

Mecanismos de propagación de una población de *Cylindropuntia fulgida* del Desierto Sonorense

Martínez José F¹ & Molina-Freaner Francisco^{1*}

Resumen

Una de las metas de los estudios ecológicos sobre plantas clonales es documentar la variación en el modo de reproducción entre poblaciones. *Cylindropuntia fulgida* es una cactácea que se propaga a través de diferentes propágulos: segmentos de tallos, frutos y semillas. En este trabajo describimos la estructura poblacional, evaluamos el potencial de regeneración de tres propágulos en una población del Desierto Sonorense y comparamos la producción de semillas de tres poblaciones. La población La Pintada está dominada por individuos jóvenes, y la gran mayoría de las plantas reproductivas (87%) no producen polen en las anteras y sólo un porcentaje pequeño (13%) de las plantas producen polen. Se detectaron diferencias significativas en la producción de semillas por fruto entre poblaciones. En la población de La Pintada, un porcentaje significativo de los frutos no producen semillas mientras que en la población de San Nicolás, todos los frutos producen semillas. La evidencia experimental muestra diferencias significativas entre propágulos: los segmentos de tallos mostraron mayor porcentaje de brotación y mayor crecimiento que los frutos y no se detectó evidencia de germinación de semillas. Nuestros resultados parecen indicar que existe variación interpoblacional en la importancia relativa de tallos y semillas en la regeneración de esta especie.

Palabras clave: Propagación clonal, Desierto Sonorense, *Cylindropuntia fulgida*.

Abstract

One of the goals of ecological studies on clonal plants is to gather information on the variation pattern in the mode of reproduction among populations. *Cylindropuntia fulgida* is a clonal cactus that regenerates through three different types of propagules: stem segments, fruits and seeds. In this paper we describe the population structure, evaluate the regeneration potential of the three types of propagules in a Sonoran Desert population and compare seed production among three populations. At La Pintada, the population is composed mainly of young individuals and most reproductive plants (87%) are male sterile while only 13% of the population producing pollen in anthers. Significant differences were recorded in the number of seeds per fruit among populations. At La Pintada, a significant percentage of the fruits are seedless, while at San Nicolas all fruits contain seeds. Our experimental evidence showed significant differences among propagules: stem segments showed greater rooting ability and growth than fruits and we were unable to detect evidence of seed germination. Our results seem to indicate interpopulation variation in the importance of stems and seeds in the regeneration of this species.

Key words: Clonal propagation, Sonoran Desert, *Cylindropuntia fulgida*.

¹ Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología UNAM, Avenida Colosio s/n esq. Madrid, Colonia Los Arcos, Hermosillo, Sonora C.P. 83250

* Autor para correspondencia: freaner@unam.mx



FOTO 1. Planta de *Cylindropuntia fulgida* de la población de San Nicolas.

Introducción

Muchas angiospermas combinan la reproducción sexual con la asexual y el balance entre los dos modos de reproducción varía considerablemente dentro y entre especies (Eckert 2002). La reproducción asexual no produce recombinación y por tanto la descendencia es genéticamente igual a las plantas progenitoras mientras que la reproducción sexual puede generar recombinación, y por lo tanto, la descendencia puede ser más diversa y capaz de enfrentar con mayor éxito los cambios en el medio ambiente. Una de las metas de los estudios ecológicos sobre plantas clonales es documentar la variación en el modo de reproducción entre poblaciones y especies, así como identificar los factores ecológicos (*i.e.* disponibilidad de polinizadores) y genéticos

(*i.e.* número de cromosomas) que subyacen a esta variación (Eckert 2002).

La familia de las cactáceas exhibe una gran diversidad de modos de reproducción, desde especies que se reproducen exclusivamente por la vía sexual hasta especies que combinan ambos modos de reproducción (Pimienta-Barrios & del Castillo 2002). Las especies de esta familia combinan la reproducción sexual con mecanismos de reproducción clonal que involucran estructuras tales como segmentos de tallos que se dispersan (Bobich & Nobel 2001), tallos postrados que enraízan (Gibson 1989), tallos que emergen de raíces laterales (Dubrobsky & North 2002) y frutos abortados con capacidad para producir plantas nuevas (Palleiro *et al.* 2006). La importancia relativa de la reproducción sexual y clonal ha sido documentada en varias cactáceas

(Mandujano *et al.* 1998; Molina-Freaner & Clark-Tapia 2005) y esta evidencia ha permitido identificar algunos de los factores que regulan el balance entre los modos de reproducción. Por ejemplo, cuando existen condiciones de limitación por polinizadores y el éxito de las flores es muy bajo, se espera que predomine la reproducción clonal (Clark-Tapia & Molina-Freaner 2004).

Cylindropuntia fulgida (Foto 1) es una cactácea del noroeste de México que produce cadenas de frutos (Foto 2) y que es conocida localmente como cholla. Los conteos del número de cromosomas se restringen al lado estadounidense de su distribución e indican que las poblaciones son diploides, triploides o combinan individuos diploides y triploides dentro de la misma población (Baker *et al.* 2009). Los individuos diploides son capaces de reproducirse sexualmente mientras que los individuos triploides son estériles y sólo pueden reproducirse por la vía clonal. En este contexto, se conoce que los individuos de esta especie pueden reproducirse sexualmente y/o pueden reproducirse clonalmente a través de segmentos de tallos (artículos) y de frutos (Turner *et al.* 1995). Las observaciones sobre el contenido de semillas en el fruto indican una gran variación, desde frutos sin semillas hasta frutos que producen cerca de 200 semillas (Johnson 1918; Bravo-Hollis 1978). Sin embargo, casi todos los estudiosos de esta especie han notado que la germinación de semillas y el reclutamiento por la vía sexual son raros en la naturaleza (Turner *et al.* 1995). Las propiedades biomecánicas de las uniones entre segmentos de tallos (artículos) indican que los artículos pueden desprenderse fácilmente, enraizar y producir nuevas plantas por la vía clonal (Kahn-Jetter *et al.* 2001; Bobich 2005). Se

cree que este mecanismo de propagación es el más importante en algunas poblaciones de esta especie (Turner *et al.* 1995). Al menos desde 1918, se conoce que los frutos de esta especie persisten en la planta durante varios años, formando nuevas flores y una cadena de frutos (Foto 2). Los frutos persistentes de esta especie tienen la capacidad para funcionar como propágulos clonales, ya que al caer al suelo pueden formar raíces adventicias, tallos y así formar una nueva planta (Johnson 1918). Las observaciones de Johnson (1918) sugieren que estos propágulos clonales son menos importantes en la regeneración que los segmentos de tallos. Bobich (2005) estudió la estructura poblacional y la propagación clonal por medio de artículos y frutos en una población de Arizona. Sus resultados indican que el reclutamiento de plantas que provienen de artículos es más importante que el reclutamiento proveniente de frutos (Bobich 2005); no encontró evidencia de reclutamiento por la vía sexual y por lo tanto se cree que en la población estudiada, la propagación clonal representa el principal mecanismo de regeneración. Sin embargo, no se conoce que tanta variación existe en los mecanismos de regeneración entre las poblaciones de esta especie a lo largo de su distribución en el desierto Sonorense. Nuestras observaciones de campo en el estado de Sonora (J. F. Martínez, observación personal) indican que las poblaciones difieren en el número de semillas por fruto y posiblemente en la importancia relativa de la reproducción sexual y asexual. En este trabajo estudiamos la estructura poblacional y los mecanismos de regeneración de una población de *Cylindropuntia fulgida* del estado de Sonora. Los objetivos particulares fueron: a) describir la estructura poblacio-

nal, b) evaluar si las plantas de la población estudiada son capaces de producir semillas y c) evaluar el potencial de regeneración de artículos, frutos y semillas

Materiales y metodos

Área de estudio.- Estudiamos una población de *C. fulgida*, en el área de la Sierra Libre, aproximadamente a 50 Km al sur de la ciudad de Hermosillo, Sonora, cerca del sitio arqueológico conocido como La Pintada. Las coordenadas geográficas corresponden a 28° 34.96' N y 111° 00.39' W, con una altitud de 190 msnm. La vegetación del área de estudio corresponde a la subdivisión conocida como Planicies de Sonora del desierto Sonorense (Shreve & Wiggins 1964).

Abundancia y estructura poblacional.- El 23 de marzo de 2009, establecimos 3 parcelas de 5 x 5 m en el sitio de estudio con el objeto de describir la estructura poblacional. Dentro de cada parcela contamos y medimos todos los individuos de *C. fulgida* desde la base del suelo a la parte más alta de la planta y obtuvimos una estimación de su abundancia y de su distribución de tamaños. Para los individuos muy pequeños (≤ 5 cm), se determinó si el origen de la planta era por artículo, por fruto o por semilla.

Atributos reproductivos de la población de La Pintada.- Durante la época de floración se hicieron observaciones de flores en el campo y en el laboratorio. Se colectaron flores (Foto 3) de 100 plantas escogidas al azar en la población de La Pintada, usando una flor por planta. Cada flor fue observada cuidadosamente con una lupa (6x) y se registró si las anteras producían polen para estimar la proporción de plantas que producían polen en la población. En el laboratorio, las anteras fueron examinadas en un microscopio de disección y en un microscopio óptico para corroborar las observaciones de campo. Asimismo, se hizo una disección del ovario para determinar el número de

óvulos por flor (Foto 4). En particular, se estimó el número de óvulos por ovario en una muestra de 5 flores de plantas que producen polen y 5 flores de plantas que no producen polen. Finalmente, se colectaron frutos de años previos de plantas que producen polen (n= 12) y de plantas que no producen polen (n= 23) con el objeto de evaluar si existen diferencias significativas en la producción de semillas entre los grupos de plantas.

Con el objeto de conocer si las plantas de la población tienen la capacidad de producir semillas sin la intervención de polinizadores, el 8 de junio de 2009 se embolsaron 90 botones de 35 plantas de la población. De cada planta usada se registró si las anteras producían o no producían polen. Los botones se embolsaron poco antes de abrir y las flores permanecieron excluidas de polinizadores todo el tiempo que permanecieron abiertas. Cada flor fue marcada y se siguió su desarrollo, ya sea que abortara o se formara el fruto. El 5 de noviembre de 2009 se cosecharon todos los frutos formados a partir de las flores embolsadas; cada fruto se abrió y se determinó el número de semillas vanas y enteras. De estos frutos se tomaron el total de las semillas enteras (14 semillas) para evaluar si eran viables usando la prueba de viabilidad con tetrazolium (Bonner 1974).

Variabilidad en la producción de semillas entre poblaciones.- Con el fin de caracterizar la variabilidad inter-poblacional en la producción de semillas, se colectaron frutos de tres poblaciones de *C. fulgida*. De la población La Pintada se colectó una muestra de 50 frutos de 50 plantas, usando frutos formados el año previo (2008). Otra muestra de 50 frutos se colectó de San Nicolás, una población localizada aproximadamente a 100 Km al oeste de Hermosillo, Sonora, con coordenadas geográficas de 28° 49.80' N y 111° 47.90' W, con una altitud de 27msnm. La tercera muestra se colectó de La Colorada, aproximadamente a 59 kilómetros al este de Hermosillo, con coordenadas geográficas de 28° 48.18' N y 110° 34. 71' O, con una altitud

FOTO 2. Cadena de frutos de una planta de *Cylindropuntia fulgida*.

de 397msnm. Cada fruto se abrió y se determinó el número de semillas vanas y enteras. De una muestra de 20 semillas enteras por población se hicieron pruebas de viabilidad con tetrazolio (Bonner 1974) para determinar si eran o no viables.

Potencial de regeneración.- Con el objeto de comparar el potencial de regeneración de semillas, artículos y frutos de *C. fulgida* de La Pintada, se montó un experimento en el Instituto de Ecología de la UNAM en Hermosillo, Sonora. Se estableció una cama de siembra de 5 cm. con suelo proveniente de la población de La Pintada. En esta cama de siembra se plantaron artículos, frutos y semillas, usando un diseño completamente al azar. Se usó material de 40 plantas de la población de La Pintada (2 artículos y 2 frutos por planta), mientras que para las semillas se usó una muestra compuesta de 200 semillas, provenientes de 50 plantas escogidas al azar. El experimento se montó el 4 de julio de 2009, justo antes de las lluvias de verano y se evaluó la brotación o germinación y el crecimiento de los diferentes tipos de propágulos. La evaluación del éxito de los propágulos se llevó a cabo el 2 de septiembre de 2009 y el 8 de octubre

del 2009, después de las lluvias de verano. El crecimiento se evaluó sumando la longitud de todos los brotes de cada artículo o fruto.

Análisis de datos

Los datos de número de óvulos por ovario y número de semillas por fruto de plantas que producen y no producen polen se analizaron con pruebas de *t*, después de verificar que cumplían con los supuestos de las pruebas paramétricas, usando el programa JMP versión 5.0.1.2 (SAS Institute 1997). Los datos del número de semillas por fruto entre poblaciones se compararon mediante un análisis de varianza, usando el programa JMP. Finalmente, la brotación y el crecimiento de los diferentes propágulos se evaluaron mediante pruebas de Ji cuadrado y de *t*, usando el programa JMP.

Resultados

Abundancia y estructura poblacional.- El número de plantas registrada en las tres parcelas arrojó una densidad de 119.6 ± 43.0 plantas/25 m². Un gran porcentaje (88.8 %)

FOTO 3. Flor de *Cyllindropuntia fulgida* de la población La Pintada.

de los individuos registrados tenían menos de 10 cm. de altura y las plantas más grandes no rebasan los 30 cm. de altura (Fig. 1). Sólo el 2.8 % de los individuos de las tres parcelas eran reproductivos a juzgar por la presencia de frutos en las plantas. Es decir la población está representada principalmente por individuos jóvenes. De los individuos menores de 5 cm. de altura, un gran porcentaje (98.14%) provenían aparentemente de artículos y sólo el 1.86% de los individuos parecen provenir de frutos. No se registraron plántulas que aparentemente provienen de semillas.

Atributos reproductivos de la población de La Pintada.- La muestra de flores colectadas en La Pintada, reveló que el 13% de las plantas de la población produjeron polen, mientras que el resto de los individuos (87%) no. En el laboratorio se corroboraron las observaciones de campo al registrar anteras con y sin polen en el microscopio (ver fotos 5 y 6). Al comparar el número de

óvulos por ovario entre plantas que producen y no producen polen, no se detectaron diferencias significativas ($t=0.15$, $p=0.88$). Con respecto a la producción de semillas por fruto, el 55% de los frutos provenientes de plantas que produjeron polen, produjeron semillas, mientras que el 54.2% de los frutos provenientes de plantas que no produjeron polen, produjeron semillas. Los resultados de la prueba estadística muestran que no hubo diferencias significativas ($t=1.09$, $p=0.28$) en la producción de semillas por fruto entre los grupos de plantas. Sin embargo, es evidente que el número de semillas producidas por fruto en una muestra aleatoria de la población (media \pm desviación estándar: 3.5 ± 6.6) es significativamente menor que el número de óvulos (171.1 ± 33.4) en el ovario ($t=28.9$, $p < 0.0001$).

Con respecto a la capacidad de las plantas de producir semillas sin visitas de polinizadores, el 13.7% de las flores aisladas

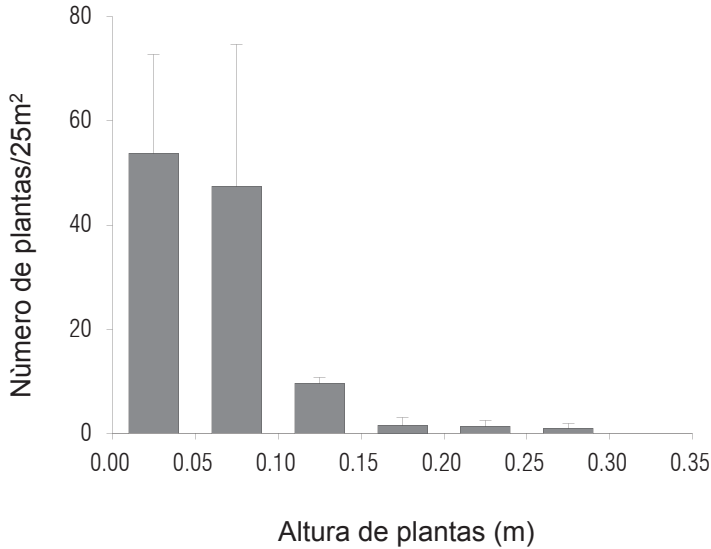


FIGURA 1. Estructura poblacional de *Cylindropuntia fulgida* en La Pintada.

de polinizadores produjeron frutos. De los frutos producidos, el 15.4% produjeron semillas. Sin embargo, el promedio de semillas por fruto (0.58 ± 1.97) fue muy bajo. Usando el total de las 14 semillas obtenidas, los resultados de la prueba de viabilidad mostraron que el 93% de las semillas producidas de esta forma fueron viables.

Variabilidad en la producción de semillas entre poblaciones.- Los frutos colectados mostraron diferencias significativas entre poblaciones en el número de semillas por fruto ($F=108.2$, $p<0.0001$, Fig. 2). En La Pintada, el número de semillas por fruto varió de 0 a 45 semillas (ver fotos 7 y 8), con un promedio de 6.3 ± 6.3 semillas por fruto. El 48% de los frutos de esta población no producen semillas y de una muestra de 20 semillas, el 75% resultaron viables. En contraste, en San Nicolás, el número de semillas por fruto varió de 4 a 440 semillas con un promedio de 185.1 ± 93.4 semillas

por fruto. En esta población, el 100% de los frutos producen semillas, y en una muestra de 20 semillas, el 95% resultaron viables. Por último, en la población de La Colorada, el número de semillas por fruto varió de 0 a 26 semillas, con un promedio de 3.4 ± 8.1 semillas por fruto, valores similares a los encontrados en La Pintada (Fig. 5).

Potencial de regeneración en La Pintada.- Los resultados del experimento que evaluó el potencial de regeneración de los diferentes propágulos mostró diferencias significativas en la brotación ($\chi^2= 40.07$, $p<0.0001$, Fig. 3). El 41.3% de los artículos brotaron (foto 9) y produjeron plantas; el 10% de los frutos brotaron (foto 10) y ninguna semilla germinó (Fig. 3). Con respecto al crecimiento de plantas provenientes de artículos y frutos, al final de dos meses se detectaron diferencias significativas entre plantas provenientes de artículos y frutos ($t=5.91$, $p<0.0001$, Fig. 4)

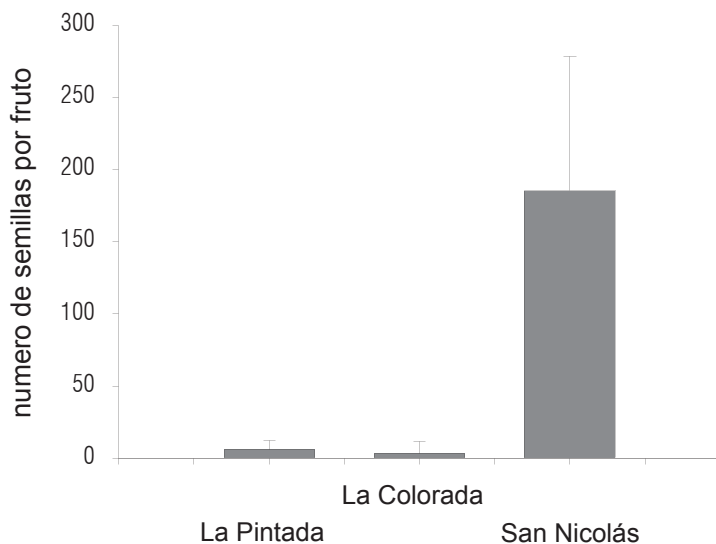


FIGURA 2. Comparación del número de semillas por fruto (+1 desviación estándar) de las tres poblaciones estudiadas: La Pintada, La Colorada y San Nicolás.

Discusión

Las poblaciones de *C. fulgida* estudiadas por Bobich (2005) en Arizona estuvieron representadas principalmente por individuos entre 0.5 y 1.5 m de altura. En contraste, la población de La Pintada estudiada en este trabajo estuvo dominada por individuos menores de 0.1 m y las más grandes no pasan de 0.3 m. Sin embargo, al igual que en otras poblaciones de Arizona (Turner *et al.* 1995; Bobich 2005), la regeneración en La Pintada parece depender principalmente de segmentos de tallos. No detectamos evidencia de establecimiento de plantas vía semillas en el área muestreada (75 m²). Los resultados del experimento sobre el potencial de regeneración mostraron que los segmentos de tallos brotan y crecen más que los frutos y semillas. Esta evidencia experimental es consistente con los datos de campo: no se observaron plántulas provenientes de

semillas y la gran mayoría de las plantas pequeñas provienen de segmentos de tallos. Asimismo, los resultados son consistentes con lo observado en otras cactáceas clonales, donde la sobrevivencia y el reclutamiento de propágulos clonales es mayor que en los propágulos de origen sexual (Mandujano *et al.* 1998; Clark-Tapia *et al.* 2005).

Con respecto a los atributos reproductivos, es evidente que la gran mayoría de las plantas de La Pintada muestran esterilidad masculina. Las causas proximales de la esterilidad masculina en plantas son diversas e incluyen mutaciones en la mitocondria o un número impar de cromosomas (Kaul 1988). Dado que se ha detectado variación en el nivel de ploidía (2x, 3x) entre los individuos de *C. fulgida* (Baker *et al.* 2009), es posible que la esterilidad esté asociada con la ploidía (3x). Este patrón de asociación entre nivel de ploidía (3x) y esterilidad ya ha sido reportado para otras especies como *Butomus umbellatus*

José F. Martínez.



FOTO 4. Corte de una flor de *Cyindropuntia fulgida* mostrando el ovario y los óvulos.

José F. Martínez.



FOTO 5. Antera de una flor de *Cyindropuntia fulgida* que no produce polen.

José F. Martínez.

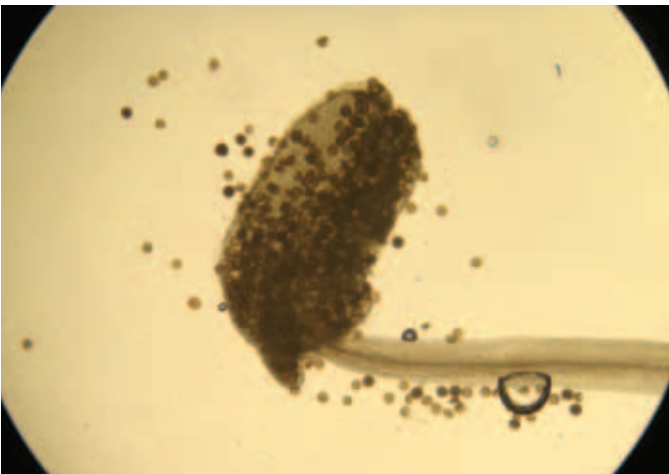


FOTO 6 Antera de una flor de *Cyindropuntia fulgida* que produce polen.

José F. Martínez.



FOTO 7. Fruto de una planta de La Pintada que no produce semillas.

José F. Martínez.



FOTO 8. Fruto de una planta de La Pintada que produce semillas.

José F. Martínez.



FOTO 9. Tallo de *Cylindropuntia fulgida* creciendo a partir de un segmento de tallo de la población La Pintada.

José F. Martínez.



FOTO 10. Tallo de *Cylindropuntia fulgida* creciendo a partir de un fruto de la población La Pintada.

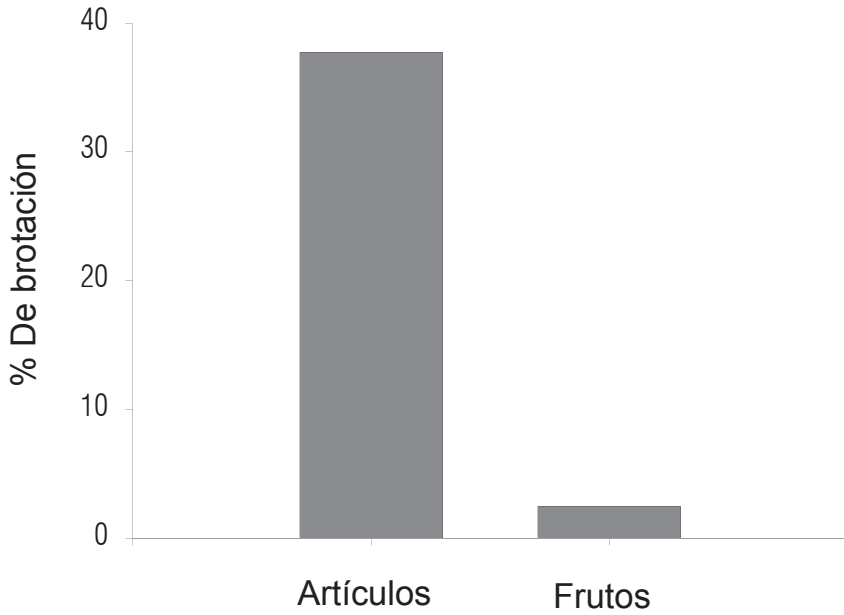


FIGURA 3. Comparación de la brotación de segmentos de tallos, frutos y germinación de semillas de la población La Pintada.

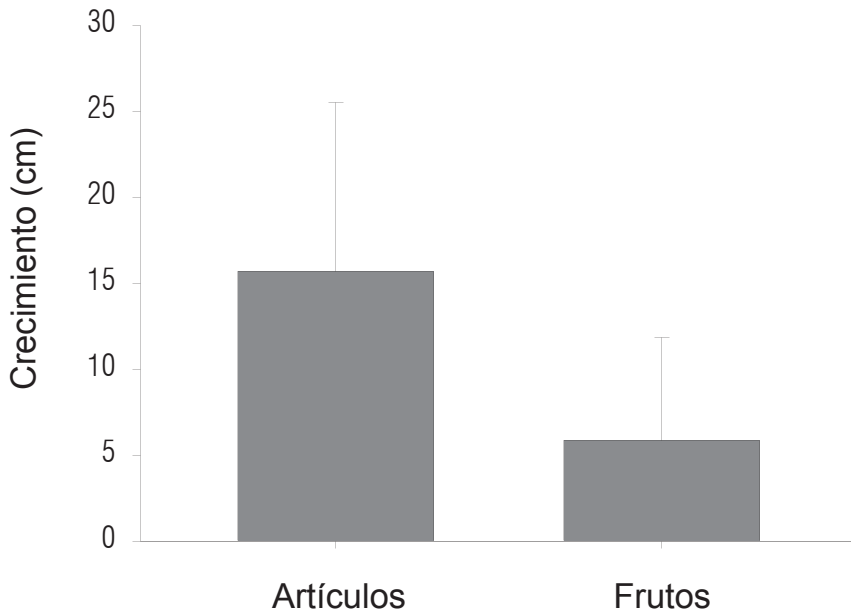


FIGURA 4. Crecimiento de plantas provenientes de segmentos de tallos y de frutos durante dos meses. No se registró crecimiento de plántulas provenientes de semillas debido a que no germinaron.

(Eckert *et al.* 2000) y *Cylindropuntia bigelovii* (Rebman 1995). Para el caso de La Pintada, una posible hipótesis es que los individuos triploides son estériles para la función masculina y que los individuos diploides son fértiles. Esta hipótesis requiere de un estudio para evaluar la correlación entre el número de cromosomas y la fertilidad masculina entre los individuos de la población.

Los datos sobre la producción de semillas en flores aisladas de polinizadores admiten al menos dos interpretaciones. Una posibilidad es que las plantas triploides produzcan semillas por agamosperma, tal y como se ha documentado en otras cactáceas (Pimienta-Barrios & del Castillo 2002). Esta hipótesis requiere de un estudio formal del desarrollo de los óvulos en flores sujetas a diferentes tratamientos de polinización. Sin embargo, una alternativa más parsimoniosa, es que las semillas formadas se deben a polinizadores que lograron entrar a las flores aisladas con bolsas de tul. Dado que sólo se obtuvieron dos frutos con semillas de 90 flores aisladas, esta alternativa parece más apropiada.

La comparación de la producción de semillas entre poblaciones mostró diferencias notables entre poblaciones. Es probable que parte de esta variación interpoblacional refleje diferencias en la importancia relativa de los diferentes propágulos en la regeneración de las poblaciones, tal y como se ha detectado en otras especies (Eckert *et al.* 2000). En poblaciones como La Pintada, las plantas producen pocas semillas y los segmentos de tallos parecen tener un papel preponderante en la regeneración. En cambio, en poblaciones como San Nicolás, las plantas producen relativamente más semillas y es probable que las semillas jueguen un papel más importante en la regeneración. La evaluación de esta hipótesis requiere de un estudio detallado de la

estructura poblacional, la polinización y la regeneración natural en esta última población.

En resumen, nuestros resultados muestran variación interpoblacional en la producción de semillas que quizás refleje variación en la importancia relativa de semillas y tallos en la regeneración de *C. fulgida*. Se requieren estudios que documenten la variación intra e interpoblacional de los niveles de ploidía y su asociación con la regeneración vía semillas y tallos para entender los mecanismos responsables de la variación en la producción de semillas entre poblaciones.

Agradecimientos

Agradecemos a Clara Tinoco y Daniel Morales por su ayuda en el trabajo de campo.

Literatura citada

- Baker MC, Rebman JP, Parfitt BD, Pinkava DJ & Zimmerman AD. 2009. Chromosome numbers in some cacti of western North America-VIII. *Haseltonia* **15**:117-134.
- Bobich EG. 2005. Vegetative reproduction, population structure, and morphology of *Cylindropuntia fulgida* var. *mamilata* in a desert grassland. *Int J Plant Sci* **166**:97-104.
- Bobich EG & Nobel PS. 2001. Vegetative reproduction as related to biomechanics, morphology and anatomy of four cholla cactus species in the Sonoran Desert. *Ann Bot* **87**:485-493.
- Bonner FT. 1974. Seed testing. En: *Seeds of woody plants in the United States*. C.S. Schopmeyer (Technical Coordinator). U.S. Department of Agriculture, Forest Service. U.S. D. A. Handbook 450. Washington D.C.
- Bravo-Hollis H. 1978. *Las cactáceas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Clark-Tapia R & Molina-Freaner F. 2004. Reproductive ecology of the rare clonal cactus *Stenocereus eruca* in the Sonoran Desert. *Plant Syst Evol* **247**:155-164.
- Clark-Tapia R, Mandujano MC, Valverde T, Mendoza A & Molina-Freaner F. 2005. How important is clonal recruitment for population maintenance in rare plant species?: the case of the narrow endemic cactus, *Stenocereus eruca*, in Baja California, Mexico. *Biol Conserv* **124**:123-132.
- Dubrofsky JG & North GB. 2002. Root structure and function. En: *Cacti: Biology and Uses*. P. S. Nobel (Ed). Pp. 41-56. University of California Press, Berkeley.
- Eckert CG. 2002. The loss of sex in clonal plants. *Evol Ecol* **15**:501-520.
- Eckert CG, Massonnet B & Thomas JJ. 2000. Variation in sexual and clonal reproduction among introduced populations of flowering rush, *Butomus umbellatus* (Butomaceae). *Can J Botany* **78**:437-446.
- Gibson AC. 1989. The systematics and evolution of subtribe Stenocereinae. 7. The Machaerocerei of *Stenocereus*. *Cact Succ J* **61**:104-112.
- Johnson DS. 1918. The fruit of *Opuntia fulgida*: a study of perennation and proliferation in the fruits of certain Cactaceae. Carnegie Institution of Washington Publication No. 269. Washington.
- Kahn-Jetter Z, Evans LS, Licican E & Pastore M. 2001. Compressive/tensile stresses and lignified cells as resistance components in joints between stem segments of *Opuntia fulgida* and *Opuntia versicolor* (Cactaceae). *Int J Plant Sci* **162**:579-587.
- Kaul MLH. 1988. *Male sterility in higher plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- Mandujano MC, Montaña C, Mendez I & Golubov J. 1998. The relative contributions of sexual reproduction and clonal propagation in *Opuntia rastrera* from two habitats in the Chihuahuan desert. *J Ecol* **86**:911-921.
- Molina-Freaner F & Clark-Tapia R. 2005. Clonal diversity and allelic relationships among two closely related species of columnar cacti from the Sonoran Desert: *Stenocereus eruca* and *S. gummosus*. *Int J Plant Sci* **166**:257-264.
- Palleiro N, Mandujano MC & Golubov J. 2006. Aborted fruits of *Opuntia microdasys* (Cactaceae): insurance against reproductive failure. *Am J Bot* **93**:505-511.
- Pimienta-Barrios E. & del Castillo RF. 2002. Reproductive Biology. En: *Cacti: Biology and Uses*. P. S. Nobel (Ed). Pp. 75-90. University of California Press, Berkeley.
- Rebman J. 1995. *Biosystematics of Opuntia subgenus Cyllindropuntia (Cactaceae), the chollas of Lower California, Mexico*. Ph.D. Dissertation. Arizona State University, Tempe, Arizona.
- SAS, Institute, 1997. *JMP statistical software package, version 3.1*. SAS Institute, Cary, NC, USA.
- Shreve F & Wiggins I. 1964. *Vegetation and Flora of the Sonoran Desert*. Stanford University Press, Standford.
- Turner RM, Bowers JE & Burgess TL. 1995. *Sonoran Desert Plants: an ecological atlas*. University of Arizona Press, Tucson.