

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

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

J. Antonio Reyes-Aguero¹, J. Rogelio Aguirre-Rivera¹ and Héctor M. Hernández²

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

ABSTRACT

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

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

INTRODUCTION

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

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

RESUMEN

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

Palabras clave: Cactaceae, tuna, nopalito, taxonomía.

INTRODUCCIÓN

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

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

Recibido: Mayo, 2004. Aprobado: Abril, 2005.

Publicado como ENSAYO en *Agrociencia* 39: 395-408. 2005.

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

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

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

MATERIALS AND METHODS

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

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

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

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

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

MATERIALES Y MÉTODOS

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

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

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

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

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

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

RESULTS AND DISCUSSION

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Systematic notes

Notas sistemáticas

Common nomenclature

Nomenclatura común

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

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

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

Country	Name
Africa	
Ethiopia	Beles
Morocco	Christian Fig and Tapia
South Africa	Algerian [†] , Burbank [†] , Direktor [†] and Fusicaulis [†]
America	
Argentina	Amarilla [†] , Higo de las Indias, Naranja [†] and Rosada [†]
Brazil	Jamaracá, Jurumbaba, Orelha de Onça, Palma, Palma Adensada, Palma de Gado, Palma Forrageira, Palma Gigante and Palmatória
Chile	Amarilla [†] , Plateada [†] , Tunal and Verde [†]
Colombia	Cardón de México, Chumbera, Higo Chumbo and Higo de México
Guatemala	Tasajillo and Tuna blanca
México	Amarilla, Amarilla sin Espinas, Atlixco [†] , Blanco [†] , Cenizo, Copena-F1 [†] , Copena-V1 [†] , Liso, Liso Blanco, Manzana sin Espinas, Milpa Alta [†] , Morada*, Moradilla [†] , Negro, Nopal de Castilla, Nopal sin Espinas, Nopalito de California, Negro [†] , Nunca Vista, Pelón, Pellejo de rata, Plátano, Polotitlán [†] , Redonda, Roja Lisa [†] , Roja San Martín [†] , Rojo Pelón, Telokähä, Tuna de Castilla and Tuna Mansa
Puerto Rico	Alquitira, Higo Chumbo and Tuna de España
United States	Andy Boy [†] , Indian Fig, Mission Cactus and Smooth Prickly Pear
Venezuela	Higo de Pala, Higuera de Plata, Tuna Española and Tuna Reala
Asia	
Israel	Barbary Fig, BS1 [†] , Indian Fig, Ofer [†] , Sabra and Tuna
Europe	
England	Barbary Fig and Indian Fig
France	Cactus Raquette, Chardon d'Inde, Figueira d'Inde, Figuer a Raquetes, Figuier de Barbarie and Figuier indica
Germany	Indische Feige, Indischer Feigenkaktus and Opuntie
Italy	Bianca [†] , Erba da Calli, Fico d'India, Fritelle, Gialla [†] , Gialla Sarda [†] , Nopale, Opunzia, Rossa [†] , Sanguigna [†] and Trunzara [†]
Portugal	Figueira da India, Figueira de Barbária, Figueira do inferno, Figueira Moura and Tabaibo
Spain	Blanco [†] , Choya Chumbera, Chumbera, Figueira de Moro, Figuerassa, Higo Chumbo, Higo de Barbaria, Higo de las Indias, Higo de Pala, Higo de Tuna, Morado [†] , Palera, Sanguino [†] , Tunal and Verdál [†]

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

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

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

Origin

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

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

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

Reproductive biology

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

Origen

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

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

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

Biología de la reproducción

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Cytogenetics

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

Botanical description of *O. ficus-indica*

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

Plants shrubby to arborescent, to 1.7(–3) m tall, with a lignified, well-defined primary stem. Stem dark-brown, green or gray, cylindrical, to 45 cm high, to 20 cm diameter. Cladodes usually elliptic, but also obovate, ovate, circular, oblong, oblanceolate or rhombic, (27–) 32–44 (–63) cm long in 2–3 year old cladodes, (14–) 18–25 (–31) cm wide, (1–) 1.8–2.3 (–3) cm thick, with an area of (356–) 462–796 (–1182) cm², usually pale green (Munsell color 2.5GY 6/2) (Anonymous, 1977), ranging

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

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

Citogenética

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

Descripción botánica de *O. ficus-indica*

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

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

from pale green (2.5GY 8/2) to dark green (7.5GY 7/4), with (6-) 8-11 (-19) spiral areole series, with a distance between series of (2.7-) 3-4 (-5) cm; young cladodes with prominent podaria, with leaves conical to 5-7 mm long, the areoles with 0-1 acicular spine and 0-2 setose spines. Areoles of developed cladodes (38-) 52-69 (-80) per face, with a density of (4-) 8-14 (-18) areoles per each 100 cm², elliptic, obovate, oblanceolate or ovate, rarely circular or rhombic, (2-) 3-4 (-8) mm long, 2-3 (-5) mm wide. Spines usually absent, but sometimes a few areoles in the cladode with one spine, usually acicular, depressed, white, (3-) 4-7 (-10) mm long. Glochids usually abundant in the proximal areoles of the cladode, sometimes absent.

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

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

cm de largo en cladodios de dos a tres años de edad, (14-) 18-25 (-31) cm de anchura, (1-) 1.8-2.3 (-3) cm de grosor, con un área de (356-) 462-796 (-1182) cm², por lo general verde pálido (Munsell color 2.5GY 6/2) (Anónimo, 1977), de verde pálido (2.5GY 8/2) a oscuro (7.5 GY 7/4), con (6-) 8-11 (-19) series de aréolas espirales, con una distancia entre series de (2.7-) 3-4 (-5) cm; cladodios jóvenes con podario prominente, con hojas cónicas de 5.7 mm de longitud, las aréolas con 0-1 espina acicular y 0-2 espinas cerdosas. Aréolas de cladodios desarrollados (38-) 52-69 (-80) por cara, con densidad de (4-) 8-14 (-18) aréolas por cada 100 cm², elípticos, obovados, oblanceolados u ovados, raramente circulares o rómbicas, (2-) 3-4 (-8) mm de longitud, 2-3 (-5) mm de anchura. Las espinas usualmente están ausentes, pero a veces hay pocos cladodios con una espina, generalmente acicular, hundida y blanca, (3-) 4-7 (-10) mm de longitud. Los gloquidios generalmente son abundantes en las aréolas próximas al cladodio, pero algunas veces ausentes.

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

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

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

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

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

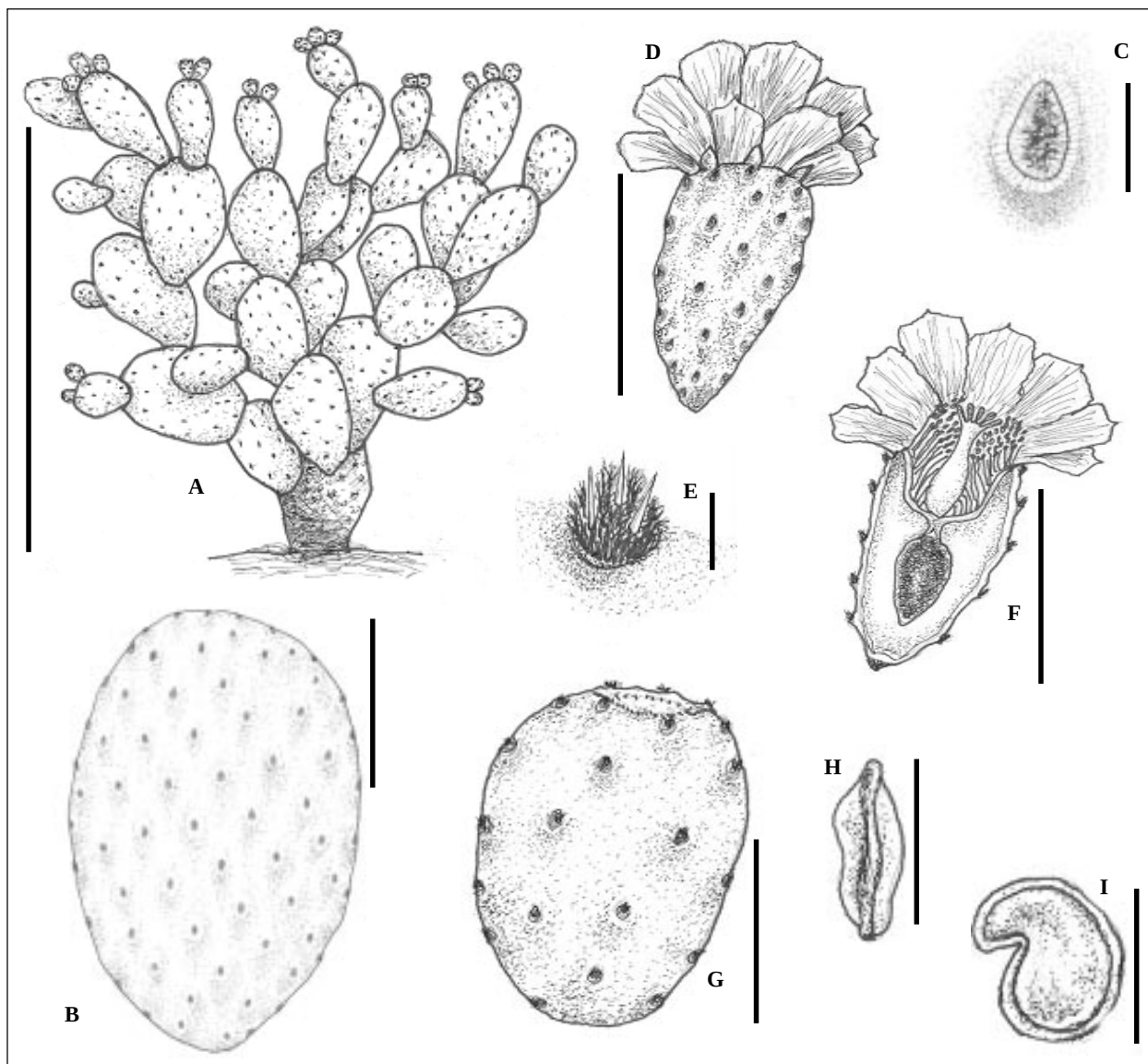


Figure 1. *Opuntia ficus-indica*. A, habit; B, cladode; C, areole of cladode; D, flower; E, areole of flower; F, longitudinal section of flower; G, fruit; H, dorsal view of seed; I, ventral view of seed. Bars = 1m (A), 10 cm (B), 5 mm (C, E), 4 cm (D, F), 5 cm (G), 4 mm (H, I).
Figura 1. *Opuntia ficus-indica*. A, hábito; B, cladodio; C, aréola del cladodio; D, flor; E, aréola de la flor; F, sección longitudinal de la flor; G, fruta; H, vista dorsal de la semilla; I, vista ventral de la semilla. Barras = 1m (A), 10 cm (B), 5 mm (C, E), 4 cm (D, F), 5 cm (G), 4 mm (H, I).

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

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

Taxonomical relationships with other *Opuntia* species

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Relaciones taxonómicas con otras especies de *Opuntia*

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

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

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

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

¹*O. ficus-indica*, *O. undulata* and *O. crassa*

²*O. streptacantha*, *O. hyptiacantha* and *O. megacantha*

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

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

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

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

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

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

CONCLUSIONS

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

ACKNOWLEDGEMENTS

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

LITERATURE CITED

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

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

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

CONCLUSIONES

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

—Fin de la versión en Español—



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