

Estructura genética y filogeografía en cactáceas

Cornejo-Romero Amelia^{1,2}, Vargas-Mendoza Carlos Fabián³,
Valverde Pedro² & Rendón-Aguilar Beatriz^{2*}

Resumen

Hay un creciente interés por identificar los procesos de especiación de plantas de biomas áridos mexicanos que originaron su alta diversidad florística, entre ellas destacan las cactáceas. El análisis de la genética de poblaciones y la filogeografía permiten inferir los procesos ecológicos e históricos relacionados con el origen, distribución de la diversidad y la especiación a nivel infraespecífico. Se presenta una revisión de los estudios sobre estructura genética que pueden contribuir a explicar la especiación de cactáceas. Se describió el papel que tienen los procesos microevolutivos (p.e. selección natural, deriva génica) en la diversificación de los cactus y se discute la importancia de poner a prueba, desde el enfoque filogeográfico, hipótesis históricas sobre vicarianza y dispersión, así como determinar el efecto de las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno en la divergencia de linajes, para comprender el impacto de estos eventos históricos en la evolución del grupo.

Palabras clave: Cactaceae, estructura genética, filogeografía, mecanismos evolutivos, especiación, eventos históricos.

Abstract

There is a growing interest in identifying plant speciation processes of Mexican arid biomes that originated its high flora richness, including cacti. Population genetics and phylogeography analysis allow to infer ecological and historical processes related to origin and distribution of diversity and speciation at infra specific level. We provide a review of knowledge of genetic structure that contributes to explain cacti speciation. We described the relative role of the different microevolutionary mechanisms (e.g., natural selection, genetic drift) in the diversification process of cactus and we discuss how future phylogeography studies are likely to shed light on vicariance and dispersal, as well as Pleistocene climatic fluctuations on lineage divergence and speciation.

Key words: Cactaceae, genetic structure, phylogeography, evolutive mechanisms, speciation, historical events.

Introducción

La familia Cactaceae representa una de las radiaciones evolutivas más llamativas de

los taxa de biomas áridos de América. Los estudios basados en filogenias moleculares señalan que este grupo monofilético presenta altas tasas de especiación y la radiación

¹ Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana, D.F. México.

² Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana, D.F. México.

³ Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, D.F. México.

* Autor de correspondencia: bra@xanum.uam.mx



Alejandro Zavala

FOTO 1. *Carnegiea gigantea*.

ocurrió recientemente durante la expansión de ambientes áridos, probablemente en el Mioceno/Plioceno (Hernández-Hernández 2010; Arakaki *et al.* 2011, Bárcenas *et al.* 2011). La radiación coincide con la reducción global en la precipitación y en la concentración de CO₂ (Arakaki *et al.* 2011), así como eventos geológicos continentales. Éstos incluyen la elevación de sistemas montañosos en norte y Sudamérica que aislaron cuencas, intensificaron las condiciones de aridez y configuraron la amplia variedad de hábitats que las cactáceas colonizaron exitosamente (Rzedowski 1962; Hershkovitz & Zimmer 1997; Ritz *et al.* 2007; Hernández-Hernández 2010; Arakaki *et al.* 2011). Sin embargo, se sabe poco sobre el papel de los procesos microevolutivos (selección natural, flujo génico, endogamia y deriva génica) y su importancia relativa en la especiación de cactáceas a nivel infraespecífico. La genética de poblaciones y la filogeografía ofrecen las herramientas para inferir los procesos microevolutivos, los factores ecológicos e históricos que subyacen al origen y distribución de la diversidad genética y la especiación (Avice 2000; Beheregaray 2008).

Durante mucho tiempo se ha mantenido la idea de que la selección natural es una fuerza determinante en la evolución de cactáceas (Gibson & Nobel 1986; Landrum 2002). Sin embargo, no se han reportado trabajos en los que se mida la selección, se muestre evidencia contundente de su papel en la diversificación y se determine el valor de los caracteres adaptativos más allá de los síndromes de polinización (Gibson & Nobel 1986).

Recientemente, Gorelick (2009) propuso que la deriva génica puede ser una fuerza evolutiva más importante que la selección

natural o reduce su intensidad, pues gran parte de las cactáceas tienen tamaños efectivos poblacionales (N_e) pequeños, son endémicas y se distribuyen de manera restringida. Otra condición que da sustento a esta hipótesis es que probablemente el tamaño poblacional de los cactus se mantenga bajo durante largos periodos de tiempo debido a que el reclutamiento ocurre ocasionalmente (en pulsos sincronizados con eventos de precipitación) y que varias especies muestran tasas de crecimiento poblacional negativo (Godínez-Alvárez *et al.* 2003).

Los N_e reducidos, el endemismo y la distribución restringida propician una alta endogamia local e incrementan la intensidad de la deriva, en particular en especies que presentan autofertilización (Gorelick 2009). Las cactáceas más propensas a la endogamia son aquellas especies con ciclos de vida cortos como las globosas que tienden a presentar sistemas de apareamiento mixto y autogamia, mientras que las menos propensas son las Pachycereae, especies en las que predomina el entrecruzamiento y presentan ciclos de vida largos (Mandujano *et al.* 2010).

Entre mayor sea la endogamia menor será el N_e y mayor el papel de la deriva (Gorelick 2009). Por lo que puede esperarse que en globosas la deriva y la endogamia actúen con gran intensidad y tengan un efecto importante en su especiación.

Los estudios genéticos realizados en las cactáceas columnares que son polinizadas por murciélagos señalan que el flujo génico tiene un efecto homogeneizador entre poblaciones (Hamrick *et al.* 2002). Por otra parte, en especies polinizadas por animales con baja vagilidad, el flujo génico restringido puede intensificar la divergencia poblacional. Es probable que en cactáceas

con ciclo de vida corto y crecimiento globoso el flujo génico restringido sea un factor que promueva la especiación (Mandujano *et al.* 2010).

Con respecto a los eventos históricos, se conoce poco sobre el efecto de eventos biogeográficos, evolución geomorfológica y fluctuaciones climáticas en la estructura genética de cactáceas y su diversificación (Nason *et al.* 2002). A lo largo del tiempo, los eventos históricos modifican la distribución espacial propiciando el desarrollo de diferencias genéticas entre poblaciones como resultado del aislamiento espacial y reproductivo, así como de la selección local adaptativa, los cuales a largo plazo pueden llevar a la especiación (Fox *et al.* 2001). En Norte América a lo largo del Plioceno y Pleistoceno los eventos biogeográficos y climáticos configuraron la distribución actual de los biomas áridos, de manera que estos eventos pudieron tener un fuerte impacto en la distribución de la variación genética de cactus y su especiación. Dado que en algunas cactáceas cercanamente emparentadas prevalece la distribución segregada, particularmente en aquéllas de las regiones áridas y semiáridas del norte de México, se ha planteado que la especiación alopatrica puede ser el modo dominante de especiación en las cactáceas de Norte América, aunque es necesario poner a prueba esta hipótesis (Gibson & Nobel 1986; Hernández & Gómez-Hinostrosa 2011).

En la presente revisión se analiza la información disponible sobre estructura genética y filogeografía en cactáceas a fin de evaluar los principales patrones y procesos microevolutivos que contribuyen a explicar la especiación. México es un sitio clave en la radiación evolutiva de cactáceas, pues representa el principal centro de diversi-

dad a nivel mundial (Godínez-Álvarez & Ortega-Baez 2007), por lo que es urgente determinar cómo está configurada espacialmente la diversidad genética, analizar el papel de las fuerzas microevolutivas e inferir el impacto de los eventos geoclimáticos en su evolución.

Material y métodos

Se realizó la búsqueda de estudios sobre variación genética y estructura poblacional en cactáceas publicados en bases de datos electrónicas como *ISI WEB of Knowledge* de *Thompson Scientific* y *Biological Abstracts*. La búsqueda de información se realizó empleando términos como *genetic diversity*, *genetic structure*, *genetic differentiation*, *phylogeography* y *Cactaceae* en título, resumen y palabras clave en todos los artículos publicados de 1990 a 2012. Asimismo, se hizo una búsqueda de tesis a nivel nacional en la base de datos *tesiumam*.

La base de datos incluye estudios en los que se reportan estimadores básicos de la diversidad y estructura genética (H_{es} y F_{ST}) los cuales son comparables entre estudios y permiten inferir las fuerzas evolutivas. Los estimadores que reportan los estudios se obtuvieron a partir de isoenzimas, *RAPD*'s y microsatélites. Esta base se ordenó de acuerdo a la subfamilia *Pereskioideae*, *Opuntioideae* y *Cactoideae*. En ésta última los datos se ordenaron por tribus (*Cacteae*, *Pachycereeae* y *Cereae*). Se compararon los estimadores de diversidad y estructura entre especies con base en las características de historia de vida (sistemas de apareamiento, polinización y dispersión) y se describen las principales fuerzas evolutivas y factores históricos que han tenido una influencia importante en la configuración genética de las especies. Se discute la urgencia de implementar métodos y análisis filogeográficos para poner a prueba hipótesis biogeográficas relacionadas con los eventos geoclimáticos que dieron origen

Alejandro Zavala



FOTO 2. *Neobuxbaumia tetetzo*.

a la expansión de biomas áridos mexicanos y puedan explicar la especiación de cactáceas a nivel infraespecífico.

Resultados

Los estudios sobre estructura genética y filogeografía que contribuyen a explicar la evolución a nivel infraespecífico en la

familia Cactaceae se encuentran en su etapa inicial. De las más de 2000 cactáceas descritas, sólo se han analizado alrededor de 28 especies silvestres, las cuales están comprendidas en 14 de los cerca de 100 géneros reconocidos. Los estudios están sesgados hacia la subfamilia Cactoideae, en particular miembros de las tribus Cacteeae, Pachycereeae y Cereeae de los nueve que



David Bravo

FOTO 3. *Stenocereus pruinosus*.

comprende la subfamilia. Los miembros de Pereskioideae y Opuntioideae son los menos estudiados y ninguna especie de Maihueinioideae ha sido analizada (Cuadro 1). Por lo que los resultados descritos aquí deben considerarse exploratorios.

En Norte América se han examinado principalmente especies de la subfamilia Cactoideae, cuatro pertenecen a la tribu Cacteeae y 12 a Pachycereeae. Éstas se distribuyen en los desiertos de Sonora y Baja California y en la región semiárida del Valle de Tehuacán en Puebla, a excepción de la globosa *Astrophytum asterias* del desierto Chihuahuense (Cuadro 1). No se han reportado estudios de la zona árida Queretano-Hidalguense de México.

En Sudamérica se ha estudiado una especie de la subfamilia Pereskioideae y una de Opuntioideae. Dentro de las Cactoideae se incluye a un miembro de Pachycereeae y nueve de Cereae (Cuadro 1). Los estudios se concentran en la región árida pericari-beña de Venezuela, la vegetación brasileña denominada caatinga y las islas Galápagos. No se han reportado trabajos de la región árida andina. Tanto en Norte América como en Sudamérica, la mayoría de las cactáceas estudiadas son endémicas y de distribución restringida (Cuadro 1). En el caso de las especies con distribución amplia sólo se han estudiado algunas poblaciones dentro de un mismo país o región.

En el cuadro 2 se sintetiza la información sobre los estimadores genéticos, características de historia de vida, eventos históricos y fuerzas microevolutivas que han moldeado la estructura genética en cactus. Como se observa en el cuadro 2, las isoenzimas son el principal marcador molecular empleado, con el 72% de los trabajos, mientras que los *RAPD*'s y microsatélites

se han utilizado en menor proporción. Los cactus de hábito columnar y arboreo son los más estudiados, seguidos de los globosos y arbustivos (Cuadro 2). En las especies de Pachycereeae se observa cierta correspondencia entre los atributos genéticos y las características ecológicas, aunque en Cereae no sucede lo mismo (Cuadro 2). Asimismo, se observa que en la mayoría de las especies de Pachycereeae y Cacteeae no se ha profundizado en los aspectos históricos que contribuyen a inferir el papel de las fuerzas evolutivas (Cuadro 2). A continuación se describen en mayor detalle los resultados de las especies reportadas y algunas conclusiones relevantes sobre los procesos microevolutivos.

Pereskioideae y Opuntioideae

El único estudio reportado de la subfamilia Pereskioideae se realizó en *Pereskia guamacho*. La especie presentó alta diversidad genética ($H_e=0.239$), la cual se concentra en poblaciones del noroeste de Venezuela. En poblaciones de la península de Paraguaná la variación fue menor, posiblemente como resultado del aislamiento geográfico que impidió la reintroducción de alelos del continente y la reducción del tamaño poblacional (Nassar *et al.* 2002). La diferenciación genética ($\theta=0.112$) se atribuyó a la distribución amplia y continua de las poblaciones que favorecen el flujo de genes, aún cuando la polinización y dispersión sea mediada por insectos.

En la familia Opuntioideae, se evaluó el papel de la especiación alopátrica a fina escala de las tres variedades de *Opuntia echios* (var. *echios*, var. *gigantea* y var. *zacana*), distribuidas alrededor de la Isla Santa Cruz e islas satélite en las Galápagos (Helsen *et al.* 2011). Se detectaron, mediante

CUADRO 1. Cactáceas estudiadas con el enfoque de la genética de poblaciones y filogeografía. Las especies están ordenadas de acuerdo a la subfamilia y tribu dentro de Cactoideae (Bárcenas *et al.* 2011). Se indica distribución regional y continental. Fotos 1-7.

Especie	Subfamilia/Tribu	Distribución
<i>Pereskia guamacho</i>	P	Endémica de Venezuela y Colombia •
<i>Opuntia echios</i>	O	Endémica de las Islas Galápagos, Ecuador •
<i>Astrophytum asterias</i>	C/Cac	Edémica del desierto Chihuahuense ♦
<i>Mammillaria crucigera</i>	C/Cac	Endémica del VTC ♦
<i>Mammillaria napina</i>	C/Cac	Endémica del VTC ♦
<i>Mammillaria sphacelata</i>	C/Cac	Endémica del VTC ♦
<i>Carnegiea gigantea</i>	C/Pac	Endémica del Desierto Sonorense ♦
<i>Cephalocereus columna-trajani</i>	C/Pac	Endémica del VTC ♦
<i>Cephalocereus totolapensis</i>	C/Pac	Endémica de Oaxaca ♦
<i>Lophocereus schottii</i>	C/Pac	Amplia desde Sinaloa, Baja California y Arizona ♦
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	C/Pac	Endémica del VTC ♦
<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i>	C/Pac	Amplia desde la Cuenca del Río Balsas y el VTC ♦
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>	C/Pac	Endémica del VCT ♦
<i>Pachycereus pringlei</i>	C/Pac	Endémica del Desierto Sonorense ♦
<i>Stenocereus eruca</i>	C/Pac	Endémica, restringida a áreas costeras de las planicies de Magdalena, Baja California Sur ♦
<i>Stenocereus griseus</i>	C/Pac	Amplia, en Venezuela •
<i>Stenocereus gummosus</i>	C/Pac	Endémica del Desierto Sonorense ♦
<i>Stenocereus stellatus</i>	C/Pac	Endémica del Centro de México ♦
<i>Stenocereus thurberi</i>	C/Pac	Endémica del Desierto Sonorense ♦
<i>Cereus repandus</i>	C/Cer	Amplia, Venezuela •
<i>Melocactus concinnus</i>	C/Cer	Amplia, Brasil •
<i>Melocactus curvispinus</i>	C/Cer	Amplia, en Centro América, sur de México y Venezuela •
<i>Melocactus glaucescens</i>	C/Cer	Endémica de Brasil •
<i>Melocactus paucispinus</i>	C/Cer	Endémica de Brasil (Bahia) •
<i>Pilosocereus lanuginosus</i>	C/Cer	Amplia, desde Venezuela, Ecuador, Perú, Colombia, Antillas menores •
<i>Pilosocereus machrisii</i>	C/Cer	Restringida al este de Brasil en poblaciones agregadas •
<i>Pilosocereus tillianus</i>	C/Cer	Endémica de Venezuela •
<i>Praecereus euchlorus</i>	C/Cer	Amplia (sureste de Brasil, Andes y Venezuela), con poblaciones agregadas •

Subfamilia: Pereskioideae, P; Opuntioideae, O; Cactoideae, C. Tribus dentro de Cactoideae: Cacteeae, Cac; Cereae, Cer; Pachycereae, Pac. Norte América ♦; Sudamérica •; Valle de Tehuacán-Cuicatlán, VTC



David Bravo

FOTO 4. *Sienocereus stellatus*.



Salvador Arias

FOTO 5. *Cephalocereus totolapensis*.

microsatélites, dos grupos genéticos: el primero formado por todas las opuntias de Santa Cruz (var. *echios* y var. *gigantea*) y el segundo por las opuntias de las islas satélite Syemour Norte y Daphne Mayor (var. *echios* y var. *zacana*). La formación de estos dos grupos puede ser resultado del aislamiento de Daphne Mayor del resto de las islas, en el último máximo glacial. Por otra parte, el patrón de aislamiento por distancia observado entre las poblaciones del noroeste y el resto de la Isla Santa Cruz

se explica a partir de la hipótesis sobre la presencia de barreras locales al flujo génico. Dichas barreras consistieron de campos de lava estéril, originadas por la actividad volcánica, que impidieron la colonización de *O. echios* hasta que cambiaron las condiciones ecológicas.

Cactioideae

Cacteae. En Norte América el género más estudiado de esta tribu corresponde a *Mammillaria*. Los atributos genéticos

observados de *Mammillaria crucigera*, *M. napina* y *M. sphacelata*, endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (VTC), consisten en una alta diversidad ($H_{es}=0.591, 0.722$ y 0.699 , respectivamente) y baja diferenciación genética, a excepción de *M. crucigera* ($R_{ST}=0.591$) que mostró la diferenciación más alta de todas las globosas (Cuadro 2). La estructura genética de *M. crucigera*, *M. napina* se asocia con la distribución discontinua y la endogamia local que promueven los insectos (himenópteros, dípteros y coleópteros) que de acuerdo con la morfología floral, probablemente las polinizan. La deriva génica puede ser un factor determinante en la estructura genética pues las poblaciones están formadas por un número reducido de individuos, a excepción de *M. sphacelata* (Ibarra 2009; Tapia 2011). Dado que *M. sphacelata* presenta reproducción mixta, se sugiere que la endogamia puede ser favorecida por la reproducción asexual y dispersión de rametos (Tapia 2011).

Pachyceerae. Independientemente del marcador molecular empleado, la mayor parte de las especies de la tribu Pachyceerae muestran una alta diversidad genética ($H_{es}=0.129-0.402$) y un nivel de estructuración bajo ($F_{ST}=0.017-0.281$) (Cuadro 2). Estos valores están dentro de los rangos de diversidad y diferenciación genética reportados para especies leñosas de vida larga, polinizadas y dispersadas por animales, así como en los rangos obtenidos para columnares norte americanas (Hamrick *et al.* 2002). Cerca de la mitad de las especies presentan entrecruzamiento obligado, dispersión a larga distancia y polinización por animales, principalmente murciélagos (Cuadro 2). Éstos son considerados los polinizadores efectivos de

columnares y son capaces de desplazarse grandes distancias, hasta 40 km por noche (Rojas-Martínez & Valiente-Banuet 1996, 2002; Nassar *et al.* 1997). Este intenso flujo de genes puede evitar la acumulación de diferencias genéticas que llevan a la divergencia poblacional.

Dentro de los estudios realizados en especies norteamericanas, el de Esparza-Olguín (2005) puede ilustrar sobre la alta diversidad que muestran las cactáceas columnares. Se comparó la diversidad genética y el grado de rareza (en relación al rango de distribución) de *Neobuxbaumia macrocephala*, *N. mezcalaensis* y *N. tetetzo*, siendo la primera la de distribución más restringida dentro del VTC y la última de distribución más amplia. La diversidad genética de las tres columnares es alta ($H_{es}=0.335, 0.402$ y 0.307 , respectivamente) e independiente del grado de rareza. Dado que la diversidad genética es mayor a la reportada en otras especies raras, se concluyó que en estas especies, la diversidad genética no está relacionada con el nivel de rareza. Debido a que *N. macrocephala* presenta una variación genética mayor a la esperada, se considera que la especie proviene de poblaciones más amplias y diversas; los resultados positivos de un análisis de cuello de botella reciente apoyan esta hipótesis.

En cuatro poblaciones de *Stenocereus stellatus*, establecidas en un abanico aluvial de posible origen holocénico, se estudió si la estructura genética estaba influenciada por el grado de evolución edáfica de las cuatro terrazas que forman dicho abanico (Cornejo-Romero 2004). Se encontró una alta diferenciación local ($F_{ST}=0.106$) que se relacionó con el reclutamiento diferencial en las terrazas, el cual a su vez está condicionado por el desarrollo edáfico.

Éste originó un gradiente de aridez, en el cual las terrazas antiguas tienen suelos más áridos y en ellos predomina el reclutamiento clonal. Mientras que el resto de los suelos, de formación más reciente, ofrece un microambiente más húmedo que favorece el reclutamiento vía semillas. El tipo de reclutamiento predominante entre los pisos del abanico pudo originar una composición genética distinta y llevar a la alta diferenciación local. Por lo que es probable que la heterogeneidad microambiental sea un factor que contribuya a la divergencia de las poblaciones de *S. stellatus* y limite el flujo génico dentro de esta geoforma. Otra posible explicación, que requiere ponerse a prueba, está relacionada con la selección natural dirigida por estrés hídrico entre pisos que promovió la diferenciación genotípica.

Los dos estudios con enfoque filogeográfico que ponen a prueba hipótesis biogeográficas pertenecen al Desierto Sonorense y corresponden a *Lophocereus schottii* y *Stenocereus gummosus*. Las poblaciones de estas especies muestran linajes genéticos, estructurados geográficamente a causa de la vicarianza y dispersión, así como a los cambios climáticos del Pleistoceno. En *L. schottii* se encontró evidencia de vicarianza y dispersión. La división de los filogrupos de Baja California y Sonora se explican por dos eventos de vicarianza, uno asociado con la separación de la península del continente y el segundo por la invasión del mar a la península (Nason *et al.* 2002). Asimismo, se infirió que las poblaciones se expandieron hacia el norte de Baja California a partir de un único refugio ubicado al sur, durante los ciclos de contracción y expansión del Pleistoceno. Lo anterior se basó en el hecho de que los parámetros de diversidad genética disminuyen conforme aumenta la latitud;

y que las poblaciones del norte (derivadas) se anidan dentro del filogrupo formado por las poblaciones del sur (ancestrales).

En *S. gummosus* el origen disyunto de las poblaciones de la península y las islas de Baja California, así como las de Sonora, se atribuye, en parte, a la dispersión histórica. En las poblaciones peninsulares de *S. gummosus* también se observó una correlación entre diversidad genética y latitud, la diversidad genética disminuye conforme aumenta la latitud aunque esta correlación es más débil que la reportada en *L. schottii*. Lo anterior sugiere que ambas especies presentan una estructura genética concordante, derivada de una historia ambiental común (Clark-Tapia & Molina-Freaner 2003).

Hasta la fecha sólo se ha publicado un trabajo donde se encuentra evidencia de especiación (Molina-Freaner & Clark-Tapia 2005). Dado que la composición alélica de *S. eruca* es un subgrupo de la de *S. gummosus* y que el porcentaje de loci polimórficos, número de alelos promedio por locus y heterocigosis son menores en *S. eruca* que en *S. gummosus* ($H_{es} = 0.154$ y 0.261 , respectivamente), se determinó que *S. eruca* derivó recientemente de *S. gummosus*.

La moderada variación genética y baja diferenciación de la especie venezolana *Stenocereus griseus* ($H_{es} = 0.182$ y $G_{ST} = 0.092$ respectivamente) se relacionó con el síndrome quireptófilo y se considera que las barreras geográficas que actualmente separan a las poblaciones son insuficientes para promover la especiación.

Cereae. Las especies estudiadas de la tribu Cereae pertenecen a los géneros *Cereus*, *Pilosocereus*, *Praecereus* y *Melocactus*, los cuales mostraron una diversidad de moderada a alta ($H_{es} = 0.145$ – 0.443), y una divergencia

FOTO 6. *Astrophytum asterias*.

poblacional con la misma tendencia (0.126–0.484), si se excluyen las tres especies de melocactos brasileños sujetos a un fuerte impacto antropogénico (*M. glaucescens*, *M. paucispinus* y *M. concisus*) (Cuadro 2).

El patrón de diversidad en *Melocactus* se asoció a características como sistema reproductivo mixto, auto-compatibilidad; polinización y dispersión restringidas, mediadas por colibríes territoriales e insectos. Se planteó que la diferenciación genética se debe a que las poblaciones se encuentran aisladas como resultado de las contracciones y expansiones de las zonas áridas, hace aproximadamente 18 000 años, y han impedido el contacto genético (Nassar *et al.* 2001; Moraes *et al.* 2005; Mota-Lambert *et al.* 2006a, b). En general, la diferenciación interpoblacional se relacionó con la acción de deriva génica, escaso flujo de genes y endogamia (Nassar *et al.* 2001; Moraes *et al.* 2005; Mota-Lambert *et al.* 2006a, b). La deriva génica puede ser resultado de la reducción del tamaño poblacional asociado a la fragmentación y el aislamiento poblacional. El flujo génico local se favorece por la conducta territorial del colibrí polinizador, *Chlorostilbon aureoventris*. Es muy probable que ocurra endogamia biparental pues la

dispersión de semillas la realizan lagartijas y hormigas, cuya capacidad de dispersión es limitada.

La diversidad del melocacto venezolano, *M. curvispinus*, es moderada ($H_e=0.145$) y sus poblaciones mostraron niveles de heterocigosidad variables. Es probable que aquellas poblaciones con alta heterocigosidad formaran parte de una vegetación árida más amplia que mantenía poblaciones grandes durante el último glacial máximo. En cambio, en las poblaciones menos diversas, aisladas geográficamente, es posible que la deriva génica haya reducido la variación (Nassar *et al.* 2001).

La alta diversidad y baja diferenciación genética de la columnar venezolana *Pilosocereus lanuginosus* ($H_{es}=0.274$ y $G_{ST}=0.043$, respectivamente) pueden deberse al alto flujo génico que promueve el murciélago nectarívoro *Leptonycteris curasoae* (Cuadro 2). La alta diversidad encontrada en el noroeste de Venezuela y su mantenimiento se asoció con la disponibilidad de hábitats grandes y estables que se distribuyen de manera continua, posiblemente desde el Terciario Tardío (Nassar *et al.* 2003).

Al este de Brasil, las poblaciones de *Pilosocereus machrisii* presentan una alta diversidad genética ($H_{es}=0.38$) y un gran número de alelos raros (Cuadro 2, Moraes *et al.* 2005). Es posible que las poblaciones aisladas se diferenciaron genéticamente como resultado de los eventos de expansión-contracción de ambientes áridos y, al re-establecer el contacto, incrementaran su variación. La pronunciada diferenciación genética de *P. machrisii* ($\theta=0.281$) puede atribuirse a que sus poblaciones son pequeñas y aisladas, así como a la endogamia biparental, la selección contra heterocigotos y al flujo génico restringido



Alejandro Zavala

FOTO 7. *Neobuxbaumia macrocephala*.

CUADRO 2. Valores promedio de diversidad y diferenciación genética en cactáceas, columnares y en las especies de tres subfamilias de cactáceas. Datos basados en isoenzimas (*), microsatélites (**) y RAPD (•). Se indica Forma de vida/Sistema de Cruzamiento/Compatibilidad/Síndrome de polinización (FV/SC/C/SP), datos obtenidos de Mandujano *et al.* 2010. Fuerzas evolutivas y procesos históricos que explican la estructura observada.

Grupo o especie	No. pobs.	N	H_{as}	$G_{ST}^a, F_{ST}^b, R_{ST}^c, \theta^d$	FV/SC/C/SP	Fuerza evolutiva	Proceso histórico	Referencia
Todas las plantas**			0.15 ¹ , 0.214 ²	0.288 ^{1,a} , 0.350 ²				¹ Hamrick <i>et al.</i> 2002; ² Nybohm & Bartish 2000
Leñosas de vida larga••			0.242 ²	0.084 ^{1,a} , 0.250 ²				
Leñosas con entrecruzamiento, polinizadas por animales••			0.211 ¹ , 0.228- 0.260 ²	0.099 ^{1,a} , 0.280 ²				
Plantas con entrecruzamiento, semillas dispersadas por granividad•			0.152	0.189 ^a				Hamrick & Godt 1996
Plantas polinizadas por abejas•			0.305	0.202 ^a				Loveless & Hamrick 1984
Cactáceas ^{1,•}			0.211 ¹	0.120 ^{1,a}		Alto flujo génico		
PERESKIOIDEAE								
<i>Pereskia guamacho</i> •	17	816	0.239	0.112 ^b	A/E/Al/Me	Alto flujo de genes	Distribución amplia y continua en Venezuela	Nassar <i>et al.</i> 2002

OPUNTIOIDEAE									
<i>Opuntia echinos*</i>	22	444	0.65-0.77	0.056, 0.058 ^b	Ar/E, A/?/?	Bareras locales al flujo génico	Aislamiento geográfico entre islas durante el Último Máximo Glacial	Helsen <i>et al.</i> 2011	
CACTOIDEAE									
<i>Astrophytum asterias*</i>	5	142	0.63-0.81	0.05 ^a	Glo/M/AC, AI/Me			Terry <i>et al.</i> 2012	
<i>Mammillaria crucigera*</i>	3	64	0.555	0.591 ^c	Glo/?/?/?	Deriva génica, endogamia local		Ibarra 2009	
<i>Mammillaria napina*</i>	4	864	0.722	0.09 ^b	Glo/?/?/?	Deriva génica, endogamia local,		Tapia 2011	
<i>Mammillaria sphaeclata*</i>	5	106	0.699	0.103 ^b	Glo/M/?/?	Endogamia		Tapia 2011	
<i>Carnegia gigantea</i> ^{1, •}	16		0.129	0.075 ^a	A/?/Q/?			Hamrick <i>et al.</i> 2002	
<i>Cephalocereus columna-trajanti</i> [•]	5	102	0.310	0.287 ^b	Co/E/AI/Q			Vázquez-Montiel 2005	
<i>Cephalocereus torolapensis</i> [•]	3	120	0.229	0.144 ^d	Co/?/Q/?			Palleiro-Dutrenit 2008	
<i>Lophocereus schottii</i> [•]	8	147	0.145	0.150 ^a	A/E/AI/F			Parker & Hamrick 1992	
<i>Lophocereus schottii</i> [•]	22		0.226	0.302	A/E/AI/F	Flujo génico	Vicarianza y dispersión durante los cambios climáticos del Pleistoceno	Nason <i>et al.</i> 2002	
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i> ^{••}	3	100	0.535 ⁵ 0.348 ⁴	0.017 ^{5, d} 0.229 ^{4, b} 0.106 ^{4, d}	Co/E/AI/Q			³ Esparza-Olguín 2005; ⁴ Alejos 2002	

<i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> ••	3	103	0.402 ³ 0.280 ⁵	0.042 ^{3,a} 0.230 ^{5,b} , 0.081 ^{5,d}	A/E/AI/Q	Alto flujo génico	Disponibilidad de hábitats grandes y estables, continuos posiblemente desde el Terciario	Nassar <i>et al.</i> 2003
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> ••	3	103	0.507	0.193 ^d	Co/?/?/?			Molina-Freaner & Clarck-Tapia 2005
<i>Pachycereus pringlei</i> ••	19		0.212	0.076 ^d	Co/?/?/?			
<i>Stenocereus erica</i> •	6	436	0.154		Ci/E/AI/‡			
<i>Stenocereus griseus</i> •	15	717	0.182	0.092 ^d	A/?/?/Q	Alto flujo génico		
<i>Stenocereus gummosus</i> •	10-12	600-659	0.261	0.102 ^d	Ai/?/AI/F		Vicarianza y dispersión	Molina-Freaner & Clarck-Tapia 2005
<i>Stenocereus stellatus</i> •	4	147	0.247	0.106 ^d	Co/E/AI/Q			Cornejo-Romero 2004
<i>Stenocereus thurberi</i> ••	20		0.201	0.128 ^d	Co/?/?/‡			
<i>Cereus repandus</i> •	14	648	0.242	0.126 ^d	Co/E/AI/Q	Alto flujo génico	Disponibilidad de hábitats grandes y estables, continuos posiblemente desde el Terciario	Nassar <i>et al.</i> 2003
<i>Melocactus concinnus</i> •	3	64	0.066	0.349 ^b	Glo/?/?/O	Deriva génica, bajo flujo génico, endogamia	Contracciones y expansiones (~18,000 años)	Mota-Lambert <i>et al.</i> 2006a
<i>Melocactus curvispinus</i> •	18	864	0.145	0.193 ^d	Glo/M/AC/O	Deriva génica, bajo flujo génico, endogamia	Aislamiento geográfico (en poblaciones menos diversas)	Nassar <i>et al.</i> 2001

⁵ Rivera 2005

<i>Melobactis glaucescens</i> *	4	98	0.03-0.08	0.045 ^b	Glo/?/?/0	Deriva génica, bajo flujo génico, endogamia	Mota-Lambert <i>et al.</i> 2006b
<i>Melobactis paucispinus</i> *	10	256	0.031	0.504 ^b	G 1 o / M / AC/O	Deriva génica, bajo flujo génico, endogamia	Mota-Lambert <i>et al.</i> 2006a
<i>Præacereus euchlorus</i> *	6	91	0.443	0.484 ^d	E/?/?/Q	Tamaño poblacional pequeño, endogamia biparental y selección natural contra heterócigos y flujo génico restringido	Moraes <i>et al.</i> 2005
<i>Pilosocereus lanuginosus</i> *	10	430	0.274	0.043 ^d	A/E/AI/Q	Alto flujo génico	Nassar <i>et al.</i> 2003
<i>Pilosocereus machrisii</i> *	6	94	0.380	0.281 ^d	Ar/?/?/‡	Tamaño poblacional pequeño, endogamia biparental y selección natural contra heterócigos y flujo génico restringido	Moraes <i>et al.</i> 2005
<i>Pilosocereus trillianus</i> *	2	80	0.552	0.028 ^b	Co/?/AC/Q	Alto flujo génico	Figueredo <i>et al.</i> 2011

N = tamaño poblacional; H_{es} diversidad genética o heterocigosis esperada en equilibrio de Hardy-Weinberg [un valor igual a 0 indica que no existe variación genética en la especie y tiende a 1 si la diversidad es alta]; G_{st} , F_{st} y R_{st} = proporción de la diversidad genética debida a diferencias entre poblaciones; θ = diferenciación interpoblacional (equivalente a la F_{st} de Wright). Estos índices son considerados análogos e indican la pérdida de heterocigidad en función del incremento de los homócigos. Si tienden a 1 señalan que las poblaciones son muy distintas genéticamente y si se acercan a 0 indican que las poblaciones están poco diferenciadas y comparten la mayor parte de la variación.
 Forma de vida: Arbol, A; Arbusto, Ar; Cilíndrica, Ci; Columnar, Co; Expansivo, E; Globosa, Glo. Sistema de Cruza: Entrecruzamiento, E; Mixto M. Compatibilidad: Autoincompatibilidad, AI; Autocompatibilidad, AC. Síndrome de Polinización: Melitofilia, Me; Ornitofilia, Or; Quiropterofilia, Q; Fanelofilia, F; más de un polinizador ‡. Se desconoce (?).

por largos periodos (Moraes *et al.* 2005). Esta diferenciación y el hecho de que no se detectó un patrón de aislamiento por distancia, apoyan la hipótesis de fragmentación de poblaciones grandes, distribuidas ampliamente en el Cuaternario cuando el clima frío y seco favoreció la expansión de hábitats xéricos (Pennington *et al.* 2000; Moraes *et al.* 2005).

La diversidad genética de la columna *Pilosocereus tillanus* ($H_{es}=0.352$) es alta y se explica no solo la poliploidía, por el alto flujo de genes que promueven los murciélagos y aves, sino también porque es posible que las dos poblaciones fragmentadas representan relictos de una distribución más amplia que han mantenido altos niveles de diversidad. Se considera que es probable que las poblaciones se contrajeran durante los cambios cíclicos del Cuaternario y que la diversidad refleje al mismo tiempo una relativa estabilidad demográfica (Figueredo *et al.* 2010).

Dentro de la tribu Cereeae, *Praecereus euchlorus* mostró la diversidad genética más alta y al mismo tiempo la mayor diferenciación ($H_{es}=0.443$ y $G_{ST}=0.484$), estos atributos genéticos se relacionan con fragmentación, tamaño poblacional reducido, endogamia biparental, así como selección natural y flujo génico restringido. En contraste, *Cereus repandus* mostró valores similares a columnares de la tribu Pachycereeae ($H_{es}=0.242$ y $G_{ST}=0.126$), posiblemente debido a la disponibilidad de hábitats grandes, estables y continuos, así como al alto flujo génico que promueven los murciélagos polinizadores (Cuadro 2).

Finalmente, los trabajos en cactáceas sudamericanas coinciden en que las regiones áridas son hábitats remanentes, aislados espacialmente que albergan información genética única y pueden fungir

como reservorios genéticos de la vegetación xerófila de Venezuela y Brasil (Nassar *et al.* 2002; Moraes *et al.* 2005).

Discusión

Los estudios de genética de poblaciones y filogeografía realizados hasta ahora son escasos lo cual dificulta la posibilidad de establecer patrones sobre su evolución a nivel infraespecífico y expliquen la alta diversidad. La mayor parte de los estudios de genética de poblaciones no incluyen el componente histórico, a pesar de que existe evidencia de que dicho componente ha moldeado la estructura genética, ha dirigido la especiación y ha originado un alto endemismo en biomas áridos (Riddle *et al.* 2000; Byrne 2008). Considerando que este trabajo representa un análisis exploratorio, se discuten posibles tendencias de la evolución en cactus, y se proponen los sistemas mexicanos que podrían utilizarse para analizar en detalle los procesos microevolutivos.

La evolución de las cactáceas se ha explicado fundamentalmente como un proceso adaptativo a las condiciones de aridez, mediado por la selección natural. Paradójicamente, no se han reportado estudios que muestren que la selección natural ha sido la principal fuerza promotora de la especiación. Varias especies de cactáceas que muestran distribución restringida a hábitats específicos pueden emplearse con este fin. En la región semiárida del VTC algunas columnares y mammillarias se distribuyen en afloramientos litológicos, tipos de suelo, altitud y pendiente particulares (Peters 2000). Éstas podrían utilizarse para inferir si estos factores ambientales dirigen la selección natural y cuál es su influencia en la evolución de miembros de la tribu

Pachycereae, la cual se originó y diversificó en este lugar (Barba-Montoya 2009).

En las mammillarias con poblaciones aisladas y baja capacidad de dispersión, se puede poner a prueba si estas características junto con la selección natural promueven la divergencia interpoblacional y propician la especiación en la heterógena topografía del VTC.

En las especies de suculentas de los géneros africanos *Lithops* y *Argyroderma* (Aizoaceae) se demostró que la selección de caracteres morfológicos es una respuesta adaptativa a la variación edáfica entre las cuencas que habitan. Al igual que algunas especies de *Mammillaria*, estas especies africanas presentan distribución discontinua, aislamiento poblacional y dispersión limitada. Los estudios revelan que selección en combinación con la heterogeneidad topográfica y edáfica han sido factores importantes en la especiación alopatrica de *Lithops* y *Argyroderma* (Ellis *et al.* 2006; Kellner *et al.* 2011).

Los estudios sobre estructura genética resumidos aquí apoyan la hipótesis de que la deriva génica y la endogamia pueden ser dos fuerzas que tienen un efecto significativo en la divergencia poblacional de cactáceas, como en los géneros *Mammillaria* y *Melocactus*. Estos cactus globosos presentan distribución agregada y tamaños poblacionales pequeños. Asimismo, las especies muestran sistemas de apareamiento mixto y autofecundación (Mandujano *et al.* 2010; Tapia 2011), características que incrementan la probabilidad de apareamientos consanguíneos. Las especies con estas características deben seguir estudiándose, desde el enfoque filogeográfico, para inferir cambios históricos en el N_e y describir ampliamente la importancia de la deriva en la especiación.

De acuerdo con los estudios reportados hasta ahora, el flujo génico puede reducir la divergencia interpoblacional en algunas especies, pero en otras actuar como factor que intensifica la divergencia, lo cual a largo plazo puede llevar a la especiación. Las especies de la tribu Pachycereae tienden a presentar bajas tasas de diferenciación genética (Cuadro 2). Inclusive en especies domesticadas de dicha tribu y que también son polinizadas por murciélagos, los estudios de genética de poblaciones revelan una baja diferenciación y un efecto homogeneizador del flujo génico sobre características morfológicas que están bajo selección artificial (Casas *et al.* 2007). Estos resultados sugieren que en columnares con alto flujo génico, la selección natural y posiblemente la alopatría pueden ser determinantes en la especiación. En cambio, en especies con hábito globoso el flujo génico es restringido porque las especies muestran una marcada distribución en parches y presentan baja capacidad de dispersión de polen y semillas (Moraes *et al.* 2005, Mandujano *et al.* 2010). La combinación de flujo génico restringido, deriva génica y endogamia, así como distribución en parches pueden estar relacionadas la especiación de mammillarias, las cuales presentan una de las tasas de especiación más altas dentro de cactáceas (Hernández-Hernández 2010).

La mayoría de los estudios realizados en cactáceas de Norte América adolecen de las explicaciones históricas, un aspecto fundamental para comprender la evolución del grupo. Los estudios filogeográficos realizados en *Lophocereus schottii*, *Stenocereus gummosus* y *S. eruca* en los desiertos del norte del país, muestran patrones de variación genética y estructura consistentes con cambios en la distribución debido tanto a

eventos biogeográficos como a las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno (Nason *et al.* 2002; Fehlbert & Ranker 2009; Garrick *et al.* 2009; Rebernik *et al.* 2010). Los estudios filogeográficos que pongan a prueba hipótesis de este tipo contribuirán a comprender la respuesta de las cactáceas a los eventos históricos, ocurridos durante el Neogeno como la elevación de las Sierras Madre Oriental y Occidental y el Eje Transmexicano, que han promovido el aislamiento geográfico y restringido el flujo génico en especies o géneros con amplia distribución o endémicas. Asimismo, este tipo de estudios permitirán establecer o confirmar posibles rutas de colonización para poner a prueba hipótesis de migración en los miembros de la tribu *Pachycereeae* y del género *Ferocactus* (Barba-Montoya 2009; Cota-Sánchez 2008).

Recientemente, se han publicado estudios sobre la influencia de los cambios climáticos del Pleistoceno en la estructura filogeográfica de plantas de la familia Asteraceae y Euphorbiaceae de los desiertos del norte de México. Los cambios en distribución de las biotas han provocado contracciones, expansiones, fragmentación poblacional y aislamiento geográfico que a su vez han generado divergencias genéticas entre los linajes que conforman a las especies. Este patrón sugiere que las especies han persistido en múltiples refugios durante los periodos más fríos y húmedos, a partir de los cuales se han expandido, dando lugar a una alta diversidad genética y linajes geográficamente diferenciados por interrupciones del flujo génico y deriva génica (Fehlbert & Ranker 2009; Garrick *et al.* 2009; Rebernik *et al.* 2010). Estas evidencias pueden tomarse como referencia para plantear los posibles escenarios evolutivos para cactus que se distribuyen en dichos desiertos.

El estado de conservación de las cactáceas es crítico debido principalmente a actividades humanas como alteración del hábitat, tráfico internacional y colecta ilegal que amenazan a las poblaciones (Boyle & Anderson 2002). Un gran número de cactáceas están incluidas en listas de especies amenazadas de varias organizaciones internacionales y nacionales (Hunt 1999; SEMARNAT 2002; IUCN 2004). En México se enlistan 239 especies y 16 subespecies en tres de las cuatro categorías de riesgo (en peligro de extinción=27; amenazadas=81 y sujetas a protección especial=157 taxones) que representan el 39.83% de las especies del país (Arias *et al.* 2005; Godínez-Álvarez & Ortega-Baes 2007). Por otra parte, los cactus presentan características ecológicas que los hacen vulnerables a perturbaciones ambientales (distribución restringida, ciclos de vida largos y tasas de crecimiento bajas) y pueden dificultar el mantenimiento de sus poblaciones (Godínez-Alvarez *et al.* 2003; Arias *et al.* 2005; Ortega-Baes & Godínez-Alvarez 2006). Estos hechos resaltan la necesidad de implementar información genética para planear estrategias de conservación que permitan mantener el acervo genético de las especies y los procesos evolutivos que han dirigido la diversificación del grupo. Las cactáceas son especies clave de los sistemas áridos mexicanos, por lo que los estudios sobre genética de poblaciones y particularmente sobre filogeografía, contribuirán a explicar y conservar a dichas especies y a la alta diversidad florística que caracteriza a las regiones áridas mexicanas.

Agradecimientos

Amelia Cornejo-Romero (ACR) recibió apoyo del CONACyT a través de la beca de doctorado

No. 158260. Este artículo es parte del trabajo de investigación de ACR, alumna del Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud de la Universidad Autónoma Metropolitana. La UAM brindó apoyo logístico. ACR agradece los valiosos comentarios de la Dra. Rosaura Grether y dos revisores anónimos que ayudaron a mejorar este escrito.

Literatura citada

- Alejos-Velázquez LP. 2002. Estudio de la estructura poblacional de *Neobuxbaumia macrocephala* en Tehuacán-Cuicatlán, Puebla, mediante el uso de marcadores moleculares. Tesis profesional. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. México.
- Anderson EF. 2001. *The cactus family*. Timber, Portland, OR.
- Arakaki M, Soltis DE, Soltis PS & Speranza PR. 2010. Characterization of polymorphic microsatellite loci in *Haageocereus* (Trichocereae, Cactaceae). *Am J Bot* **97**:17-19.
- Arakaki M, Christin PA, Nyffeler R, Lendel A, Egglic U, Ogburna RM, Spriggs E, Moored MJ & Edwards EJ. 2011. Contemporaneous and recent radiations of the world's major succulent plant lineages. *Pro Nat Acad Sci USA* **108**:8379-8384.
- Arias S, Guzmán U, Mandujano MC, Soto-Galván M & Golubov J. 2005. Las especies mexicanas de cactáceas en riesgo de extinción. *Cact Suc Mex* **4**:101-124.
- Avisé JC. 2000. *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Barba-Montoya JA. 2009. Origen y diversificación de la tribu Pachycereae (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Bárceñas RT, Yesson C & Hawkins JA. 2011. Molecular systematics of the Cactaceae. *Cladistics* **27**:470-489.
- Beheregaray, LB. 2008. Twenty years of phylogeography: the state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. *Mol Ecol* **17**:3754-3774.
- Boyle TH & Anderson E. 2002. Biodiversity and Conservation. En: Nobel P.S. Ed. *Cacti. Biology and uses*. University of California Press, Los Angeles, 125-141.
- Byrne M. 2008. Evidence for multiple refugia at different time scales during Pleistocene climatic oscillations in southern Australia inferred from phylogeography. *Quat Sci Rev* **27**:2576-2585.
- Casas A, Otero-Arnaiz A, Pérez-Negrón E & Valiente-Banuet A. 2007. *In situ* management and domestication of plants in Mesoamerica. *Ann Bot* **100**:1101-1115.
- Clark-Tapia R & Molina-Freaner F. 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus sgmumosus* in the Sonoran desert. *Heredity* **90**:443-450.
- Cornejo-Romero A. 2004. Diversidad genética y estructura clonal de *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) en una cronosecuencia edáfica del Valle de Tehuacán. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM. México, D.F.
- Cota-Sánchez JH. 2008. Evolución de cactáceas en la región del Golfo de California. En: Flores-Campaña, L.M. Ed. *Estudios de las Islas del Golfo de California*. Universidad Autónoma de Sinaloa-Gobierno del Estado de Sinaloa-Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México. 67-79.
- Ellis AG, Weis AE & Gaut BS. 2006. Evolutionary radiation of "stone plants" in the genus *Argyroderma* (Aizoaceae): unraveling the effects of landscape, habitat, and flowering time. *Evolution* **6**:39-55.
- Esparza-Olguín LG. 2005. Estudio comparativo de tres especies de cactáceas columnares del género *Neobuxbaumia* que difieren en su nivel de rareza: un enfoque genético-

- demográfico. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F.
- Fehlberg SD & Ranker TA. 2009. Evolutionary history and phylogeography of *Encelia farinosa* (Asteraceae) from the Sonoran, Mojave, and Peninsular Deserts. *Mol Phylogenet Evol* **50**:326–335.
- Figueredo CJ, Nassar JM, García-Rivas AE & González-Carcacia JA. 2010. Population genetic diversity and structure of *Pilosocereus tillianus* (Cactaceae, Cereaceae), a columnar cactus endemic to the Venezuelan Andes. *J Arid Environ* **74**:1392–398.
- Fox CW, Roff DA & Fairbairn DJ. 2001. Evolutionary ecology. Oxford University Press, New York, USA.
- Garrick RC, Nason JD, Meadows CA & Dyer RJ. 2009. Not just vicariance: phylogeography of a Sonoran Desert euphorb indicates a major role of range expansion along the Baja peninsula. *Mol Ecol* **18**:1916–1931.
- Gibson AC & Nobel PS. 1986. *The cactus primer*. Cambridge, MA. Harvard University Press.
- Godínez-Alvarez H & Ortega-Baes P. 2007. Mexican cactus diversity: environmental correlates and conservation priorities. *Bol Soc Bot Mex* **81**:81–87.
- Godínez-Alvarez H, Valverde T & Ortega-Baes P. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *Bot Rev* **69**:173–203.
- Gorelick R. 2009. Evolution of cacti is largely driven by genetic drift, not selection. *Bradleya* **27**: 37–48.
- Hamrick JL, Godt MJW & Sherman-Broyles SL. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forest* **6**:95–142.
- Hamrick JL & Godt MJW. 1996. Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. *Phil Trans Biol Sci* **351**:1291–1298.
- Hamrick JL, Nason JD & Fleming TH. 2002. Genetic diversity in columnar cacti. En: Fleming T. y Valiente-Banuet A. Eds. *Evolution, ecology and conservation of columnar cacti and their mutualists*. Arizona University Press, 122–133.
- Helsen P, Verdyck P & Dogen SV. 2011. The influence of historical gene flow, bathymetry and distribution patterns on the population genetics of morphologically diverse Galápagos' *Opuntia echios*. *J Mol Evol* **72**:315–325.
- Hershkovitz MA & Zimmer EA. 1997. On the evolutionary origins of the cacti. *Taxon* **46**:217–232.
- Hernández HM & Gómez-Hinostroza C. 2011. *Mapping the cacti of Mexico. Succulent Plant Research* Vol. 7 DH Books. Inglaterra
- Hernández-Hernández T. 2010. Radiaciones evolutivas de linajes de plantas suculentas en el orden Caryophyllales con énfasis en la Familia Cactaceae. Tesis doctoral, UNAM. México, D.F.
- Hunt D. 1999. *CITES Cactaceae checklist*. 2nd ed. Royal Botanic Gardens and International Organization for Succulent Plant Study, Kew, England
- Ibarra-Suárez A. 2009. Estudio de la diversidad genética de cactáceas endémicas del género *Mammillaria* del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM.
- IUNC [International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources]. 2004. Red List of Threatened Species. <http://www.iucn.org>
- Kellner A, Ritz CM, Schlittenhardt P & Hellwig FH. 2011 Genetic differentiation in the genus *Lithops* L. (Ruschioideae, Aizoaceae) reveals a high level of convergent evolution and reflects geographic distribution. *Plant Biol* **13**:368–380.
- Landrum JV. 2002. Four succulent families and 40 million years of evolution and adapta-

- tion to xeric environments: What can stem and leaf anatomical characters tell us about their phylogeny? *Taxon* **51**:463-473.
- Loveless MD & Hamrick JL. 1984. Ecological Determinants of Genetic Structure in Plant Populations. *Annu Rev Ecol Syst* **15**:65-95.
- Mandujano MC, Carrillo-Angeles I, Martínez-Peralta C & Golubov J. 2010. *Reproductive biology of Cactaceae*. En K.G. Ramawat (ed). *Desert Plants - Biology and Biotechnology*. Springer. 197-230 pp
- Molina-Freaner F & Clark-Tapia R. 2005. Clonal diversity and allelic relationships between two closely related species of columnar cacti from the Sonoran Desert: *Stenocereus eruca* and *Stenocereus gummosus*. *Int J Plant Sci* **166**:257-264.
- Moraes EM, Abreu AG, Andrade SCS, Sene FM & Solferini VN. 2005. Population genetic structure of two columnar cacti with a patchy distribution in eastern Brazil. *Genetica* **125**:311-323.
- Mota-Lambert S, Leite-Borba E, Camara-Machado M & Da Silva-Andrade SC. 2006a. Allozyme diversity and morphometrics of *Melocactus paucispinus* (Cactaceae) and evidence for hybridization with *M. concinnus* in the Chapada Diamantina, north-eastern Brazil. *Ann Bot-London* **97**:389-403.
- Mota-Lambert S, Leite-Borba E & Camara-Machado M. 2006b. Allozyme diversity and morphometrics of the endangered *Melocactus glaucescens* (Cactaceae), and investigation of the putative hybrid origin of *Melocactus x albicephalus* (*Melocactus ernestii* x *M-glaucescens*) in north-eastern Brazil. *Plant Spec Biol* **21**:93-108.
- Nason JD, Hamrick JL & Fleming TH. 2002. Historical vicariance and postglacial colonization effects on the evolution of genetic structure in *Lophocereus*, a Sonoran Desert columnar cactus. *Evolution* **56**:2214-2226.
- Nassar JM, Ramírez N & Linares O. 1997. Comparative pollination biology of Venezuela columnar cacti and the role of nectar feeding bats in their sexual reproduction. *Am J Bot* **84**:918-927.
- Nassar JM, Hamrick J & Fleming TH. 2001. Genetic variation and population structure of the mixed-mating cactus, *Melocactus curvispinus* (Cactaceae). *Heredity* **87**:69-79.
- Nassar JM, Hamrick JL & Fleming TH. 2002. Allozyme diversity and genetic structure of the leafy cactus (*Pereskia guamacho* [Cactaceae]). *Heredity* **93**:193-200.
- Nassar JM, Hamrick JL & Fleming TH. 2003. Population genetic structure of Venezuelan chiropterophilous columnar cacti (Cactaceae). *Am J Bot* **90**:1628-1637.
- Nyblom H & Bartish IV. 2000. Effects of life history traits and sampling strategies on genetic diversity estimates obtained with RAPD markers in plants. *Perspect Plant Ecol* **3**:93-114.
- Palleiro Dutrenit N. 2008. Estructura poblacional y genética del cactus columnar *Cephalocereus totolapensis* en el estado de Oaxaca. México. Tesis de Maestría. Instituto de Ecología, UNAM. México, D.F.
- Parker KC & Hamrick JL. 1992. Genetic diversity and clonal structure in a columnar cactus *Lophocereus schottii*. *Am J Bot* **79**:86-96.
- Pennington RT, Prado DE & Pendry CA. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *J Biogeog* **27**:261-273.
- Peters EM. 2000. *Conocimiento y conservación de las mamilarias endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Consejo Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, CONABIO. México, D.F.
- Rebernick CA, Weiss-Schneeweiss H, Schneeweiss GM, Schönswetter P, Obermayer R, Villaseñor JL & Stuessy TF. 2010.

- Quaternary range dynamics and polyploid evolution in an arid brushland plant species (*Melampodium cinereum*, Asteraceae). *Mol Phylogenet Evol* **54**:594–606.
- Riddle BR, Hafner DJ, Alexander LF & Jaeger JR. 2000. Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota. *Pro Nat Acad Sci* **97**:14438–14443.
- Ritz CM, Martins L, Mecklenburg R & Goremykin V. 2007. The molecular phylogeny of *Rebutia* (Cactaceae) and its allies demonstrates the influence of paleogeography on the evolution of South American mountain cacti. *Am J Bot* **9**:1321–1332.
- Rivera-Montoya I. 2003. Estudio de la variabilidad genética de la cactácea columnar *Neobuxbaumia mezcalaensis* mediante RAPD. Tesis profesional, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. México.
- Rojas-Martínez A & Valiente-Banuet A. 1996. Análisis comparativo de la quireptofauna del Valle de Tehuacán, Puebla, Oaxaca. *Acta Zool Mex* **67**:1–23.
- Rzedowski J. 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México I Algunas consideraciones acerca del elemento endémico en la flora mexicana. *Bol Soc Bot Mex* **27**:52–65.
- SEMARNAT [Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales]. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 2ª Sección, 6 de marzo de 2002.
- Tapia-Salcido HJ. 2011. Análisis de la diversidad y estructura genética poblacional de dos especies del género *Mammillaria*, endémicas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Tesis de Maestría. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. México.
- Terry MK, Pepper AE, Strong AW, Tarin DM, Price DM & James RM. 2012. Genetic structure of a population of the endangered star cactus (*Astrophytum asterias*) in Southern Texas. *Southwest Nat* **57**:182–188.
- Valiente-Banuet A. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and feeding bats in Mexico. *J Trop Ecol* **12**:103–119.
- Valverde PL. 2008. Efecto de los patrones de distribución y la biología reproductiva en los niveles de variación genética y estructura de dos especies de cactus endémicos de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. Resultados técnicos de investigación del convenio FOSEMARNAT-2004-01-26
- Vazquez Montiel RF. 2005. Diversidad genética de *Cephalocereus columna-trajani* en cuatro regiones del Valle de Tehuacán-Cuicatlán con diferentes rangos de temperatura. Tesis de licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM.

Recibido: noviembre 2012; Aceptado: enero 2013.
Received: November 2012; Accepted: January 2013.