro de tronco. La población de Tierra Blanca muestra variaciones relacionadas con mayor disponibilidad de agua, mientras que Los Vallejo por manejo y aprovechamiento. El resto de las poblaciones mostró cierta variabilidad morfológica sin tendencias a la separación.

Palabras clave: *Opuntia jaliscana*, variación morfológica, gradiente ambiental, cactáceas

INTRODUCCIÓN

La familia Cactaceae es un componente ecológico importante en las zonas áridas y semiáridas de América (Nobel, 1996). Son plantas suculentas xéricas con adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permiten desarrollarse en ambientes limitados por agua (Nobel, *op. cit.*).

Las cactáceas presentan diversas adaptaciones morfológicas, fisiológicas y reproductivas, como la presencia de tallos suculentos y fotosintéticos, espinas, raíces contráctiles y superficiales, flores que abren a las horas menos calientes y frutos atractivos para organismos polinizadores y dispersores de las semillas (Gibson y Nobel, 1986). La mayoría de las cactáceas tienen metabolismo ácido de las crasuláceas (CAM, por sus siglas en inglés). Los tallos presentan tejido fotosintético (clorénquima) y parénquima muy desarrollado que les permite almacenar agua y nutrientes para sobrevivir por largos periodos de sequía (Nobel, 1988). Además, están cubiertos por una gruesa cutícula que es impermeable y las protege para evitar la pérdida de agua (Gibson y Nobel, *op. cit.*). Los estomas sólo abren en la noche, por lo tanto disminuyen su transpiración; éstos pueden cerrarse indefinidamente cuando faltan las reservas de agua en las plantas, hasta que los tejidos vuelven a recargarse de agua (Nobel, *op. cit.*).

La familia Cactaceae es un clado bien sustentado endémico del continente Americano (Benson, 1982). A pesar de que no se haya encontrado un registro fósil

fidedigno, se ha sugerido que este clado evolucionó como resultado de la desertificación de las Américas hace 35 millones de años (Hershkovitz y Zimmer, 1997), teniendo su mayor radiación adaptativa hace 5 a 10 millones de años (Arakaki *et al.*, 2011). Las cactáceas comprenden cerca de 1500-1800 especies y tienen una distribución geográfica amplia en nuestro país. Se encuentran presente en los principales ambientes naturales, pero la mayoría de las especies se encuentran en regiones áridas y semiáridas (Anderson, 2001). El género *Opuntia* (*sensu stricto*), pertenece a esta familia, con 189 especies reconocidas (Anderson, *op. cit.*). En México existen 83 especies (Guzmán *et al.*, 2003) agrupadas en 17 series (Bravo-Hollis, 1978), de las cuales 29 están registradas en el estado de Jalisco (González *et al.*, 2001). Este género muestra una marcada variación morfológica e incluso las poblaciones de una misma especie poseen variación ente sí, al grado de que existe confusión en su taxonomía (Bravo-Hollis, *op. cit.*; Scheinvar, 1995). La importancia de este género data desde la época prehispánica tanto en la cultura como en la alimentación, como ornamento y medicina de los pueblos americanos (Reyes-Agüero *et al.*, 2005); El uso de los tallos más jóvenes que son consumidos como verdura se remonta a las culturas mesoamericanas, los frutos comúnmente llamados tunas son muy apreciados (Alanís y Velazco, 2008).

En los últimos años se ha observado una disminución de las nopaleras debido a la fragmentación de las poblaciones silvestres, causada por el aumento poblacional y las actividades agrícolas y ganaderas (Gastó *et al.*, 1981; Janzen, 1986). Este aislamiento puede tener como consecuencia un incremento de la erosión genética, la

reducción del flujo genético entre poblaciones y la deriva génica, promoviendo diferenciación entre poblaciones (Ellstrand y Elam, 1993; Young y Clarke, 2000).

La importancia económica de *Opuntia jaliscana* es como hospedera de la grana cochinilla (*Dactylopius coccus*), así como por el consumo regional de sus frutos y sus cladodios tiernos como verdura (Portillo y Viguera, 2006).

ANTECEDENTES

La taxonomía de las cactáceas y en particular del género *Opuntia* es muy compleja, debido a que estas plantas se encuentran en un proceso activo de especiación (Bravo-Hollis, 1978). La constante hibridación tanto natural como manipulada y la inherente plasticidad fenotípica de éste género hacen difícil la delimitación de especies (Nobel, 1978).

Las especies del género *Opuntia* habitan tanto en ambientes secos como húmedos, encontrándose principalmente en regiones semiáridas, bosques mésicos, pastizales y bosques tropicales (Starmer *et al.*, 2003). En los ecosistemas semiáridos es donde se observa la mayor riqueza de especies de este género, además, muestra una marcada variación morfológica e incluso entre poblaciones de una misma especie (Bravo-Hollis, 1978; Scheinvar, 1995).

Algunos estudios mencionan que la variación en los hábitos de crecimiento, tiempos de presentación de las fenofases vegetativas y reproductivas, así como en la forma, el color, el peso y la composición química del fruto es común en el género *Opuntia* (Wallace y Fairbrothers, 1986; Pimienta-Barrios y Mauricio-Leguizamo, 1989; Pimienta-Barrios, 1994; Pimienta-Barrios y Muñoz-Urias, 1995) y en los niveles de ploidía (Muñoz-Urias *et al.*, 1995). Algunos estudios mencionan que la variabilidad morfológica en especies de *Opuntia* está influenciada por presiones ambientales (Rebman y Pinkava, 2001). Por ejemplo, Benson, 1982 observó en *O. macrorhiza*

Engelm, que presentaba una gran cantidad de espinas y después de ser cultivado en invernadero la planta produjo cladodios sin espinas, este cambio morfológico se correlacionó con un cambio en las características ambientales del ambiente natural al de cultivo. Sin embargo, Muñoz-Urias y colaboradores (2008) reportaron que existe variabilidad morfológica entre poblaciones de nopales silvestres (*Opuntia cantabrigiensis* Lynch, *O. leucotricha* DC., *O. rastrera* F.A.C. y *O. streptacantha* Lem.), aun en ambientes similares y que el incremento de variabilidad entre poblaciones también está relacionada con el tamaño de las mismas.

Opuntia jaliscana ha sido reportada en Jalisco y Michoacán (Bravo-Hollis, 1978). También se han registrado poblaciones de ella en los estados de Guanajuato (Zamudio y Galván, 2011) y Durango (González-Elizondo *et al.*, 2011). Su distribución geográfica en el estado de Jalisco está restringida a la región semiárida de la Altiplanicie Meridional (Reyes-Agüero *et al.*, 2005) y en la Sierra de Tapalpa, esta última región con mayor precipitación. Dichas poblaciones poseen una variación morfológica distinta, que en ocasiones lleva a determinaciones taxonómicas controversiales, al grado de confundirla con *O. tomentosa* (González *et al.*, 2001).

JUSTIFICACIÓN

Opuntia jaliscana en Jalisco presenta una amplia distribución dado que se encuentra tanto en hábitats semiáridos como templados, con diferencias en las condiciones ambientales como la precipitación y la temperatura. Se ha observado que las diversas poblaciones de esta especie presentan cierta variación morfológica que en ocasiones lleva a determinaciones taxonómicas controversiales, al grado de confundirla con otras especies. Sin embargo, salvo la descripción original de la especie por Helia Bravo en 1972, no existen más estudios sobre la morfología de *O. jaliscana*. Además, son pocos los trabajos sobre las causas de variación en especies de este género, por lo que puede ser un buen modelo de estudio para conocer las causas de la plasticidad fenotípica en poblaciones silvestres de *Opuntia*.

OBJETIVOS

Objetivo general

- Estudiar la variabilidad morfológica de *Opuntia jaliscana* en el estado de Jalisco.

Objetivos específicos

- Comparar las diferencias entre poblaciones mediante análisis morfológico de características vegetativas y reproductivas.
- Identificar patrones de agrupación de los individuos mediante un análisis multivariable de las características cuantitativas.
- Relacionar la variación morfológica con el gradiente ambiental de aridez.

HIPÓTESIS

Debido a la amplia distribución de *Opuntia jaliscana* y a la propia variabilidad característica del género, es posible que esta especie presente variación morfológica a lo largo de su distribución por el estado de Jalisco.

MATERIALES Y MÉTODOS

Descripción de *Opuntia jaliscana* Bravo

La especie *Opuntia jaliscana* fue originalmente descrita por Helia Bravo en 1972 en el municipio de Zapotlanejo, Jalisco (Bravo-Hollis, 1978). Bravo-Hollis (1978) la ubica dentro del subgénero *Opuntia* y la serie *Macdougalianae*. *O. jaliscana* está descrita como una especie arborescente, con tronco definido y ramificación abundante, hasta de 4m de altura. Artículos angostamente oblongos de 20 cm de largo y 8 a 9 cm de ancho, color verde claro, muy pubescentes, algo tuberculados. Areolas más bien numerosas, con una distancia entre sí de 2.5 cm, pequeñas, circulares hasta piriformes, de 1.5 a 2 mm de largo, circundadas por un angosto margen negruzco con escaso fieltro bayo y glóquidas cortas, amarillas. Espinas 1 a 3 amarillas, cortas, de 5 a 15 mm de largo, algo aplanadas, porrectas o dirigidas oblicuamente hacia arriba. Flores en la terminación de los artículos y también en la superficie plana, color rojizo anaranjado; filamentos interiores amarillos, los exteriores rojizos; anteras color crema; estilo rojo intenso; lóbulos del estigma 7, al principio verdosos, después crema rojizos; pericarpelo angostamente obovado, pubescente, de 3 cm de largo y 2 cm de ancho, provisto sólo hacia el ápice de numerosas aréolas circulares, con fieltro bayo oscuro y glóquidas muy cortas, sin espinas (Figura 1) (Bravo-Hollis, *op. cit.*).



Figura 1. Cladodio y flor de *Opuntia jaliscana* en la población tipo (Zapotlanejo).

Área de estudio

Las poblaciones estudiadas se encuentran localizadas en el estado de Jalisco, México (Figura 2). Se localizan en un gradiente ambiental de humedad, que incluye cuatro poblaciones en la parte suroeste del Altiplano Mexicano (en clima seco) y la quinta población se encuentra al noreste de la Sierra de Tapalpa, en un ambiente más húmedo (Cuadro 1). Las cinco poblaciones elegidas en el estudio se ubicaron con base en su tamaño y estado de conservación a lo largo de un gradiente ambiental, desde el centro al noreste del estado de Jalisco (Cuadro 2). La vegetación dominante de los sitios Los Girasoles, Los Vallejo, Las Cajas y El Molino es el

matorral xerófilo con plantas arbustivas y suculentas llamadas localmente “nopaleras” (Miranda y Hernández, 1963), típicas de zonas áridas y semiáridas (Rzedowski, 1966; INEGI, 2010). En el sitio Tierra Blanca la vegetación dominante es selva baja caducifolia (Miranda y Hernández, 1963). En todas las poblaciones el uso de suelo predominante es la agricultura y la ganadería (INEGI, 2010).

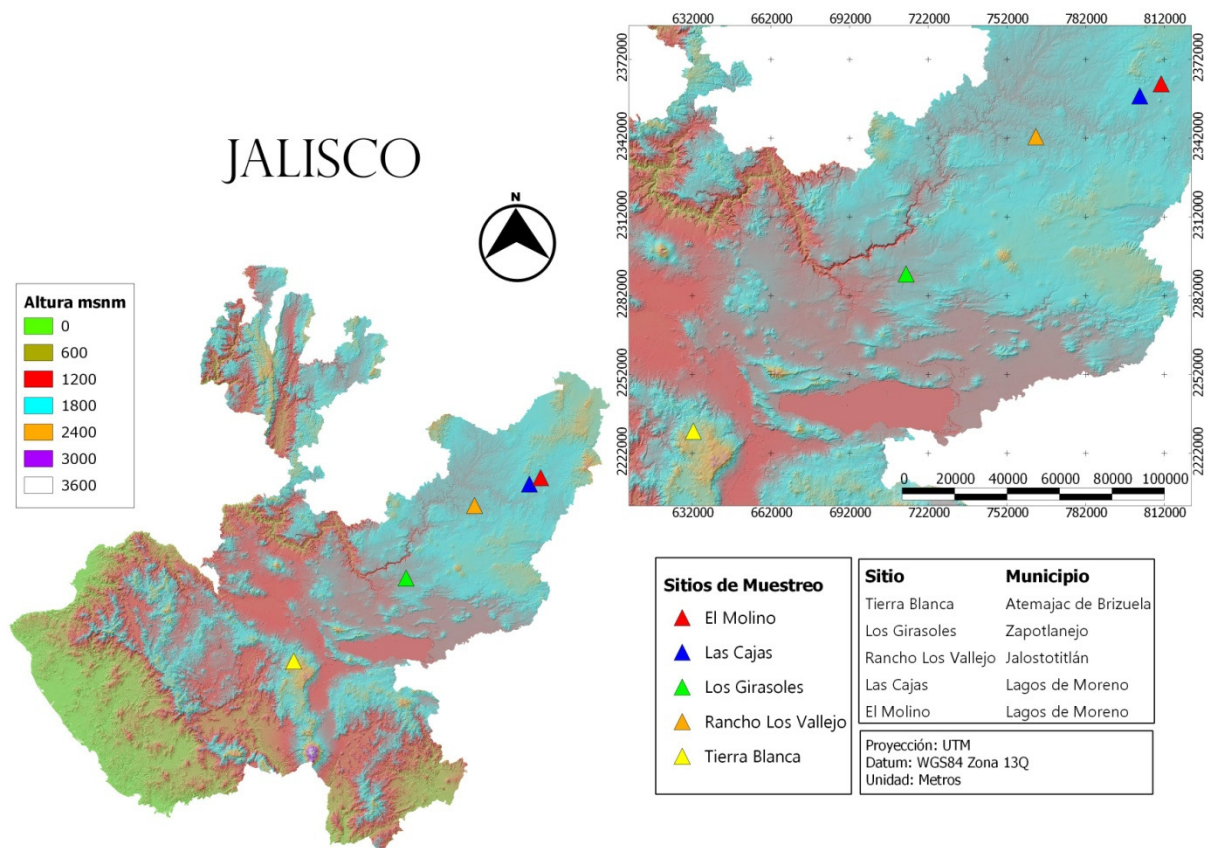


Figura 2. Mapa de distribución de las poblaciones de estudio en el estado de Jalisco.

Cuadro 1. Localización y características geográficas de las poblaciones de estudio de *Opuntia jaliscana*. (INEGI, 2010)

Localidad	Altitud (m)	Latitud N Longitud O	Relieve	Geología	Suelo
Tierra Blanca, Atemajac de Brizuela	2178	20°10'N 103°44'O	Llanura	Ígnea extrusiva	Vertisol
Los Girasoles, Zapotlanejo	1707	20°42'N 102°57'O	Valle	Ígnea extrusiva	Phaeozem
Los Vallejo, Jalostotitlán	1853	21°10'N 102°28'O	Meseta	Sedimentaria	Phaeozem
Las Cajas, Lagos de Moreno	1951	21°18'N 102°05'O	Lomerío	Sedimentaria	Regosol
El Molino, Lagos de Moreno	1958	21°27'N 101°48'O	Lomerío	Sedimentaria	Planosol

Cuadro 2. Tipo de clima y sus características en las poblaciones de estudio de *Opuntia jaliscana*. (SMN, 2012)

Localidad	Clima	Precipitación (mm)	Temperatura media (°C)	Temperatura máxima (°C)	Temperatura mínima (°C)
Tierra Blanca, Atemajac de Brizuela	Cwb Templado subhúmedo con lluvias en verano	979.6	15.9	30.2	0.5
Los Girasoles, Zapotlanejo	Cwa Semicálido subhúmedo con lluvias en verano	879.7	20.2	37.0	1.8
Los Vallejo, Jalostotitlán	Cwa Semicálido subhúmedo con lluvias en verano	684.7	18.4	37.4	-2.5
Las Cajas, Lagos de Moreno	BSk Semiseco semicálido	615.7	17.7	35.5	-2.8
El Molino, Lagos de Moreno	BSh Semiseco templado	546.0	17.2	35.0	-3.3

Muestreo de poblaciones

En cada sitio se seleccionaron al azar 25 individuos maduros en época reproductiva, para incluir atributos tanto vegetativos como reproductivos. Los individuos seleccionados provenían de plantas maduras, sanas, sin evidencia de plagas o enfermedades. Se midieron y registraron un total de 61 características morfológicas (Cuadro 3). Estos atributos se definieron con base en los formatos presentados por Arreola-Nava (1996). Las características cualitativas se midieron conforme a la guía de González y colaboradores (2001), a excepción de los colores que fueron registrados de manera subjetiva. Las características morfológicas se midieron con una cinta métrica y para las menores de un centímetro se utilizó un vernier digital. Además cada individuo se referenció geográficamente mediante un equipo GPS, marca Garmin, con la finalidad de poder identificarlos a través de sus fases fenológicas y coleccionar flores y frutos. Para las mediciones de las características de los cladodios se escogieron cladodios maduros que tuvieran primordios florales o frutos. Todas las mediciones se hicieron *in situ*, a excepción de los atributos de semillas.

Cuadro 3. Características morfológicas vegetativas y reproductivas de *O. jaliscana*, registradas en cinco poblaciones silvestres.

Características vegetativas	Características reproductivas
<p>Tallo</p> <ol style="list-style-type: none"> 1. Forma del individuo 2. Altura de la planta (m) 3. Color de epidermis de tronco 4. Diámetro de tronco (cm) 5. Espinas en tronco (sí/no) <p>Cladodios</p> <ol style="list-style-type: none"> 6. Forma 7. Longitud (cm) 8. Ancho (cm) 9. Grosor (mm) 10. Color 11. Distancia entre areolas (mm) 12. Número de series espiraladas 13. Textura de epidermis <p>Areolas</p> <ol style="list-style-type: none"> 14. Forma 15. Longitud (mm) 16. Ancho (mm) 17. Textura del borde 18. Presencia de lana (sí/no) 19. Forma de glóquidas 20. Longitud de glóquidas (mm) 21. Color de glóquidas <p>Espinas</p> <ol style="list-style-type: none"> 22. Ubicación de espinas 23. Número de espinas 24. Forma de espinas 25. Longitud (mm) 26. Color 27. Dirección 28. Presencia de pelos o cerdas (sí/no) 	<p>Flores</p> <ol style="list-style-type: none"> 29. Sexo 30. Color de tépalos 31. Longitud (mm) 32. Diámetro en antesis (mm) <p>Pericarpelo</p> <ol style="list-style-type: none"> 33. Forma 34. Longitud (mm) 35. Ancho (mm) 36. Textura de epidermis <p>Segmentos externos</p> <ol style="list-style-type: none"> 37. Forma 38. Longitud (mm) 39. Ancho (mm) 40. Color <p>Segmentos internos</p> <ol style="list-style-type: none"> 41. Forma 42. Longitud (mm) 43. Ancho (mm) 44. Color <p>Estilo</p> <ol style="list-style-type: none"> 45. Longitud (mm) 46. Diámetro (mm) 47. Color 48. Número de lóbulos del estigma <p>Estambres</p> <ol style="list-style-type: none"> 49. Color de filamentos 50. Color de anteras <p>Frutos</p> <ol style="list-style-type: none"> 51. Forma 52. Longitud (mm) 53. Diámetro (mm) 54. Color externo 55. Color pulpa 56. Número de series espiraladas 57. Color de glóquidas <p>Semillas</p> <ol style="list-style-type: none"> 58. Forma 59. Longitud (mm) 60. Ancho (mm) 61. Color

Análisis de datos

Se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) de una vía para cada característica morfológica utilizando como factor de variación el sitio. Cuando se detectó diferencias estadísticas se utilizó la prueba de comparaciones múltiples de Tukey ($\alpha = 0.05$) para determinar diferencias entre poblaciones. Todos los análisis se realizaron con el paquete estadístico STATISTICA, versión 7 (StatSoft, 2004).

Además se realizó un análisis discriminante múltiple utilizando el software SPSS versión 10 para determinar si existen diferencias entre poblaciones aisladas a través de características morfológicas. Esta técnica se utilizó para buscar funciones discriminantes que maximizan las diferencias entre los grupos y determina su posible separación. Además, se llevó a cabo un análisis de membresía, el cual predice la entidad de cada individuo con base en sus puntuaciones discriminantes y las compara con las entidades reales en este caso poblaciones, como medida de efectividad del análisis (Hair *et al.*, 1999).

Posterior al análisis discriminante, se realizó una correlación lineal de Pearson utilizando las características más significativas de las cuatro primeras funciones discriminantes y el índice de aridez P/ETP, donde P es la precipitación media anual y ETP es la evapotranspiración potencial (UNEP, 1992). Dicho índice se tomó directo de los datos históricos de las normales climatológicas por estación (SMN, 2012).

RESULTADOS

Los resultados mostraron que hay diferencias entre las poblaciones de *O. jaliscana* debido a sus variaciones morfológicas (Cuadro 4). En cuanto a dimensiones del individuo, se encontró que las plantas del sitio Tierra Blanca poseen la mayor altura ($H = 53.83$, $p < 0.001$) y los troncos de mayor diámetro ($H = 50.56$, $p < 0.001$). Sin embargo, todos los individuos muestreados presentaron un tronco definido y una corteza de color café-gris.

Por otra parte, los cladodios presentaron gran variación entre poblaciones. Los cladodios del sitio El Molino tuvieron una longitud 14% menor al promedio del resto de las poblaciones. ($F = 36.22$, $p < 0.01$). En las plantas del sitio Tierra Blanca se encontró que poseen los cladodios más gruesos ($F = 36.22$, $p < 0.001$). Mientras que en el sitio Los Vallejo se presentaron los más anchos, 24% mayores que los de Tierra Blanca que fueron los más angostos de todas las poblaciones ($H = 42.05$, $p < 0.001$). En el resto de las poblaciones se encontraron medidas intermedias para las características anteriores.

En Los Girasoles se encontraron los cladodios con menor número de series espiraladas ($H = 36.03$, $p < 0.001$), 4% menos que el promedio del resto de las poblaciones. Además, la forma de los cladodios también varió, en Tierra Blanca, Los Girasoles y los Vallejo es oblonga, en contraste con los de Las Cajas y El Molino que

es obovada. Todas las poblaciones mostraron cladodios con la misma tonalidad de verde y con epidermis tomentosa, característica propia de la especie.

Las poblaciones estudiadas de todos los sitios mostraron areolas de forma piriforme, glabras y sin lana. Los cladodios del sitio El Molino tuvieron las areolas de menor longitud ($F = 12.55, p < 0.001$), que fueron 21% menores que el promedio del resto de las poblaciones. En tanto, las areolas para el sitio Los Vallejo fueron las más anchas ($F = 12.96, p < 0.001$).

Para la característica tamaño de espinas, las de mayor longitud se presentaron en los sitios Los Vallejo y Los Girasoles ($F = 13.63, p < 0.001$). También en Los Vallejo se encontraron los cladodios con el mayor número de espinas ($H = 11.55, p < 0.05$), 49% más que las que presentaron el resto de las poblaciones. En todos los casos las espinas son de color amarillento, forma acicular y con dirección correcta.

Las flores en todos los casos son hermafroditas y de color anaranjado. Sin embargo, en el sitio Tierra Blanca hubo una tendencia a flores más anchas ($F = 10.33, p > 0.05$) y las flores de mayor longitud ($F = 2.93, p > 0.05$). Los pericarpelos de mayor longitud se encontraron tanto en Tierra Blanca como en Los Vallejo ($H = 11.55, p < 0.05$). Las flores del sitio Tierra Blanca poseen los pericarpelos más anchos ($H = 13.82, p < 0.01$), que fueron 9% menos angostos que los de Los Girasoles y Los Vallejo. Todos los individuos presentaron pericarpelos en forma campanulada y con epidermis tomentosa.

Los segmentos internos de mayor longitud los presentaron las flores de las plantas de Las Cajas y Los Vallejo ($H = 14.38, p < 0.01$), que en promedio fueron 8%

más largos que en el Molino. Por otro lado, los segmentos externos más anchos se encontraron en Los Girasoles ($H = 10.44, p < 0.05$), que fueron 10% más anchos que en los Vallejo en donde se presentaron los más angostos. En todos los individuos los segmentos internos mostraron forma oblanceolada con ápice obtuso y color salmón con orillas anaranjadas, mientras que los externos presentaron forma espatulada con ápice mucronado y color rosa intenso (Figura 3).

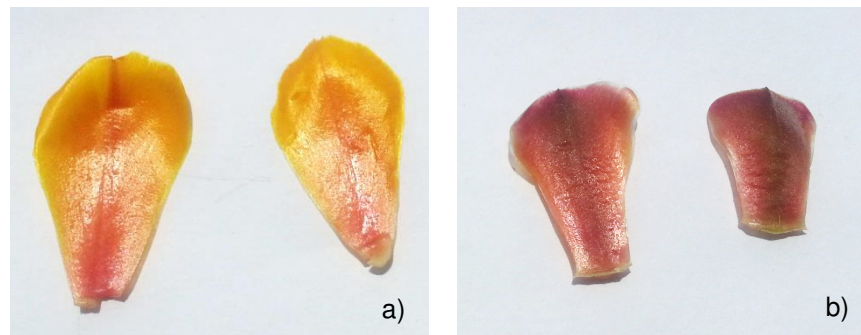


Figura 3. Segmentos internos (a) y externos (b) de una flor de *Opuntia jaliscana*.

El estilo presentó un color salmón en todos los casos. Los individuos de Los Vallejo presentaron 10% mayor número de lóbulos del estigma ($H = 10.18, p < 0.05$), que los de Los Girasoles. Por otra parte los estambres también fueron consistentes en todas las poblaciones, presentando filamentos de color durazno y anteras color crema.

En las plantas del sitio Tierra Blanca se encontraron los frutos con mayor longitud ($F = 11.36, p < 0.001$), que fueron 13% más largos que en contraste con Los Girasoles y Las Cajas donde se encontraron los de menor longitud. Los Vallejo y El Molino mostraron longitud de fruto intermedia. En Los Girasoles se registraron los frutos de menor diámetro ($F = 14.16, p < 0.001$), que fueron en promedio 12% más

pequeños que en los demás sitios. Sin embargo, en Los Girasoles se encontró el mayor número de series espiraladas por fruto ($H = 10.11$, $p < 0.05$), que fue 9% mayor que en los frutos de Tierra Blanca, los cuales presentaron el menor número. Las poblaciones restantes se encuentran intermedias para este rasgo. Las características cualitativas se mantuvieron constantes en todas las poblaciones; la forma de los frutos es obovada, el color externo es salmón, la pulpa es roja-rosada y las glóquidas son amarillentas.

Las semillas se mostraron constantes en la forma redonda y color crema en todas las poblaciones. Sin embargo, se encontraron diferencias estadísticas en la longitud, las plantas del sitio Tierra Blanca poseen las semillas de mayor longitud ($F = 6.83$, $p < 0.001$), mientras que en Las Cajas se registraron las más pequeñas.

Cuadro 4. Promedios de variables morfológicas (\pm EE) de *Opuntia jaliscana* registradas en cinco poblaciones.

Localidad	Tierra Blanca	Los Girasoles	Los Vallejo	Las Cajas	El Molino
Altura de individuo (m)	4.9 \pm 0.2 ^a	3.6 \pm 0.2 ^b	2.6 \pm 0.1 ^c	3.0 \pm 0.1 ^{bc}	3.3 \pm 0.2 ^{bc}
Diámetro de tronco (cm)	63.6 \pm 6.4 ^a	36.7 \pm 2.2 ^{ab}	26.8 \pm 1.3 ^{bc}	23.8 \pm 1.3 ^c	30.0 \pm 1.7 ^b
Longitud de cladodio (cm)	26.8 \pm 0.4 ^a	25.8 \pm 0.6 ^a	27.4 \pm 0.5 ^a	26.2 \pm 0.6 ^a	22.9 \pm 0.5 ^b
Ancho de cladodio (cm)	10.1 \pm 0.2 ^b	10.5 \pm 0.3 ^{ab}	13.3 \pm 0.5 ^a	11.5 \pm 0.2 ^{ab}	10.7 \pm 0.2 ^{ab}
Grosor de cladodio (mm)	16.9 \pm 0.4 ^a	13.1 \pm 0.2 ^b	10.7 \pm 0.6 ^{cd}	9.8 \pm 0.6 ^d	12.0 \pm 0.3 ^{bc}
Distancia entre areolas (mm)	25.9 \pm 0.7	25.8 \pm 0.6	27.8 \pm 0.6	27.0 \pm 0.7	25.4 \pm 0.7
Número de series espiraladas	16.5 \pm 0.3 ^a	14.0 \pm 0.3 ^b	15.9 \pm 0.4 ^a	17.1 \pm 0.3 ^a	15.9 \pm 0.3 ^a
Longitud de areola (mm)	3.4 \pm 0.07 ^a	3.3 \pm 0.11 ^a	3.5 \pm 0.07 ^a	3.4 \pm 0.09 ^a	2.7 \pm 0.07 ^b
Ancho de areola (mm)	2.0 \pm 0.05 ^b	1.9 \pm 0.08 ^{bc}	2.3 \pm 0.05 ^a	2.0 \pm 0.07 ^b	1.7 \pm 0.05 ^c
Número de espinas	2.1 \pm 0.1 ^b	2.0 \pm 0.1 ^b	3.9 \pm 0.2 ^a	2.2 \pm 0.1 ^b	1.7 \pm 0.1 ^b
Longitud de espinas (mm)	11.7 \pm 0.5 ^c	15.9 \pm 0.6 ^{ab}	17.8 \pm 0.7 ^a	13.3 \pm 0.8 ^{bc}	13.2 \pm 0.8 ^{bc}
Longitud de flor (mm)	50.4 \pm 0.7	50.1 \pm 0.7	49.0 \pm 0.8	50.3 \pm 0.8	49.3 \pm 0.7
Diámetro de flor (mm)	49.9 \pm 0.7	48.9 \pm 1.1	47.2 \pm 1.1	46.9 \pm 1.0	49.5 \pm 0.7
Longitud de pericarpelo (mm)	23.5 \pm 0.4	22.4 \pm 0.5	23.7 \pm 0.5	22.0 \pm 0.4	21.9 \pm 0.5
Ancho de pericarpelo (mm)	24.4 \pm 0.4 ^a	22.1 \pm 0.5 ^b	22.2 \pm 0.5 ^b	22.7 \pm 0.5 ^{ab}	23.1 \pm 0.4 ^{ab}
Ancho de segmentos externos (mm)	13.2 \pm 0.4 ^{ab}	13.3 \pm 0.3 ^a	12.0 \pm 0.4 ^b	12.5 \pm 0.3 ^{ab}	12.2 \pm 0.3 ^{ab}
Longitud de segmentos internos (mm)	26.9 \pm 0.5 ^{ab}	27.2 \pm 0.5 ^{ab}	27.8 \pm 0.5 ^a	28.5 \pm 0.5 ^a	25.9 \pm 0.4 ^b
Longitud de estilo (mm)	23.3 \pm 0.2	23.6 \pm 0.3	23.2 \pm 0.3	23.0 \pm 0.3	23.2 \pm 0.3
Diámetro de estilo (mm)	6.6 \pm 0.09	6.3 \pm 0.12	6.3 \pm 0.13	6.2 \pm 0.11	6.2 \pm 0.14
Número de lóbulos del estigma	6.8 \pm 0.2 ^{ab}	6.6 \pm 0.1 ^b	7.3 \pm 0.2 ^a	7.0 \pm 0.2 ^{ab}	7.0 \pm 0.2 ^{ab}
Longitud de fruto (mm)	43.2 \pm 0.6 ^a	37.9 \pm 0.6 ^b	40.2 \pm 0.8 ^{ab}	37.4 \pm 1.1 ^b	40.3 \pm 0.8 ^{ab}
Diámetro de fruto (mm)	35.3 \pm 0.5 ^a	30.2 \pm 0.5 ^b	34.0 \pm 0.6 ^a	33.7 \pm 0.4 ^a	34.0 \pm 0.6 ^a
Número de series espiraladas de fruto	12.4 \pm 0.2 ^b	13.6 \pm 0.3 ^a	13.0 \pm 0.3 ^{ab}	13.0 \pm 0.2 ^{ab}	13.0 \pm 0.3 ^{ab}
Longitud de semilla (mm)	4.3 \pm 0.06 ^a	4.1 \pm 0.06 ^{ab}	3.9 \pm 0.1 ^{bc}	3.7 \pm 0.09 ^c	4.1 \pm 0.08 ^{ab}
Ancho de semilla (mm)	3.5 \pm 0.07	3.4 \pm 0.08	3.5 \pm 0.07	3.3 \pm 0.07	3.3 \pm 0.06

Letras negritas indican diferencias entre promedios ($p < 0.05$) de acuerdo con la prueba de Tukey HSD.

Las variables ambientales analizadas indicaron que las temperaturas más altas se presentaron en El Molino y Los Vallejo, mientras que las más bajas fueron en Las Cajas ($F = 241.02$, $p < 0.001$). También la humedad relativa reveló diferencias estadísticas ($F = 241.02$, $p < 0.001$); para el sitio Las Cajas hubo en promedio 26% más humedad relativa que en los cuatro sitios restantes.

Análisis discriminante

El análisis discriminante explicó el 46% de la variación total en las cuatro primeras funciones discriminantes. El valor propio de la primera función discriminante explicó el 17% de la variación; las variables originales correlacionadas con esta función fueron el número de espinas, grosor de cladodio, y ancho de areola. El valor propio para la segunda función representó 13.1% de la variación. Esta función discriminante estuvo relacionada con el diámetro de tronco y diámetro de fruto. El valor propio para la tercera función explicó 9.2% de la variación. Esta función discriminante estuvo relacionada con número de series espiraladas y largo de espinas, mientras que la cuarta función explicó 6.8% de la variación y se correlacionó con el largo de areola y largo de cladodio (Cuadro 5).

Cuadro 5. Análisis discriminante entre diferentes poblaciones de *Opuntia jaliscana* con base en variables morfológicas.

Variable	Función discriminante			
	1	2	3	4
Valor propio	2.889	1.945	1.215	0.403
Variación explicada (%)	17.03	13.088	9.174	6.815
Variación explicada acumulada (%)	17.03	30.118	39.291	46.107
Correlación canónica	0.862	0.813	0.741	0.536
Variable original	Matriz de estructura			
Número de espinas	.652(*)	.286	.355	-.265
Grosor de cladodio	-.492(*)	.462	.350	-.201
Ancho de cladodio	.486(*)	.045	.028	-.160
Ancho de areola	.289(*)	.256	.165	.122
Diámetro de tronco	-.358	.428(*)	.255	.016
Diámetro de fruto	.032	.370(*)	-.354	-.159
Series espiraladas de cladodio	.079	.258	-.457(*)	.306
Largo de espinas	.282	-.145	.336(*)	-.255
Largo de areola	.156	.199	.271	.680(*)
Largo de cladodio	.167	.241	.291	.466(*)

* Mayor correlación absoluta entre cada variable y cualquier función.

El diagrama de dispersión reveló que las funciones 1 y 2 explicaron en conjunto el 30% de la variación total (Figura 4). La función discriminante 1 distribuyó hacia el lado derecho de la gráfica al sitio Los Vallejo, separándolo del resto de las poblaciones, ya que éste posee mayor número de espinas, ancho de cladodio y ancho de areola. La función discriminante 2 separó verticalmente al sitio Tierra Blanca, ya que esta población posee el mayor diámetro de tronco y de fruto.

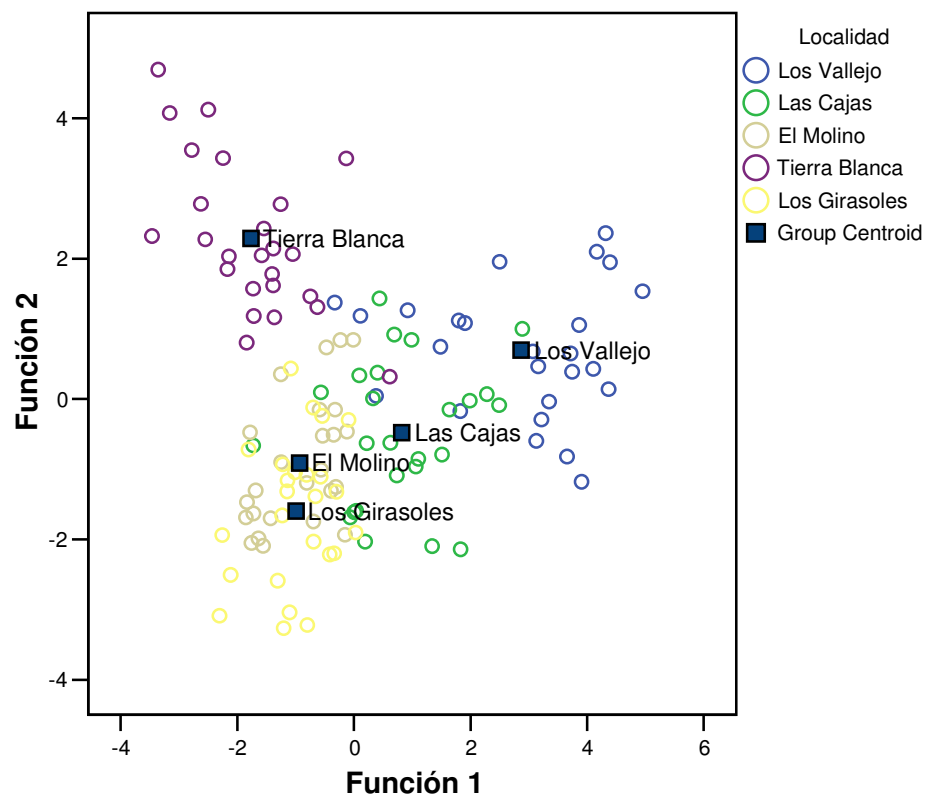


Figura 4. Diagrama de dispersión de las funciones discriminantes 1 y 2.

Análisis de membresía

El análisis de membresía general entre poblaciones (Cuadro 6) indicó que los individuos fueron clasificados correctamente en el 87% de los casos. En Tierra

Blanca el 92% de los individuos fueron clasificados de manera correcta; mientras que, el 4% fueron clasificados como pertenecientes a Los Girasoles y 4% al El Molino. Los individuos de Los Girasoles fueron clasificados correctamente en 96% de los casos y solo el 4% como parte de la población de El Molino. En Los Vallejo 80% de los individuos fueron clasificados de manera correcta, sin embargo el 4% fueron clasificados como miembros del sitio Tierra Blanca, 4% de Los Girasoles, 8% de Las Cajas y 4% del El Molino. Un patrón similar ocurrió en Las Cajas, ya que 80% de los individuos de esta población fueron clasificados correctamente, 4% fueron clasificados como pertenecientes al sitio Los Girasoles, 4% al de Los Vallejo y 12% a El Molino. Finalmente en El Molino 88% de los individuos fueron clasificados de manera correcta, 4% fueron clasificados como parte de Los Girasoles y 8% con características de los de Las Cajas.

Cuadro 6. Clasificación de los individuos de las diferentes poblaciones de *Opuntia jaliscana* con análisis discriminante.

Localidad	Pronóstico de membresía %				
	Tierra Blanca	Los Girasoles	Los Vallejo	Las Cajas	El Molino
Tierra Blanca	92	4	0	0	4
Los Girasoles	0	96	0	0	4
Los Vallejo	4	4	80	8	4
Las Cajas	0	4	4	80	12
El Molino	0	4	0	8	88

Correlación de Pearson

Para el caso de la correlación lineal de las variables se encontró una relación positiva entre el grosor de cladodio y índice de aridez. De igual forma, se encontró mayor diámetro de tronco a mayor índice de aridez. En el caso del diámetro de fruto, longitud de areola y longitud de cladodio se observa una tendencia positiva al incremento en diámetro y longitud de las características a mayor índice de aridez, sin embargo no es significativo. El resto de las variables analizadas no mostró una relación significativa (Cuadro 7).

Cuadro 7. Correlación lineal de Pearson entre las variables morfológicas significativas y el índice de aridez P/ETP.

Variable morfológica	<i>r</i>	<i>p</i>
Número de espinas	0.0342	0.7042
Grosor de cladodio	0.6771	0.0000
Ancho de cladodio	-0.2035	0.0228
Ancho de areola	0.1441	0.1088
Diámetro de tronco	0.6294	0.0000
Diámetro de fruto	0.2327	0.0090
Número de series espiraladas	-0.0117	0.8971
Longitud de espinas	-0.1531	0.0883
Longitud de areolas	0.1971	0.0276
Longitud de cladodio	0.2944	0.0009

DISCUSIÓN

El nopal tunero es una planta que presenta un gran polimorfismo. Dicha variación morfológica se observa tanto en poblaciones silvestres, de traspatio y cultivadas (Pimienta *et al.*, 1987). Gibson y Nobel (1986) argumentan que las causas de tales variaciones es el frecuente flujo genético natural entre las diferentes especies de *Opuntia*. Esta condición se da principalmente porque es común en las poblaciones naturales que coincidan los periodos de floración (Rodríguez-Zapata, 1981), lo que favorece la formación de híbridos. Además, algunas formas de nopal comparten visitantes y polinizadores florales (García, 1984).

Las características morfológicas y anatómicas han sido utilizadas comúnmente para analizar diferencias fenotípicas entre individuos de la misma especie (Muñoz-Urias *et al.*, 2008). En el género *Opuntia* el principal criterio para la clasificación y separación de especies es el morfológico (del Castillo, 1999).

En el género *Opuntia* ha sido documentado que posee una variación morfológica amplia (Bravo-Hollis, 1978; Pimienta-Barrios y Muñoz-Urias, 1995; Scheinvar, 1995; Muñoz-Urias *et al.*, 2008). En esta investigación se encontraron diferencias morfológicas entre poblaciones de la misma especie. La más notable fue el grosor del cladodio, los individuos con mayor grosor de cladodio se encontraron en el sitio Tierra Blanca. Este atributo se ha comportado como estable en otras especies de *Opuntia* (Pimienta-Barrios y Muñoz-Urias, *op. cit.*). Para este estudio, es probable

que dicho comportamiento se deba a que en este sitio llueve más que en el resto de las localidades estudiadas.

En este trabajo se encontró que los individuos de la población tipo o descrita para *O. jaliscana* (Los Girasoles, Zapotlanejo) presentó cierta variación de características con respecto a las demás poblaciones estudiadas. En los sitios con mayor humedad los cladodios fueron más largos, de acuerdo a Muñoz-Urias y colaboradores (1995), las dimensiones del cladodio podrían ser un indicador de ploidía, entonces los frutos y cladodios de mayor tamaño son más comunes en plantas de *Opuntia* poliploides (6n, 8n) que en plantas diploides. Las poblaciones también presentaron diferencias en las dimensiones de las areolas, Sudzuki-Hillis (1995) sugiere que dicha característica puede ser utilizada para identificación taxonómica.

Por otra parte, en el sitio Tierra Blanca se identificaron características asociadas a una mayor disponibilidad de agua y por lo tanto mayor humedad y fue donde se encontraron los individuos con el cladodio más grueso, los de mayor altura y diámetro del tronco. Sin embargo, no se identificaron patrones de variabilidad morfológica para el resto de las características con respecto a las características ambientales de los sitios por lo que podría deberse a la diversidad genética (Ruiz-Espinoza *et al.*, 2008).

La variación en el tamaño de la semilla en una población tiene un papel importante en los procesos de germinación y establecimiento de las plántulas (Harper y Obeid, 1967; Baloch *et al.*, 2001). Esta característica también es considerada como uno de los parámetros reproductivos más constantes de las

plantas (Fenner, 1985). En este trabajo se encontraron diferencias en el largo de la semilla. Las de Tierra Blanca fueron en promedio 22% más grandes que en el resto de las poblaciones. La variación en el tamaño de las semillas entre plantas de la misma especie puede tener un carácter adaptativo como respuesta a ambientes variables (Harper *et al.*, 1970; Janzen, 1984). Por otra parte Manasse y Stanton (1991) refieren que en el caso de *Crinum erubescens* (Amaryllidaceae) las semillas más pequeñas son generadas por autogamia, mientras que las más grandes se originan por xenogamia. Es probable que debido al aislamiento geográfico de la población de Tierra Blanca, se esté promoviendo diferenciación en la estrategia de polinización (Janzen, 1986; Young y Clarke, 2000).

El análisis discriminante con base en las características morfológicas estudiadas delimitó perfectamente tres poblaciones de *O. jaliscana* que fueron Los Girasoles, Las Cajas y El Molino. La población de Tierra Blanca muestra una tendencia de separación de las anteriores poblaciones debido principalmente al grosor de cladodio, ancho de areola, diámetro de tronco y diámetro de fruto. Por otro lado, la población de Los Vallejo también muestra una tendencia a la separación, principalmente por el número de espinas y el ancho de cladodio. La variación morfológica de *Opuntia* ha sido reportada por otros autores (Bravo-Hollis, 1978; Wallace y Fairbrothers, 1986; Pimienta-Barrios y Mauricio-Leguizamo, 1989; Pimienta-Barrios, 1994; Pimienta-Barrios y Muñoz-Urías, 1995; Scheinvar, 1995).

Schulte (2009) señaló que una de las características más sobresalientes de las plantas CAM es su capacidad para absorber y almacenar rápidamente el agua disponible. El grosor de cladodio varió con el índice de aridez evaluado con el

cociente precipitación/evapotranspiración y evidenció una relación positiva del grado de humedad de las regiones estudiadas con la cantidad de humedad recibida, estos resultados son similares a los encontrados por Ramírez-Tobías *et al.* (2014) en *Agave salmiana*, donde encontraron que el grosor de hoja de esta especie aumentó con la mayor disponibilidad de agua. Además, el diámetro del tronco también tuvo una correlación positiva; sin embargo, esta variable puede estar más asociada a la edad de la planta (Pimienta *et al.*, 2006).

Asimismo, se ha documentado que la herbivoría puede inducir cambios morfológicos en las plantas. Milewski y colaboradores (1991) reportaron un aumento en la longitud y densidad de espinas en *Acacia seyal* y *A. xanthophloea* en ramas accesibles al ramoneo de las jirafas. Este mismo fenómeno puede estar presente en la población de Los Vallejo, donde *O. jaliscana* es comúnmente utilizada como forraje por el ganado, principal actividad económica de la zona.

Las variables restantes no mostraron relación con el índice de aridez por lo que la causa de variación puede ser genética o a variables no identificadas en este trabajo.

CONCLUSIONES

El análisis multivariable para las características morfológicas en individuos de *Opuntia jaliscana* reveló cierta variabilidad de los atributos morfológicos vegetativos y reproductivos en las poblaciones estudiadas. En general, las poblaciones que compartieron características vegetativas y reproductivas similares fueron Los Girasoles, El Molino y Las Caja, mientras que las plantas en Los Vallejo mostraron divergencia en las características del número de espinas, ancho de cladodio y ancho de areola; y Tierra Blanca en diámetro de tronco y diámetro de fruto.

El análisis discriminante de las características morfológicas vegetativas y reproductivas evidenció una tendencia de la población de Tierra Blanca a separarse del resto de las poblaciones por efecto de la humedad, debido a que se encontró que algunas variables se correlacionaron con el índice de aridez.

Por otro lado, la población de Los Vallejo muestra una variación morfológica influenciada por la herbivoría, como lo es el mayor número de espinas en cladodio y la menor altura en individuos.

Sin embargo, la causa de variación del resto de las características morfológicas es aún desconocida. Es importante profundizar en las causas de la variación morfológica dentro de la especie. Sería interesante explorar la posibilidad de la hibridación con otras especies del mismo género, así como hacer estudios de ploidía en las poblaciones, ya que este fenómeno suele presentarse y con frecuencia

ser el factor principal de fuente de variación en los atributos considerados en el presente trabajo.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Alanís, G.J. y C.G. Velazco. 2008. Importancia de las cactáceas como recurso natural en el noreste de México. *Ciencia UANL* 11(1): 5-11.
- Anderson, E.F. 2001. *The cactus family*. Timber Press, Portland, EUA. 776 pp.
- Arakaki, M., P.A. Christin, R. Nyffeler, A. Lendel, U. Eggli, R.M. Ogburn, E. Spriggs, M.J. Moore, y E.J. Edwards. 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108(20): 8379-8384.
- Arreola-Nava, H.J. 1996. Contribución al conocimiento de las cactáceas de los municipios de Ojuelos y Lagos de Moreno, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala. Tlanepantla, Edo. De México. 143 pp.
- Benson, L.D. 1982. *The cacti of the United States and Canada*. Stanford University Press, Stanford, California, USA. 1044 pp.
- Baloch, H.A., A.D. Tomasso y A.K. Watson. 2001. Intrapopulation variation in *Abutilon theophrasti* seed mass and its relationship to seed germinability. *Seed Science Research* 11(4): 335-343.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México*. Vol 1, 2ª edición. UNAM. México, D.F. 719 pp.

- del Castillo, R.F. 1999. Exploración preliminar sobre los sistemas de cruzamiento en *Opuntia*. En: J.R. Aguirre, J.A. Reyes-Agüero (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, México pp. 360-389.
- Ellstrand, N.C. y D.R. Elam. 1993. Population genetic consequences of small population size: implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217-242.
- Fenner, M. 1985. *Seed ecology*. Chapman and Hall, Nueva York, E.U.A. 151 pp.
- García, S.R. 1984. Patrones de polinización y fenología floral en poblaciones de *Opuntia* spp., en San Luis Potosí y Zacatecas. Tesis profesional, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 128 pp.
- Gastó, C.J., C.R. Nava y J.J. López. 1981. Proceso de carga y descarga frutal en poblaciones naturales de *Opuntia streptacantha* Lemaire. Monografía Técnico-Científica. Vol. 7. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro. pp. 170-216.
- Gibson A.C. y P.S. Nobel. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 286 pp.
- González, A., M.E. Riojas y H.J. Arreola. 2001. *El género Opuntia en Jalisco: Guía de campo*. Universidad de Guadalajara, México. 135 pp.
- González-Elizondo, M., M.S. González-Elizondo, L. Ruacho-González y M. Molina-Olvera. 2011. *Pinus maximartinezii* Rzed. (Pinaceae), primer registro para

- Durango, segunda localidad para la especie. *Acta Botánica Mexicana* 96: 33-48.
- Guzmán, U., S. Arias y 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 pp.
- Hair, J.F., R.E. Anderson, R.L. Tatham y W.C. Black. 1999. *Análisis multivariante*. Prentice Hall. Madrid, España. 832 pp.
- Harper, J.L. y M. Obeid. 1967. Influence of Seed Size and Depth of Sowing on the Establishment and Growth of Varieties of Fiber and Oil Seed Flax. *Crop Science* 7: 527-532.
- Harper, J.L., P.H. Lovell y K.G. Moore. 1970. The Shapes and Sizes of Seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 327-356.
- Herskovitz, M.A. y E.A. Zimmer. 1997. On the evolutionary origins of the cacti. *Taxon* 46(2): 217-232.
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2010. *Compendio de información geográfica municipal 2010*. México.
- Janzen, D.H. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores foliage in the fruit. *The American Naturalist* 123(3): 338-353.
- Janzen, D.H. 1986. Chihuahuan Desert nopaleras: defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 595-636.

- Manasse, R.S. y M.L. Stanton. 1991. The Influence of the Mating System on Seed Size Variation in *Crinum erubescens* (Amaryllidaceae). *Evolution* 45(4): 883-890.
- Milewski, A.V., T.P. Young y D. Madden. 1991. Thorns as induced defenses: experimental evidence. *Oecologia* 86: 70-75.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Muños-Urias, A., A. García-Velázquez y E. Pimienta-Barrios. 1995. Relación entre el nivel de ploidía y variables anatómicas y morfológicas en especies silvestres y cultivadas de nopal tunero (*Opuntia* spp.). En: Pimienta-Barrios, E., C. Neri-Luna, A. Muñoz-Urias, F.M. Huerta-Martínez (Comps.), *Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal, 6to Congreso Nacional y 4to Congreso Internacional*, pp. 7-11, Universidad de Guadalajara, Guadalajara.
- Muñoz-Urias, A., G. Palomino-Hasbach, T. Terrazas, A. García-Velázquez y E. Pimienta-Barrios. 2008. Variación anatómica y morfológica en especies y entre poblaciones de *Opuntia* en la porción sur del desierto Chihuahuense. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 83: 1-11.
- Nobel, P.S. 1978. Surface temperature of cacti – influences of environmental and morphological factors. *Ecology* 59(5): 986-995.
- Nobel, P.S. 1988. *Environmental Biology of Agaves and Cacti*. Cambridge University Press, Cambridge, R.U. 284 pp.

- Nobel, P.S. 1996. Responses of some North American CAM plants to freezing temperatures and doubled CO₂ concentrations: implications of global climate change for extending cultivation. *Journal of Arid Environments* 34: 187-196.
- Pimienta, E., A. Muñoz, B.C. Ramírez y L. Méndez. 2006. *Desarrollo vegetal*. Universidad de Guadalajara, Jalisco, México. 329 pp.
- Pimienta-Barrios, E. 1994. Prickly pear (*Opuntia* spp.): a valuable fruit crop for the semi-arid lands of Mexico. *Journal of Arid Environments* 28:1-11.
- Pimienta-Barrios, E., A. Delgado-Alvarado y R. Mauricio-Leguizano. 1987. Evaluación de la variación en formas de Nopal (*Opuntia* spp.) tunero en la Zona Centro de México. *Strategies for Classification and Management of Native Vegetation for Food Production in Arid Zones*. USDA/RM/SARH/INIFAP General Technical Report RM-150. pp. 82-86.
- Pimienta-Barrios E. y R. Mauricio-Leguizamo. 1989. Variación en componentes del fruto maduro entre formas de nopal (*Opuntia* spp.) tunero. *Revista Fitotecnia Mexicana* 12:183-196.
- Pimienta-Barrios E. y A. Muñoz-Urias. 1995. Domestication of opuntias and cultivated varieties. *En: Barbera G., P. Inglese, E. Pimienta-Barrios (Eds.), Agro-ecology, Cultivation and Uses of Cactus Pear*. FAO, Plant Production and Protection Paper, Roma. p. 58-61.
- Portillo, M. L. y A. L. Viguera. 2006. A Review on the Cochineal Species in Mexico, Hosts and Natural Enemies. *Acta Horticulturae* 728:249-256.

- Rebman, J.P. y D.J Pinkava. 2001. *Opuntia* cacti of North America – an overview. *Florida Entomologist* 84(4): 474-483.
- Reyes-Agüero, J.A., J.R. Aguirre-Rivera y H.M. Hernández. 2005. Systematic notes and a detailed description of *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. (Cactaceae). *Agrociencia* 39(4): 395-408.
- Ramírez-Tobías, H.M., C.B. Peña-Valdivia y J.R. Aguirre. 2014. Respuestas bioquímico-fisiológicas de especies de *Agave* a la restricción de humedad. *Botanical Sciences* 92(1): 131-139.
- Rodríguez-Zapata, O. 1981. Fenología reproductiva y aporte de frutos y semillas en dos nopaleras del Altiplano Potosino-Zacatecano. Tesis profesional, Universidad Autónoma de Nuevo León, México. 91 pp.
- Ruiz-Espinoza, F.H., J.F. Alvarado-Mendoza, B. Murillo-Amador, J.L. García-Hernández, R. Pargas-Lara, J.D. Duarte-Osuna, F.A. Beltrán-Morales y L. Fenech-Larios. 2008. Rendimiento y crecimiento de nopalitos de cultivares de nopal (*Opuntia ficus-indica*) bajo diferentes densidades de plantación. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 1:3-14.
- Scheinvar, L. 1995. Taxonomy of utilized *Opuntia*. En: Barbera, G., P. Inglese, y E. Pimienta-Barrios (Eds.). *Agro-ecology, Cultivation and Uses of Cactus Pear*. FAO, Plant Production and Protection Paper, Roma. pp. 20-27.
- Schulte, P.J. 2009. Water transport processes in desert succulent plants. En: De la Barrera E. y W.K. Smith (Eds.). *Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology: A tribute to Park S. Nobel*, pp. 39-55, Universidad Autónoma

- Nacional de México, Centro de Enseñanza para Extranjeros, Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Campus Morelia, México, D.F.
- Servicio Meteorológico Nacional (SMN). 2012. *Normales Climatológicas por Estación para el Estado de Jalisco*. Comisión Nacional del Agua (CONAGUA), México.
- Starmer, W.T., R.A. Schmedicke y M.A. Lachance. 2003. The origin of cactus-yeast community. *Federation of European Microbiological Society Yeast Research* 3: 441-448.
- StatSoft, 2004. STATISTICA (data analysis software system). Versión 7. StatSoft, Tulsa, Oklahoma, EUA.
- Sudzuki-Hillis, F. 1995. Anatomy and morphology. *En: Barbera, G., P. Inglese, E. Pimienta-Barrios (Eds.). Agro-ecology, Cultivation and Uses of Cactus Pear*. FAO, Plant Production and Protection Paper 132, Roma. pp. 20-27.
- United Nations Environment Programme (UNEP), 1992. World Atlas of Desertification. Nairobi, Kenya. 182 pp.
- Wallace, R.S. y D. Fairbrothers. 1986. Isoelectrically focussed seed proteins of populations of *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. (Cactaceae). *Biochemical Systematics and Ecology* 14:365-369.
- Young, A.G. y G.M. Clarke. 2000. *Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 438 pp.
- Zamudio, S. y R. Galván. 2011. La diversidad vegetal del estado de Guanajuato, México. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes* 27: 1-103.

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Localización y características geográficas de las poblaciones de estudio de <i>Opuntia jaliscana</i> . (INEGI, 2010).....	13
Cuadro 2. Tipo de clima y sus características en las poblaciones de estudio de <i>Opuntia jaliscana</i> . (SMN, 2012).....	14
Cuadro 3. Características morfológicas vegetativas y reproductivas de <i>O. jaliscana</i> , registradas en cinco poblaciones silvestres.	16
Cuadro 4. Promedios de variables morfológicas (\pm EE) de <i>Opuntia jaliscana</i> registradas en cinco poblaciones.	22
Cuadro 5. Análisis discriminante entre diferentes poblaciones de <i>Opuntia jaliscana</i> con base en variables morfológicas.	24
Cuadro 6. Clasificación de los individuos de las diferentes poblaciones de <i>Opuntia jaliscana</i> con análisis discriminante.....	26
Cuadro 7. Correlación lineal de Pearson entre las variables morfológicas significativas y el índice de aridez P/ETP.	27

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Cladodio y flor de <i>Opuntia jaliscana</i> en la población tipo (Zapotlanejo).....	11
Figura 2. Mapa de distribución de las poblaciones de estudio en el estado de Jalisco.	12
Figura 3. Segmentos internos (a) y externos (b) de una flor de <i>Opuntia jaliscana</i>	20
Figura 4. Diagrama de dispersión de las funciones discriminantes 1 y 2.	25