

Variación morfológica en *Opuntia jaliscana* (Cactaceae)

Edgar Noel López-Borja¹, Rosa de Lourdes Romo-Campos^{1*}, Hilda Julieta Arreola-Nava²,
Alejandro Muñoz Urias³ & Sofia Loza-Cornejo⁴

¹ Dpto. de Ciencias Ambientales, Centro Univ. de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Univ. de Guadalajara, Guadalajara, México; rlrc.cucba@gmail.com

² Dpto. de Botánica y Zoología, Centro Univ. de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Univ. de Guadalajara, Guadalajara, México

³ Dpto. de Ecología, Centro Univ. de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Univ. de Guadalajara, Guadalajara, México

⁴ Laboratorio de Fisiología Vegetal, Centro Univ. de Lagos, Univ. de Guadalajara, Guadalajara, México

Resumen

López-Borja, E.N., Romo-Campos, R.L., Arreola-Nava, H.J., Muñoz Urias, A. & Loza-Cornejo, S. 2017. Variación morfológica en *Opuntia jaliscana* (Cactaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 74(1): e058.

En este estudio se describe la variación morfológica de *Opuntia jaliscana* en 5 poblaciones del estado de Jalisco (México). Se seleccionaron las poblaciones a lo largo de un gradiente ambiental de aridez y se midieron 61 caracteres vegetativos y reproductivos de 25 individuos por población. Los caracteres cuantitativos se analizaron de forma independiente mediante una prueba de ANDEVA de una vía utilizando como factor de variación el sitio. Posteriormente se realizó un análisis discriminante. Los resultados revelaron que el análisis discriminante explicó el 46% de la variación total en las cuatro primeras funciones discriminantes. El análisis de asignación 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 demostró una relación positiva para grosor de cladodio y diámetro de tronco. La población de Tierra Blanca mostró tendencia hacia la separación por variaciones en el grosor del cladodio y tamaño del fruto, caracteres que podrían estar relacionados a la plasticidad fenotípica de los individuos mayor disponibilidad de agua, mientras que en Los Valles la separación podría ser debido al manejo y aprovechamiento. El resto de las poblaciones exhibió cierta variabilidad morfológica, pero sin tendencias a la separación.

Palabras clave: Análisis discriminante, aridez, cactáceas, gradiente ambiental.

ORCID ID: E.N. López-Borja (<http://orcid.org/0000-0003-2737-1242>); R.L. Romo-Campos (<http://orcid.org/0000-0002-4064-7971>); H.J. Arreola-Nava (<http://orcid.org/0000-0003-2457-9734>); A. Muñoz Urias (<http://orcid.org/0000-0003-0828-9729>); S. Loza-Cornejo (<http://orcid.org/0000-0003-2253-1200>).

Recibido: 30-IX-2015; **aceptado:** 10-I-2016; **publicado online:** 26-VI-2017; **editor asociado:** Javier Fuertes.

Copyright: © 2017 CSIC. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-Non Commercial (by-nc) Spain 3.0 License.

INTRODUCCIÓN

La familia Cactaceae Juss. es un importante componente florístico de las zonas áridas y semiáridas de América (Arreola-Nava, 1996). Comprende unas 1.500-1.800 especies y tiene una distribución geográfica amplia en México. Son plantas suculentas con adaptaciones morfológicas y fisiológicas que les permiten desarrollarse en ambientes con escasez de agua (Nobel, 1996). Dentro de esta familia se encuentra el género *Opuntia* Mill. s.str. con 189 especies reconocidas (Anderson, 2001). En México hay 83 especies de *Opuntia* (Guzmán & al., 2003) —distribuidas

Abstract

López-Borja, E.N., Romo-Campos, R.L., Arreola-Nava, H.J., Muñoz Urias, A. & Loza-Cornejo, S. 2017. Morphological variation in *Opuntia jaliscana* (Cactaceae). *Anales Jard. Bot. Madrid* 74(1): e058.

The aim of this study was to describe morphological variations of *Opuntia jaliscana* in 5 wild populations in the state of Jalisco (Mexico). Populations were selected along an environmental aridity gradient, and 61 vegetative and reproductive characters from 25 individuals were measured per population. Quantitative characters were analyzed independently by a one-way ANOVA test using the site as variation factor. Subsequently, a discriminant analysis was performed. The discriminant analysis results showed that the 46% of the total variation was explained by the first four discriminant functions. The analysis of overall membership between populations indicated that individuals were correctly classified in 87% of cases. Pearson linear correlation between the most significant variables and the aridity index, showed a positive relationship to cladode thickness and diameter of the trunk. The population from Tierra Blanca shows an outlier behavior because of variation in cladode thickness and fruit size, which might be related to plasticity of individuals to have a greater availability of water, while in Los Valles the separation might be due to selection by management and use. The remaining populations exhibited some morphological variability without separation.

Keywords: Aridity, Cactaceae, discriminant analysis, environmental gradient.

principalmente por regiones semiáridas, bosques húmedos, pastizales y bosques tropicales—, de las que 29 viven en el estado de Jalisco (González & al., 2001). Este género muestra una marcada variación morfológica inter e intra-específica (Muñoz & al., 2008) y la presencia de híbridos y poliploides es frecuente (Pinkava & al., 1973; Gibson & Nobel, 1986), lo que genera confusión en su taxonomía (Bravo-Hollis, 1978; Scheinvar, 1995). Aunado a lo anterior, *Opuntia* es un género aprovechado por el hombre, y por tanto sometido a selección, lo cual ha generado numerosas variedades de cultivo cuyo origen es

* Autor para la correspondencia

difícil establecer (Nobel, 1994). La taxonomía de las cactáceas y, en particular, del género *Opuntia*, es compleja debido a que estas plantas se encuentran en un proceso activo de especiación (Bravo-Hollis, 1978). Además, la constante hibridación, tanto natural como artificial, y la inherente plasticidad fenotípica de este género, hacen difícil la delimitación de especies (Nobel, 1978); todo esto además sumado a la escasez de trabajos sobre las causas de la variación morfológica de las mismas.

En los últimos años se ha observado una pérdida de poblaciones de nopaleras silvestres debido a una fragmentación de su hábitat causada por el aumento poblacional y las actividades agropecuarias (Gastó & al., 1981; Janzen, 1986, López-García & al., 2003). Este aislamiento puede tener como consecuencia un incremento de la pérdida de genotipos, la reducción del flujo genético entre poblaciones y la deriva génica, lo que promueve la diferenciación entre poblaciones (Ellstrand & Elam, 1993; Young & Clarke, 2000). En el género *Opuntia* es común la variación en el hábito de crecimiento, en la temporada de presentación de las fases fenológicas vegetativas y reproductivas, en la forma, el color, el peso y la composición química del fruto (Wallace & Fairbrothers, 1986; Pimienta-Barrios & Mauricio-Leguizamo, 1989; Pimienta-Barrios, 1994), así como en los niveles de ploidía (Muñoz-Urías & al., 1995).

Algunos autores (Rebman & Pinkava, 2001) mencionan que la variabilidad morfológica en especies de *Opuntia* está influenciada por presiones ambientales. Por ejemplo, Benson (1982) observó que *O. macrorhiza* Engelm. muestra variaciones morfológicas correlacionadas debido al cambio del ambiente natural al de cultivo. Muñoz-Urías & al. (2008) encontraron variabilidad tanto en caracteres anatómicos como morfológicos entre poblaciones silvestres de *O. cantabrigiensis* Lynch, *O. leucotricha* DC., *O. rastrera* F.A.C. Weber y *O. streptacantha* Lem., debida a cambios en la densidad poblacional; destacan las variables: profundidad de la cripta estomáca, grosor de cutícula, altura del tallo, número de espinas adpresas por aréola, número de espinas por aréola de menos de 1 cm, grosor del parénquima, grosor del cladodio, grosor de la epidermis, número de líneas de aréolas por cara del cladodio, entre otros. Por otro lado, Romo-Campos & al. (2010) estudiaron las diferencias en la germinación y las características de las semillas de diversas poblaciones de *Opuntia* debidas a variaciones ambientales en un gradiente del Altiplano Mexicano. Así como se han registrado caracteres morfológicos y anatómicos variables en diversas poblaciones de *Opuntia*, otros han sido considerados estables; tal es el caso del grosor del cladodio, la anchura de los estomas, la densidad estomáca y el grosor del colénquima, establecidos por Ramírez & Pimienta-Barrios (1995).

Opuntia jaliscana Bravo fue originalmente descrita por H. Bravo en 1972 en el municipio de Zapotlanejo, Jalisco. Su distribución abarca la parte noroccidental de México y ha sido citada de Jalisco, Michoacán (Bravo-Hollis, 1978), Guanajuato (Zamudio & Galván, 2011) y Durango (González-Elizondo & al., 2011). Su distribución geográfica en el estado de Jalisco está restringida a la región semiárida de la Altiplanicie Meridional (Reyes-Agüero & al., 2005) y a la Sierra de Tapalpa, una región,

esta última, con mayor precipitación. Dichas poblaciones poseen una gran variación morfológica, lo que ha causado confusión con *O. tomentosa* Salm-Dyck (González & al., 2001). Salvo la descripción original de la especie y la descripción de Arreola-Nava (1996) para plantas que se distribuyen en la región de Lagos de Moreno y Ojuelos, donde se consideró a *O. jaliscana* como sinónimo de *O. ictérica* Griffiths, no hay más estudios sobre sus características. La elección para el estudio de esta especie obedeció al hecho de que es endémica del centro-occidente de México y su rango de distribución va desde ambientes áridos hasta subhúmedos, al noreste de Jalisco, donde es dominante en la fisonomía del matorral xerófilo; *O. jaliscana* también se encuentra en regiones con mayor humedad con bosque de encino-pino al suroeste de Jalisco (Rzedowski, 1978). Los estudios sobre la variabilidad morfológica de las especies de *Opuntia* coadyuvan al esclarecimiento de sus problemas taxonómicos y por lo tanto a dilucidar su filogenia. Por lo anterior, la presente investigación podría aportar conocimiento sobre la plasticidad fenotípica en poblaciones silvestres de esta especie de *Opuntia*. Este trabajo ha tenido como objetivo el estudio de la variabilidad morfológica en poblaciones de *O. jaliscana*, bajo el supuesto de que esta es debida a diferencias ambientales. Consecuentemente, se plantearon las siguientes preguntas: 1) ¿Se debe la variación observada en las poblaciones de *O. jaliscana* a diferencias en su distribución geográfica?; 2) ¿cuáles son los caracteres morfológicos que componen dicha variación?; 3) ¿cuáles son los factores ambientales que pudieran estar determinando estas diferencias?

MATERIAL Y MÉTODOS

Descripción de O. jaliscana

Opuntia jaliscana está clasificada dentro de *O. subgen. Opuntia* y *O. ser. Macdougalianae* Britton & Rose. Es una planta arborescente, con tronco definido y ramificación abundante, hasta de 4 m de altura. Artículos angostamente oblongos de 20 cm de longitud y 8 a 9 cm de anchura, de un verde claro, muy pubescentes y algo tuberculados. Aréolas más bien numerosas, distantes entre sí 2,5 cm, pequeñas, de circulares a piriformes, de 1,5-2 mm de longitud, circundadas por un angosto margen negruzco con escaso fieltro bayo y glóquidas cortas, amarillas. Espinas 1-3, amarillas, cortas, de 5-15 mm de longitud, algo aplanadas, porrectas o dirigidas oblicuamente hacia arriba. Flores en la terminación de los artículos y también en la superficie plana, de un rojizo anaranjado; filamentos interiores amarillos, los exteriores rojizos; anteras de color crema; estilo de un rojo intenso; lóbulos del estigma 7, al principio verdosos, después de un color crema rojizo; pericarpelo angostamente obovado, pubescente, de 3 × 2 cm, provisto solo hacia el ápice de numerosas aréolas circulares, con fieltro de un bayo oscuro y glóquidas muy cortas, sin espinas (Bravo-Hollis, 1978). La importancia económica de *O. jaliscana* reside en su uso como hospedera de la grana cochinilla (*Dactylopius coccus*), así como por el consumo regional de sus frutos y sus cladodios tiernos como verdura (Portillo & Vigueras, 2006).

Descripción del área de estudio

La zona de estudio se localiza en el estado de Jalisco, en México (Fig. 1). En esta región se eligieron 5 poblaciones en sitios que presentan un gradiente ambiental de humedad y que van desde el centro al noreste del estado; 4 de estas poblaciones se distribuyen en la parte suroeste del Altiplano Mexicano, con clima semi-seco cálido, y la quinta población al noreste de la Sierra de Tapalpa, en un ambiente más húmedo y templado (SMN, 2012; Tabla 1). Los sitios de muestreo se ubicaron según su

tamaño poblacional y estado de conservación. La vegetación dominante en los sitios del Altiplano Mexicano —Los Girasoles, Los Vallejo, Las Cajas y El Molino— es matorral xerófilo con plantas arbustivas y suculentas llamadas localmente nopaleras (Miranda & Hernández, 1963), que son típicas de zonas áridas y semiáridas (Rzedowski, 1978; INEGI, 2010). En el sitio Tierra Blanca la vegetación es un ecotono entre selva baja caducifolia y bosque de pino (Miranda & Hernández, 1963). En todas las poblaciones el uso de suelo predominante es la agricultura y la ganadería (INEGI, 2010).



Fig. 1. Ubicación de los sitios de muestreo de 5 poblaciones de *O. jaliscana* en el estado de Jalisco (México).

Tabla 1. Localización y características climáticas de las poblaciones estudiadas de *O. jaliscana* (INEGI, 2010; SMN, 2012).

Localidad	Altitud (m s.n.m.)	Latitud / Longitud	Relieve	Geología	Tipo de suelo	Clima	PP (mm)	TP (°C)	T Max (°C)	T Mín (°C)
Tierra Blanca, Atemajac de Brizuela	2.178	20°10'N 103°44'O	Llanura	Ígnea extrusiva	Vertisol	Cwb	979,6	15,9	30,2	0,5
Los Girasoles, Zapotlanejo	1.707	20°42'N 102°57'O	Valle	Ígnea extrusiva	Phaeozem	Cwa	879,7	20,2	37,0	1,8
Los Vallejo, Jalostotitlán	1.853	21°10'N 102°28'O	Meseta	Sedimentaria	Phaeozem	Cwa	684,7	18,4	37,4	-2,5
Las Cajas, Lagos de Moreno	1.951	21°18'N 102°05'O	Lomerío	Sedimentaria	Regosol	BSk	615,7	17,7	35,5	-2,8
El Molino, Lagos de Moreno	1.958	21°27'N 101°48'O	Lomerío	Sedimentaria	Planosol	BSh	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 y separadas entre sí por una distancia de, por lo menos, 10 m. Además, cada individuo se referenció geográficamente mediante un equipo GPS —Garmin, modelo etrex 20—, con la finalidad de poder localizarlos, identificarlos a través de sus fases fenológicas y recolectar flores y frutos. Se midieron y registraron un total de 61 características morfológicas (Tabla 2). Estos atributos se definieron de acuerdo con los formatos presentados por Arreola-Nava (1996) y Muñoz-Urias & al. (2008), modificados y tras descartar los caracteres cualitativos. Las características morfológicas se midieron con una cinta métrica y para las menores de diez centímetros se utilizó un calibre de Vernier digital. Para las mediciones de los caracteres vegetativos se escogieron cladodios maduros que tuvieran primordios florales o frutos. Todas las mediciones se hicieron *in situ*, a excepción de los atributos de semillas.

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 detectaron diferencias estadísticas se utilizó la prueba de comparaciones múltiples de Tukey — $\alpha = 0,05$ —. Todos los análisis se realizaron con el paquete estadístico STATISTICA 7 (StatSoft, 2004). Además se realizó un análisis discriminante múltiple utilizando el programa SPSS 10 para determinar si había diferencias entre poblaciones aisladas a través de características morfológicas. Esta técnica se utilizó para buscar funciones discriminantes que maximizaran los contrastes entre los grupos y determinaran su posible separación. Además, se llevó a cabo un análisis de asignación, el cual predice la entidad de cada individuo de acuerdo con sus puntuaciones discriminantes y las compara con las entidades reales, en este caso poblaciones, como medida de efectividad del análisis (Hair & al., 1999).

Después del 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 (UNEP, 1997).

$$\text{Índice de aridez} = \frac{P}{ETP}$$

Donde P es la precipitación media anual y ETP es la evapotranspiración potencial.

RESULTADOS

Las variables ambientales analizadas indicaron que las temperaturas más altas se presentaron en El Molino y Los Vallejo, mientras que la más baja se registró 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 un 26% más de humedad relativa que en los cuatro sitios restantes.

Tabla 2. Características morfológicas vegetativas y reproductivas de *O. jaliscana*, registradas en cinco poblaciones silvestres.

Características vegetativas	Características reproductivas
<i>Tallo</i>	<i>Flores</i>
Forma del individuo	Sexo
Altura de la planta (m)	Color de tépalo
Color de epidermis de tronco	Longitud (mm)
Diámetro de tronco (cm)	Diámetro en antesis (mm)
Espinas en tronco (sí/no)	<i>Pericarpelo</i>
<i>Cladodios</i>	Forma
Forma	Longitud (mm)
Longitud (cm)	Anchura (mm)
Anchura (cm)	Textura de epidermis
Grosor (mm)	<i>Segmentos externos</i>
Color	Forma
Distancia entre aréolas (mm)	Longitud (mm)
Número de series espiraladas	Anchura (mm)
Textura de epidermis	Color
<i>Aréolas</i>	<i>Segmentos internos</i>
Forma	Forma
Longitud (mm)	Longitud (mm)
Anchura (mm)	Anchura (mm)
Textura del borde	Color
Presencia de lana (sí/no)	<i>Estilo</i>
Forma de glóquida	Longitud (mm)
Longitud de glóquida (mm)	Diámetro (mm)
Color de glóquidas	Color
<i>Espinas</i>	Número de lóbulos del estigma
Ubicación de espinas	<i>Estambres</i>
Número de espinas	Color de filamento
Forma de espina	Color de antera
Longitud (mm)	<i>Frutos</i>
Color	Forma
Dirección	Longitud (mm)
Presencia de pelos o cerdas (sí/no)	Diámetro (mm)
	Color externo
	Color pulpa
	Número de series espiraladas
	Color de glóquida
	<i>Semillas</i>
	Forma
	Longitud (mm)
	Anchura (mm)
	Color

Se presentaron diferencias entre las poblaciones de *O. jaliscana* debido a sus variaciones morfológicas (Tabla 3). Todos los individuos muestreados presentaron un tronco definido y una corteza de un color café grisáceo. Sin embargo, se encontró que las plantas del sitio Tierra Blanca son las más altas — $H = 53,83$, $p < 0,001$ — y tienen los troncos de mayor diámetro — $H = 50,56$, $p < 0,001$ —. Algunas características morfológicas presentaron variación entre poblaciones. Los cladodios del sitio El Molino

Tabla 3. Promedios de variables morfológicas (\pm EE) de *O. jaliscana* registradas en 5 poblaciones. [La negrita indica diferencias entre promedios ($p < 0,05$) de acuerdo con la prueba de Tukey HSD.]

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 \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 \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
Anchura 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 \pm 0,3 ^{bc}
Distancia entre aréolas (mm)	25,9 \pm 0,7	25,8 \pm 0,6	27,8 \pm 0,6	27 \pm 0,7	25,4 \pm 0,7
Número de series espiraladas	16,5 \pm 0,3 ^a	14 \pm 0,3 ^b	15,9 \pm 0,4 ^a	17,1 \pm 0,3 ^a	15,9 \pm 0,3 ^a
Longitud de aréola (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
Anchura de aréola (mm)	2 \pm 0,05 ^b	1,9 \pm 0,08 ^{bc}	2,3 \pm 0,05 ^a	2 \pm 0,07 ^b	1,7 \pm 0,05 ^c
Número de espinas	2,1 \pm 0,1 ^b	2 \pm 0,1 ^b	3,9 \pm 0,2 ^a	2,2 \pm 0,1 ^b	1,7 \pm 0,1 ^b
Longitud de espina (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 \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	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 \pm 0,4	21,9 \pm 0,5
Anchura 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}
Anchura de segmento externo (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 segmento interno (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 \pm 0,2 ^{ab}	7 \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 \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 \pm 0,2 ^{ab}	13 \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}
Anchura 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

tuvieron una longitud de un 14% menos que el promedio de los del resto de las poblaciones. — $F = 36,22$, $p < 0,01$ —. Las plantas del sitio Tierra Blanca tienen los cladodios más gruesos — $F = 36,22$, $p < 0,001$ —, que en promedio fueron un 32.5% que los demás sitios. En el sitio Los Vallejo se presentan los cladodios más anchos, un 24% mayores que los de Tierra Blanca; estos últimos son los más angostos de todas las poblaciones — $H = 42,05$, $p < 0,001$ — (Tabla 3).

En Los Girasoles se encontraron los cladodios con menor número de series espiraladas — $H = 36,03$, $p < 0,001$ —, que fueron en promedio un 4% menores que en el resto de las poblaciones (Tabla 3). La forma de los cladodios también varía: en Tierra Blanca, Los Girasoles y los Vallejo son oblongos, en contraste con los de Las Cajas y El Molino, obovados. Todas las poblaciones mostraron cladodios con la misma tonalidad de verde y con epidermis tomentosa.

En todos los sitios se registraron aréolas de forma piri-forme, glabras y sin lana. Pero en el sitio El Molino tuvieron la menor longitud — $F = 12,55$, $p < 0,001$ —, en promedio un 21% menores que el resto de las poblaciones; en el sitio Los Vallejo se encontraron las aréolas más anchas — $F = 12,96$, $p < 0,001$ —, en promedio un 17.4% mayores que en el resto de los sitios. Las espinas más largas 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 — $H = 11,55$, $p < 0,05$ —, en promedio un 49% más que en el resto de las poblaciones (Tabla 3). En todos los individuos las espinas son amarillentas, de forma acicular y dirección porrecta.

En todas las poblaciones las flores resultaron ser hermafroditas y anaranjadas. Sin embargo, en el sitio Tierra Blanca se detectó una tendencia a que las flores fueran más anchas — $F = 10,33$, $p > 0,07$ — y más largas — $F = 2,93$, $p > 0,06$ —. Los pericarpelos más largos se encontraron en Tierra Blanca y en Los Vallejo — $H = 11,55$, $p < 0,05$ —. En el sitio Tierra Blanca se encontraron los pericarpelos más anchos — $H = 13,82$, $p < 0,01$ —, un 9% más anchos que los de Los Girasoles y Los Vallejo (Tabla 3). Todos los individuos presentaron pericarpelos de forma campanulada y epidermis tomentosa.

Los segmentos internos más largos resultaron ser los de las flores de las plantas de Las Cajas y Los Vallejo — $H = 14,38$, $p < 0,01$ — que, en promedio, fueron un 8% más largos que en el Molino. Por otro lado, los segmentos externos más anchos se encontraron en Los Girasoles — $H = 10,44$, $p < 0,05$ —, un 10% más anchos que en las plantas en Los Vallejo; estos últimos además fueron los más angostos de todas las poblaciones (Tabla 3). En todos los individuos los segmentos internos tienen forma oblanceolada, con

ápice obtuso y de color salmón con orillas anaranjadas, mientras que los externos tienen forma espatulada, con ápice mucronado y de un rosa intenso. El estilo es de color salmón en todos los casos. Los individuos de Los Vallejo presentaron un 10% más de lóbulos estigmáticos — $H = 10,18$, $p < 0,05$ —, en contraste con los de Los Girasoles, que registraron el menor número (Tabla 3). Por otra parte los estambres en todas las poblaciones tienen filamentos de color durazno y anteras de color crema.

En las plantas del sitio Tierra Blanca se encontraron los frutos más largos — $F = 11,36$, $p < 0,001$ —, que fueron un 13% más largos en contraste con los de Los Girasoles y Las Cajas, donde se encontraron los más cortos. Los Vallejo y El Molino mostraron una longitud del fruto intermedia. Mientras que en Los Girasoles se registraron los frutos de menor diámetro — $F = 14,16$, $p < 0,001$ —, que en promedio fueron un 12% más pequeños que en los demás sitios. En Los Girasoles se encontró el mayor número de series espiraladas por fruto — $H = 10,11$, $p < 0,05$ —, un 9% más que en Tierra Blanca, donde se presentó el menor número (Tabla 3). Las poblaciones restantes son intermedias en lo relativo a 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 cuanto a su forma redonda y color crema en todas las poblaciones. Sin embargo, se encontraron diferencias estadísticas en la longitud: las plantas del sitio Tierra Blanca tienen las semillas más largas — $F = 6,83$, $p < 0,001$ — y en Las Cajas se registraron las más pequeñas (Tabla 3).

Análisis discriminante

El análisis discriminante explicó el 46% de la variación total con las 4 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, el grosor de cladodio, y la anchura de aréola. El valor propio para la segunda función representó 13,1% de la variación, esta función discriminante estuvo relacionada con el diámetro del tronco y el del fruto. El valor propio para la tercera función explicó el 9,2% de la variación y estuvo relacionada con el número de series espiraladas y la longitud de espina, mientras que la cuarta función explicó el 6,8% de la variación y se correlacionó con la longitud de aréola y la del cladodio (Tabla 4).

El diagrama de dispersión reveló que las funciones discriminantes 1 y 2, en conjunto, explicaron el 30% de la variación total. La función discriminante 1 distribuyó hacia el lado derecho de la gráfica el sitio Los Vallejo, separándolo del resto de las poblaciones, ya que en allí se registró el mayor número de espinas, los cladodios más anchos, así como las aréolas más amplias. La función discriminante 2 separó verticalmente el sitio Tierra Blanca debido a que presentó el mayor diámetro de troncos y de frutos (Fig. 2).

Análisis de asignación

El análisis de asignación general entre poblaciones indicó que los individuos fueron clasificados correctamente en el 87% de los casos. En el sitio Tierra Blanca

Tabla 4. Análisis discriminante entre diferentes poblaciones de *O. jaliscana* fundamentado en variables morfológicas estudiadas. (*, mayor correlación absoluta entre cada variable y cualquier función.)

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	0,652*	0,286	0,355	-0,265
Grosor de cladodio	-0,492*	0,462	0,350	-0,201
Anchura de cladodio	0,486*	0,045	0,028	-0,160
Anchura de aréola	0,289*	0,256	0,165	0,122
Diámetro de tronco	-0,358	0,428*	0,255	0,016
Diámetro de fruto	0,032	0,370*	-0,354	-0,159
Series espiraladas de cladodio	0,079	0,258	-0,457*	0,306
Longitud de espina	0,282	-0,145	0,336*	-0,255
Longitud de aréola	0,156	0,199	0,271	0,680*
Longitud de cladodio	0,167	0,241	0,291	0,466*

el 92% de los individuos fueron clasificados de manera correcta, mientras que el 4% como pertenecientes a Los Girasoles y al El Molino. Los individuos de Los Girasoles fueron clasificados correctamente en el 96% de los casos y solo el 4% como parte de la población de El Molino. En Los Vallejo un 80% de los individuos fueron clasificados de manera correcta, sin embargo el 4% de los casos fue como miembros del sitio Tierra Blanca, el 4% de Los Girasoles, el 8% de Las Cajas y el 4% de El Molino. Un patrón similar ocurrió en Las Cajas, ya que el 80% de los individuos de esta población fueron clasificados correctamente, el 4% como pertenecientes al sitio Los Girasoles, el 4% al de Los Vallejo y el 12% a El Molino. Finalmente en El Molino el 88% de los individuos fueron clasificados de manera correcta, el 4% como parte de Los Girasoles y el 8% con características de los de Las Cajas (Tabla 5).

Se encontró una correlación positiva entre el grosor de cladodio y el índice de aridez, las plantas con mayor diámetro de tronco se presentaron en los sitios con menor índice de aridez. Además, las variables diámetro de fruto, longitud de aréola y longitud de cladodio mostraron una tendencia para aumentar conforme se presentaba un mayor índice de aridez. El resto de las variables analizadas no mostró una relación significativa (Tabla 6).

DISCUSIÓN

El nopal tunero es una planta que presenta un gran polimorfismo (Pimienta, 1990). Dicha variación morfológica se observa tanto en poblaciones silvestres, como de traspatio o cultivadas (Pimienta & al., 1987). Gibson & Nobel (1986) argumentan que la causa de tales variaciones es el flujo genético natural entre las diferentes especies de *Opuntia*. La hibridación es una condición frecuente en las poblaciones naturales con fenología similar

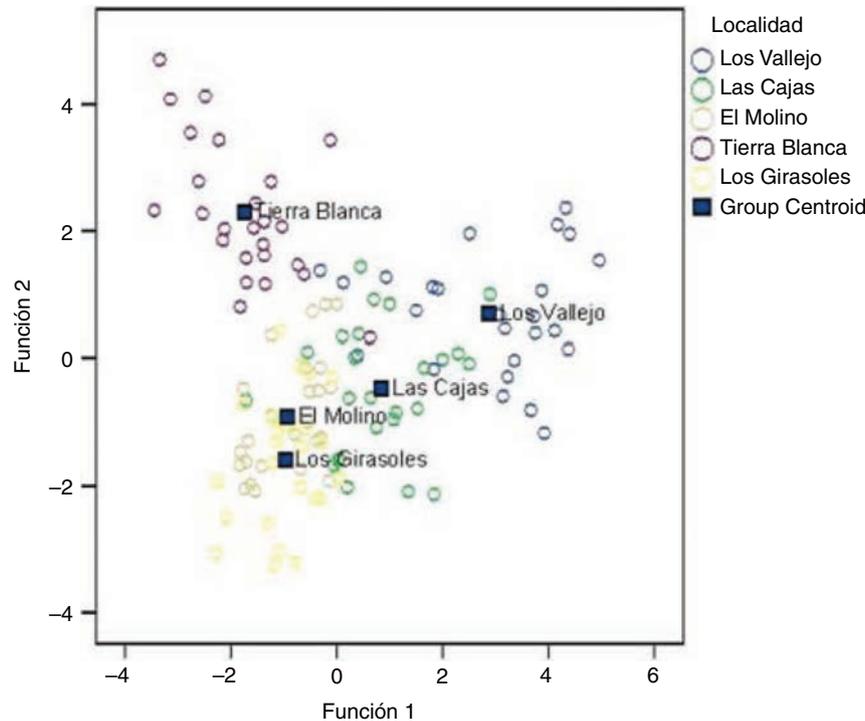


Fig. 2. Diagrama de dispersión de las funciones discriminantes 1 y 2.

Tabla 5. Clasificación de los individuos de las diferentes poblaciones de *O. jaliscana* con análisis discriminante.

Localidad	Porcentaje correcto de asignación %				
	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

Tabla 6. Correlación lineal de Pearson entre las variables morfológicas significativas y el índice de aridez P/ETP (UNEP, 1997). [La negrita indica diferencias entre promedios ($p < 0,05$) de acuerdo con la prueba de Tukey HSD.]

Variable morfológica	<i>r</i>	<i>p</i>
Número de espinas	0,0342	0,7042
Grosor de cladodio	0,6771	0,0000
Anchura de cladodio	-0,2035	0,0228
Anchura de aréola	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 espina	-0,1531	0,0883
Longitud de aréola	0,1971	0,0276
Longitud de cladodio	0,2944	0,0009

(Rodríguez-Zapata, 1981), además de que varias especies de nopal comparten visitantes y polinizadores florales (García, 1984).

En *Opuntia* el principal criterio para la clasificación y separación de especies es el morfológico (Del Castillo, 1999), sin embargo para este género ha documentado una variación morfológica amplia (Bravo-Hollis, 1978; Pimienta-Barrios & Muñoz-Urías, 1995; Scheinvar, 1995; Muñoz-Urías & al., 2008). Por lo anterior, estos caracteres junto con características anatómicas han sido utilizados comúnmente para analizar diferencias fenotípicas entre poblaciones de *Opuntia* (Muñoz-Urías & al., 2008). En esta investigación se han encontrado diferencias morfológicas entre poblaciones de *O. jaliscana*, las más notables fueron: el número de espinas, el grosor del cladodio, la anchura del cladodio, el diámetro de tronco, el diámetro del fruto, el número de series espiraladas, así como la longitud de espinas, aréolas y cladodios. La población con individuos más espinosos fue la de Los Vallejo, que se ubica en la región con menos precipitación. Un mayor número de espinas a menudo se relaciona con la aridez y como un indicativo de condiciones silvestres, mientras que un menor número de espinas o su falta con una selección o tendencia hacia el cultivo y la domesticación (Pimienta-Barrios & Muñoz, 1995; Reyes Agüero & al., 2005). Kiesling (1999) señala que formas inermes bajo cultivo pueden desarrollar esporádicamente espinas, en especial bajo estrés; tal es el caso de *O. ficus-indica* (L.) Mill. Sin duda, los cladodios con mayor número de espinas pueden ser más resistentes al clima y otros factores ambientales, ya que la presencia de espinas por ejemplo, cumple múltiples funciones de gran importancia, tales como protección contra la radiación solar excesiva, los vientos extremos, las temperaturas

bajas, así como la defensa contra animales depredadores (Reyes-Agüero & al., 2005; Chougui & al., 2016).

La temperatura y la humedad juegan un papel importante en el desempeño de las poblaciones que se distribuyen en gradientes ambientales (Hawkins & al., 2003). En los desiertos y semidesiertos, la variable que más limita a las plantas es la humedad (Nobel, 1988). También influye en el rango de respuestas fenotípicas de un genotipo y su consecuencia es la tolerancia a hábitats extremos (Gianoli, 2004). Tierra Blanca tiene, por lo menos, 100 mm más de precipitación que el resto de las poblaciones y los individuos de esta población presentaron los cladodios más largos y gruesos. De acuerdo a Pimienta-Barrios & Muñoz-Urias (1995), este atributo es estable en el género *Opuntia*; además, también se registraron los frutos más grandes. Barbera (1984) y Muñoz-Urias & al. (1995) explicaron que estos caracteres también podrían estar relacionados con la plasticidad fenotípica al hacerse más grandes debido a una mayor disponibilidad de agua. La plasticidad fenotípica como respuesta a la precipitación ha sido observada en otras especies vegetales de zonas áridas (Angert & al., 2010). En el caso de *Opuntia*, es bien conocido el hecho que las especies, al igual que la mayoría de las cactáceas, son plantas suculentas adaptadas a condiciones con limitada disponibilidad de agua. Esta característica les permite resistir períodos de sequía prolongados y severos, a la par que mantener su tasa fotosintética. El agua es almacenada principalmente en células de parénquima del córtex del tallo; además, algunas células de parénquima tienen la particularidad de colapsar en periodos de escasez de agua y recuperar su turgencia cuando las condiciones cambian (Rosas & al., 2012). Estos atributos morfo-anatómicos tienen un papel importante al influir en la plasticidad fenotípica, como se presenta en otras especies xerofitas (Nobel, 1988, 2011; De Micco & Aronne, 2012). Probablemente, el mayor grosor del cladodio en individuos de *O. jaliscana* de la localidad Tierra Blanca registrado en este trabajo, está relacionado con la plasticidad de la especie y su adaptación a los cambios ambientales que se presentan en su hábitat. Algunos estudios resaltan la influencia de ambientes diferentes en la variabilidad morfológica del fruto; Felker & Inglese (2003), por ejemplo, en un estudio comparativo de frutos de las mismas variedades de *O. ficus-indica* de diferentes regiones, analizaron las características químicas y el tamaño de frutos, concluyendo que algunos parámetros químicos, como los grados Brix, fueron virtualmente los mismos, pero el tamaño de frutos fue mayor en el ambiente con la mayor disponibilidad de agua durante la maduración del fruto. Potgieter & Mikhari (2000) estudiaron 8 variedades de *O. ficus-indica* representativas de los tipos morfológicos en tres sitios de diferente elevación —baja, media y alta— en Sudáfrica, y con el registro en cada sitio de la temperatura mínima y máxima y cantidad de precipitación, y detectaron cambios significativos en los clones de los tres sitios con una clara interacción variedad de cultivo-ambiente. Una situación similar fue registrada en la presente investigación. Sin embargo, Samah & al. (2015) mencionaron que, aunque haya una variación substancial intraespecífica en caracteres morfológicos de frutos, eventualmente es necesario el desarrollo de investigaciones más detalladas para el entendimiento de la interacción genotipo-ambiente en términos de calidad del fruto —tamaño,

sabor y tiempo de maduración—, ya que podría permitir una mejor definición de las condiciones adecuadas para la expresión total de la calidad del fruto.

De acuerdo con Scheinvar (1999) y Wallace & Gibson (2002), en especies de *Opuntia* hay diferencias significativas entre muestras provenientes de diferentes poblaciones, lo que está probablemente relacionado con un alto nivel de plasticidad fenotípica, la hibridización interespecífica y la poliploidía; indudablemente estos factores han desempeñado un papel clave en la diversidad morfológica de la especie y han contribuido a la confusión de su nomenclatura. Por otro lado, de acuerdo con Muñoz-Urias & al. (1995), un mayor tamaño de frutos y cladodios es más común en plantas poliploides ($6n$, $8n$) que en diploides. En el presente trabajo no fueron evaluados los números cromosómicos en las diferentes localidades de *O. jaliscana*.

La variación del tamaño de la semilla en una población tiene un papel importante en los procesos de germinación y establecimiento de las plántulas (Harper & Obeid, 1967; Baloch & al., 2001). Esta característica también es considerada como uno de los parámetros reproductivos más constantes de las plantas (Fenner, 1985); además, la variación en el tamaño de la semilla entre plantas de la misma especie puede tener un carácter adaptativo como respuesta a ambientes variables (Harper & al., 1970; Janzen, 1984). Por otra parte, Sánchez-Salas & al. (2006) refieren que, en *Astrophytum myriostigma* Lem., las semillas más pequeñas germinan en mayor cantidad y a mayor velocidad. En este trabajo se han encontrado diferencias en el tamaño de las semillas: en la localidad de Tierra Blanca fueron en promedio un 22% más grandes que en el resto de las poblaciones, lo que podría tener efectos en el tamaño poblacional, ya que de acuerdo con Angert & al. (2010), la variación ambiental temporal tiene gran influencia en la dinámica poblacional y la estructura de la comunidad.

El análisis discriminante de las características morfológicas estudiadas delimitó perfectamente 3 poblaciones de *O. jaliscana*: 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, la anchura de aréola, el diámetro del tronco y el diámetro del fruto. Por otro lado, la población de Los Vallejo también muestra una tendencia a la separación, principalmente por el número de espinas y la anchura del cladodio. Los tallos en las plantas CAM están diseñados para absorber y conservar el agua, por lo que requieren una morfología suculenta con estomas abundantes para la fijación óptima de CO_2 (Osmond & al., 1999; Schulte, 2009). Ramírez & Pimienta-Barrios (1995) consideran el grosor del cladodio como una variable morfológica que no cambia por efecto del ambiente; sin embargo, en este trabajo se ha evidenciado una relación positiva con el aumento en la humedad disponible. En una investigación reciente para el género *Echinocereus* Engelm., Sánchez & al. (2013) señalaron que el diámetro del tallo fue el carácter que les permitió hacer distinción entre 6 especies de este género. Este mismo criterio se aplica para el grosor del cladodio observado en nuestra investigación, que ha sido el principal carácter que separa a la población de Tierra Blanca, ya que este mostró una correlación positiva con el aumento en la precipitación; sin embargo, otros autores han encontrado que

esta variable puede estar también asociada a la edad de la planta (Pimienta & al., 2006).

La utilización de métodos multivariados basados en caracteres morfológicos ayudaron a reconocer los límites taxonómicos entre un grupo de táxones cercanamente relacionados y morfológicamente similares en el caso de *Echinocereus* (Sánchez & al., 2013); sin embargo, estos métodos no se han aplicado extensivamente en poblaciones de *Opuntia*; destaca el estudio realizado por Chougui & al. (2016), quienes evaluaron mediante un análisis de componentes principales 21 poblaciones de nopal tunero de diferentes localidades, incluyendo 15 variables de las plantas; sus resultados demostraron que las poblaciones pueden ser diferenciadas por sus caracteres morfológicos y la composición química. Otros caracteres poco utilizados en la descripción taxonómica que han servido para diferenciar entre especies cercanas son: el tipo de pubescencia en la epidermis, el número de series de espirales y número de lóbulos del estigma y, con el uso del microscopio electrónico de barrido: el tipo de estomas, las células de las espinas y la pubescencia de las semillas (Scheinvar, 2015). El diámetro o grosor del tallo, la longitud del tubérculo, la posición de las espinas en la aréola y la forma y tamaño del fruto fueron caracteres útiles para la separación de especies y variedades en el caso de *Cylindropuntia* (Engelm.) F.M. Knuth (Rebman, 2015).

En cactáceas, las espinas, más que una protección contra los herbívoros, constituyen una estrategia conectada con la intensidad lumínica (Gibson & Nobel, 1986). Estos autores señalaron que en varias investigaciones se ha analizado cómo las espinas y los tricomas afectan el microclima de la planta, influyendo en la temperatura de la misma, la intercepción de la radiación fotosintéticamente activa —PAR— y las relaciones hídricas. En las especies que habitan en regiones donde hay riesgo de daño para sus meristemos apicales, se espera que las plantas desarrollen una cobertura densa de espinas, una pubescencia gruesa o ambas (Gibson & Nobel, 1986). En el presente estudio, las localidades con temperaturas más altas han sido: Los Vallejo, Jalostotitlán y en Los Girasoles, Zapotlanejo, en estas se han encontrado los cladodios más espinosos y con las espinas más largas, además de pubescencia en toda su superficie.

En especies tan plásticas como las opuntias, el desarrollo de espinas puede ser una respuesta natural al forrajeo de ciertos herbívoros. Gurvich (2010) registró el consumo de tallos de *Tephrocactus alexanderi* (Britton & Rose) Backeb. por el guanaco (*Lama guanicoe*) en Argentina donde, más que alimento, estos animales buscan una fuente de agua. Mellink & Riojas-López (2002) documentaron las relaciones de varios mamíferos silvestres en Ojuelos —Jalisco—, donde consumen principalmente los frutos de especies del género *Platyopuntia* (Engelm.) Frič & Schelle ex Kreuz., pero también los cladodios. En otro trabajo se señaló que hay una depredación de pencas y frutos de *Opuntia* por el pecarí de collar (*Pecari tajacu*), especie abundante y ampliamente distribuida por todo México (Martínez-Romero & Mandujano, 1995). La presión sobre las poblaciones silvestres de *Opuntia* por parte de mamíferos herbívoros, ya sean silvestres, ferales o ganaderos, puede moldear la espinación de los cladodios. Este fenómeno se ha visto en las opuntias de las Islas

Galápagos (Mellink & Riojas López, 2002) e incluso en regiones donde este género se ha introducido. La herbivoría también influye en la regeneración de las poblaciones de *Opuntia*; Reyes-Agüero & al. (2005) encontraron un elevado número de espinas es indispensable donde abundan los vertebrados herbívoros que se alimentan de cladodios en tiempos de estiaje. Este es el caso de la población en Los Vallejo, donde *O. jaliscana* presenta la mayor cantidad de espinas y es comúnmente utilizada como forraje por el ganado —principal actividad económica de la zona—. En un contexto más general, Reyes-Agüero & al. (2005) mencionaron que la preservación genética de *Opuntia* requiere de investigaciones morfológicas, fisiológicas, bioquímicas, genéticas y taxonómicas para aumentar el conocimiento de los efectos ambientales sobre la diversidad. Se ha establecido también, que para ciertas especies de *Opuntia* factores tales como el viento, la competencia por la luz, la humedad relativa, la cantidad de precipitación, pueden constituir indicadores de que una variable ambiental se correlaciona con la variabilidad fenotípica dentro de las especies (Helsen & al., 2009). De acuerdo a estos mismos autores, una pronunciada diferenciación morfológica con baja diferenciación genética son interpretadas comúnmente como evidencias para una selección divergente y la adaptación a hábitats locales. Sin embargo, ciertos resultados de estudios a nivel genético en especies de *Opuntia* (Samah & al., 2015), demostraron que hay poca divergencia genética, a pesar de la gran variabilidad morfológica entre genotipos. De acuerdo a estos últimos autores, el número de especies de *Opuntia* en México no es claro y se requieren urgentemente métodos que delimiten las especies del género. La delimitación de especies requiere, por su parte, el desarrollo de marcadores apropiados o la secuenciación de varias regiones genómicas de múltiples accesiones de cada especie potencial, con el fin de revelar la variación intraespecífica. En el caso particular de este trabajo hemos encontrado que la fuente de la variación morfológica en las poblaciones de *O. jaliscana* es la plasticidad como respuesta a los cambios en el gradiente ambiental en estudio. No obstante, para esta y otras especies de *Opuntia*, la cuestión que permanece para investigar en un futuro es, si las diferencias fenotípicas observadas son causadas por una respuesta genética adaptativa a las diferencias ambientales, la plasticidad fenotípica o las bases epigenéticas, ya que no se conoce con exactitud qué genes influyen en esta variabilidad fenotípica.

CONCLUSIONES

Este trabajo contribuye al conocimiento de la variabilidad morfológica en *O. jaliscana* y su relación con el ambiente y muestra que la variación morfológica de las poblaciones de esta especie forman un continuo con el gradiente de distribución estudiado; sin embargo, la población de Tierra Blanca evidenció una tendencia hacia la separación, principalmente debida a las variables grosor de cladodio y tamaño de fruto, que han mostrado claras diferencias entre poblaciones, relacionadas principalmente con la precipitación registrada en cada sitio. Estos caracteres en *O. jaliscana* se deben a su plasticidad como respuesta a los cambios en el gradiente ambiental en estudio.

No obstante, las variables restantes no han mostrado una relación estadística, por lo que la causa de esta variación puede ser genética.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece la colaboración de Ulises Franco, Aarón Rodríguez y César Jacobo-Pereira.

REFERENCIAS

- Anderson, E.F. 2001. *The cactus family*. Timber Press, Portland.
- Angert, A.L., Horst, J.L., Huxman, T.E. & Venable, D.L. 2010. Phenotypic plasticity and precipitation response in Sonoran Desert winter annuals. *American Journal of Botany* 97(3): 405-411. <https://doi.org/10.3732/ajb.0900242>.
- Arreola-Nava, H.J. 1996. Contribución al conocimiento de las cactáceas de los municipios de Ojuelos y Lagos de Moreno, Jalisco, México. Tesis profesional, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Tlanepantla.
- Barbera, G. 1984. Ricerche sull'irrigazione del ficodindia. *Frutticoltura* 46: 49-55.
- Benson, L. 1982. *The cacti of the United States and Canada*. Stanford University Press, Stanford.
- Baloch, H.A., Di Tomasso, A. & Watson, A.K. 2001. Intrapopulation variation in *Abutilon theophrasti* seed mass and its relationship to seed germinability. *Seed Science Research* 11: 335-343.
- Bravo-Hollis, H. 1978. *Las cactáceas de México* ed. 2, vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México, México DF.
- Chougui, N., Bachir-bey, M. & Tamendjari, A. 2016. Morphological and physicochemical diversity of prickly pears in Bejaia-Algeria. *International Journal of Scientific & Engineering Research* 7(5): 987-1006.
- Del Castillo, R.F. 1999. Exploración preliminar sobre los sistemas de cruzamiento en *Opuntia*. In: Aguirre, R.J.R. & Reyes-Agüero, J.A. (eds.), *Memoria del VIII Congreso Nacional y III Internacional sobre el Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal*, pp. 360-389. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, San Luis Potosí.
- De Micco, A. & Aronne, G. 2012. Morpho-anatomical traits for plant adaptation to drought. In: Aroca R. (ed.), *Plant Responses to drought stress*, pp. 37-61 Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_2.
- Ellstrand, N.C. & Elam, D.R. 1993. Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217-242. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.24.110193.001245>.
- Felker, P. & Inglese, P. 2003. Short-term and long-term research needs for *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. Utilization in arid areas. *Journal of Professional for Cactus Development*: 131-152.
- Fenner, M. 1985. *Seed ecology*. Chapman and Hall, Nueva York.
- 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.
- Gastó, C.J., Nava, C.R. & López, J.J. 1981. *Proceso de carga y descarga frutal en poblaciones naturales de Opuntia streptacantha Lemaire*. *Monografía Técnico-Científica*, 7: 170-216. Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro.
- Gianoli, E. 2004. Platicidad fenotípica adaptativa en plantas. In: Cabrera H.M. (ed.), *Fisiología Ecológica en plantas*, pp. 13-26. Editorial de la Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso.
- Gibson, A.C. & Nobel, P.S. 1986. *The Cactus Primer*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. <https://doi.org/10.4159/harvard.9780674281714>.
- González, A., Riojas, M.E. & Arreola-Nava, H.J. 2001. *El género Opuntia en Jalisco: Guía de campo*. Universidad de Guadalajara y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Guadalajara.
- González-Elizondo, M., González-Elizondo, M.S., Ruacho-González & Molina-Olvera, M. 2011. *Pinus maximartinezii* Rzed. (Pinaceae), primer registro para Durango, segunda localidad para la especie. *Acta Botánica Mexicana* 96: 33-48. <https://doi.org/10.21829/abm96.2011.257>.
- Gurvich, D. 2010. Registro de herbivoría de guanaco, *Lama guanicoe*, sobre *Tephrocactus alexanderi* (Cactaceae, Opuntioideae) en el Parque Provincial Ischigualasto (Prov. San Juan, Argentina). *Boletín de la Sociedad Latinoamericana y del Caribe de Cactáceas y otras Suculentas* 3: 7-12.
- 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 DF.
- Hair, J.F., Anderson, R.E., Tatham, R.L. & Black, W.C. 1999. *Análisis multivariante*. Prentice Hall, Madrid.
- Harper, J.L. & Obeid, M. 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. <https://doi.org/10.2135/cropsci1967.0011183X000700050036x>.
- Harper, J.L., Lovell, P.H. & Moore, K.G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 327-356. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.01.110170.001551>.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guegan, J.F., Kaufam, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, E.M., Porter, E.E. & Turner, J.R.G. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84: 3105-3117. <https://doi.org/10.1890/03-8006>.
- Helsen, P., Verdyck, P. & Tye, A. Van Dongen, S. 2009. Low levels of genetic differentiation between *Opuntia echios* varieties on Santa Cruz (Galapagos). *Plant Systematic Evolution* 279: 1-10. <https://doi.org/10.1007/s00606-008-0064-5>.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2010. *Compendio de información geográfica municipal 2010*. México.
- Janzen, D.H. 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *The American Naturalist* 123: 338-353. <https://doi.org/10.1086/284208>.
- Janzen, D.H. 1986. Chihuahuan Desert nopaleras: defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 595-636. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.17.110186.003115>.
- Kiesling, R. 1999. Origen, domesticación y distribución de *Opuntia ficus-indica*. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 3: 50-59.
- López-García, J.J., Fuentes-Rodríguez, J.J. & Rodríguez-Gámez, A. 2003. Producción y uso de *Opuntia* como forraje en el centro-norte de México. In: Mondragón-Jacobo, C. & Pérez-González, S. (eds.), *El nopal Opuntia spp. como forraje*, pp. 35-44. Estudio FAO 169. Producción y protección vegetal, Roma.
- Martínez-Romero, L.E. & Mandujano, S. 1995. Hábitos alimenticios del pecarí de collar (*Pecari tajacu*) en un bosque tropical caducifolio de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana* 64: 1-20.
- Mellink, E. & Riojas-López, M.E. 2002. Consumption of platyopuntias by wild vertebrates. In: Nobel, P.S. (ed.), *Cacti Biology and Uses*, pp. 109-123. University of California Press, California. <https://doi.org/10.1525/california/9780520231573.003.0007>.
- Milewski, A.V., Young, T.P. & Madden, D. 1991. Thorns as induced defenses: experimental evidence. *Oecologia* 86: 70-75. <https://doi.org/10.1007/BF00317391>.
- Miranda, F. & Hernández, E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-178.
- Muñoz-Urias, A., García-Velázquez, A. & Pimienta-Barrios, E. 1995. Relación entre el nivel de ploidía y variables anatómicas y morfológicas en especies silvestres y cultivadas de nopal tunero (*Opuntia* spp.). In: Pimienta-Barrios, E., Neri-Luna, C., Muñoz-Urias, A. & Huerta-Martínez, F.M. (eds.), *Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal, 6to Congreso Nacional y 4to Congreso Internacional*, pp. 7-11. Universidad de Guadalajara, Guadalajara.
- Muñoz-Urias, A., Palomino-Hasbach, G., Terrazas, T., García-Velázquez, A. & Pimienta-Barrios, E. 2008. Variación anatómica y morfológica en especies y entre poblaciones de *Opuntia* en la porción sur del desierto Chihuahuense. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 83: 1-11.
- Nobel, P.S. 1978. Surface temperature of cacti influences of environmental and morphological factors. *Ecology* 59: 986-995. <https://doi.org/10.2307/1938550>.
- Nobel, P.S. 1988. *Environmental biology of agaves and cacti*. Cambridge University Press, Nueva York.
- Nobel, P.S. 1994. *Remarkable Agaves and Cacti*. Oxford University Press, Nueva York.
- 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. <https://doi.org/10.1006/jare.1996.0100>.

- Nobel, P.S. 2011. *Sabiduría del desierto, agaves y cactus: CO₂, agua, cambio climático*. Biblioteca Básica de Agricultura (BBA), México.
- Osmond, B., Maxwell, K., Popp, M. & Robinson, S. 1999. On being thick: fathoming apparently futile pathways of photosynthesis and carbohydrate metabolism in succulent CAM plants. In: Burrell, M., Bryant, J. & Kruger, N. (eds.), *Carbohydrate metabolism in plants*, pp. 183-200. BIOS, Oxford.
- Pimienta-Barrios, E., Delgado-Alvarado, A. & Mauricio-Leguizano, R. 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*, pp. 82-86. USDA/RM/SARH/INIFAP General Technical Report RM-150.
- Pimienta-Barrios, E. & Mauricio-Leguizano, R. 1989. Variación en componentes del fruto maduro entre formas de nopal (*Opuntia* spp.) tunero. *Revista Fitotecnica Mexicana* 12: 183-196.
- Pimienta, E. 1990. *El nopal tunero*. Universidad de Guadalajara, México.
- Pimienta-Barrios, E. 1994. Pricklypear (*Opuntia* spp.): A valuable fruit crop for the semi-arid lands of Mexico. *Journal of Arid Environments* 28: 1-11. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(05\)80016-3](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(05)80016-3).
- Pimienta-Barrios, E. & Muñoz-Urías, A. 1995. Domestication of Opuntias and cultivated varieties. In: Barbera, G., Inglese, P. & Pimienta-Barrios, E. (eds.), *Agro-ecology, Cultivation and Uses of Cactus Pear* 58-63. FAO Plant Production and Protection Paper, Roma.
- Pimienta, E., Muñoz, A., Ramírez, B.C. & Méndez, L. 2006. *Desarrollo vegetal*. Universidad de Guadalajara, México.
- Pinkava, D.J., McLeod, M.G., McGill, L.A. & Brown, R.C. 1973. Chromosome number in some cacti in Western North America-II. *Brittonia* 25: 2-9. <https://doi.org/10.2307/2805484>.
- Portillo, M.L. & Viguera, A.L. 2006. A review on the cochineal species in Mexico, hosts and natural enemies. *Acta Horticulturae* 728: 249-256. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2006.728.35>.
- Potgieter, J.P. & Mikhari, J.J. (2000). Growth and yield performance of spineless cactus pear (*Opuntia* spp.) varieties in contrasting agroecological zones of South Africa. In: Nefzaoui, A. & Inglese, P. (eds.), *Proceedings of the fourth international congress on cactus pear and cochineal: Hammamet, Tunisia, 22-28 October 2000*, p. 42.
- Potgieter, J.P. & Mikhari, J.J. 2000. Growth and yield performance of spineless cactus pear (*Opuntia* spp.) varieties in contrasting agroecological zones in South Africa. In: Nefzaoui, A. & Inglese, P. (eds.), *Proceedings of the fourth international congress on cactus pear and cochineal: Hammamet, Tunisia, 22-28 October 2000*, p. 37.
- Ramírez, J.P. & Pimienta-Barrios, E. 1995. El efecto del grado de aridez en la anatomía de cladodios de morfoespecies de nopal (*Opuntia* spp.). In: Pimienta-Barrios, E., Neri-Luna, C., Muñoz-Urías, A. & Huerta-Martínez, F.M. (eds.), *Conocimiento y Aprovechamiento del Nopal, 6to Congreso Nacional y 4to Congreso Internacional*, 90-99. Universidad de Guadalajara, Guadalajara.
- Rebman, J.P. & Pinkava, D.J. 2001. *Opuntia* cacti of North America an overview. *Florida Entomologist* 84: 474-483. <https://doi.org/10.2307/3496374>.
- Rebman, J.P. 2015. Seven new cacti (Cactaceae: Opuntioideae) from the Baja California region, México. *Madroño* 62: 46-67. <https://doi.org/10.3120/0024-9637-62.1.46>.
- Reyes-Agüero, J.A., Aguirre Rivera, J.R. & Flores Flores, J.L. 2005. Variación morfológica de *Opuntia* (Cactaceae) en relación con su domesticación en la Altiplanicie Meridional de México. *Agrociencia* 8: 476-484.
- 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.
- Romo-Campos, L., Flores-Flores, J.L., Flores, J. & Álvarez-Fuentes, G. 2010. Seed germination of *Opuntia* species from an aridity gradient in Central Mexico. *Journal of the Professional Association for Cactus Development* 12: 181-198.
- Rosas, U., Zhou, R.W., Castillo, G. & Collazo-Ortega, M. 2012. Developmental reaction norms for water stressed seedlings of succulent cacti. *Plos One* 7(3): 1-7. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033936>.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México DF.
- Samah, S., Valadez-Moctezuma, E., Peláez-Luna, K.S., Morales-Manzano, S., meza-Carrera, P. & Cid-Contreras, R.C. 2015. Genetic divergence between Mexican *Opuntia* accessions inferred by polymerase chain reaction-restriction fragment length polymorphism analysis. *Genetic and Molecular Research* 15(2): 1-16.
- Sánchez, D., Arias, S. & Terrazas, T. 2013. Análisis morfométrico de las especies de *Echinocereus* sección *Triglochidiati* (Cactaceae) en México. *Brittonia* 65: 368-385. <https://doi.org/10.1007/s12228-012-9285-6>.
- Sánchez-Salas, J., Flores, J. & Martínez-García, E. 2006. Efecto del tamaño de semilla en la germinación de *Astrophytum myriostigma* Lemaire (Cactaceae), especie amenazada de extinción. *Interciencia* 31: 371-375.
- Scheinvar, L. 1995. Taxonomy of utilized *Opuntia*. In: Barbera, G., Inglese, P. & Pimienta-Barrios, E. (eds.), *Agro-ecology, Cultivation and Uses of Cactus Pear*, pp. 20-27. FAO Plant Production and Protection Paper, Roma. <https://doi.org/10.17129/botsci.133>.
- Scheinvar, L. 1999. Biosystematics of Mexican xocostles and economic potential. In: Aguirre, R.J.R. & Reyes, A.J.A. (eds.), *Report of the Eighth National Congress and VI International Conference on Knowledge and Use of Nopal. UASLP*, pp. 255-274. San Luis Potosí, México.
- Scheinvar, L., Olalde-Parra, G. & Gallegos-Vázquez, C. 2015. Una nueva especie del género *Opuntia* (Cactaceae) para el estado de Veracruz, México. *Botanical Sciences* 93: 33-39.
- Schulte, P.J. 2009. Water transport processes in desert succulent plants. In: De la Barrera, E. & Smith, W.K. (eds.), *Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology: A Tribute to Park S. Nobel*, pp. 39-55. Universidad Autónoma Nacional de México, México DF.
- SMN (Servicio Meteorológico Nacional). 2012. *Normales Climatológicas por Estación para el Estado de Jalisco*. Comisión Nacional del Agua (CONAGUA), México.
- StatSoft. 2004. *STATISTICA*, versión 7. StatSoft, Tulsa, Oklahoma.
- United Nations Environment Programme. 1997. *Word atlas of desertification*. Edward Arnold, Londres.
- Wallace, R.S. & Fairbrothers, D. 1986. Isoelectrically focussed seed proteins of populations of *Opuntia humifusa* (Raf.) Raf. (Cactaceae). *Biochemical Systematics and Ecology* 14: 365-369. [https://doi.org/10.1016/0305-1978\(86\)90020-7](https://doi.org/10.1016/0305-1978(86)90020-7).
- Wallace, R. & Gibson, A. 2002. Evolution and systematic. In: Nobel, P.S. (ed.), *Cacti: biology and uses*. University of California Press, Los Angeles. <https://doi.org/10.1525/california/9780520231573.003.0001>.
- Young, A.G. & Clarke, G.M. 2000. *Genetics, Demography and Viability of Fragmented Populations*. Cambridge University Press, Cambridge. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511623448>.
- Zamudio, S. & Galván, R. 2011. La diversidad vegetal del estado de Guanajuato, México. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes* 27: 1-103.