

OPUNTIA LEIASCHEINVARIANA, UNA NUEVA ESPECIE DE CACTACEAE DEL ESTADO DE HIDALGO, MÉXICO

CÉSAR RAMIRO MARTÍNEZ-GONZÁLEZ¹, CLEMENTE GALLEGOS-VAZQUEZ², ISOLDA LUNA-VEGA^{1,3} Y RICARDO GARCÍA-SANDOVAL¹

¹Laboratorio de Biogeografía y Sistemática, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, 04510 México, D.F., México.

²Centro Regional Universitario Centro Norte, Universidad Autónoma Chapingo, Cruz del Sur núm. 100, Colonia Constelación, El Orito, 98085, Zacatecas, Zacatecas, México.

³Autora para correspondencia: luna.isolda@gmail.com

Resumen: Se describe una nueva especie silvestre de *Opuntia* (L.) Mill. (Cactaceae) de frutos comestibles ácidos (xoconostles), conocida localmente como “xoconostle matizado”, basados en micromorfología (areola, espina, glóquida, polen y semilla) y morfología externa. Se compara morfológicamente con otras tres especies silvestres distribuidas en la misma región: *O. joconostle*, *O. oligacantha* y *O. matudae*. Con base en el análisis filogenético de un gene de cloroplasto, un espaciador intergénico de cloroplasto y un marcador nuclear se reconoce a la especie como un grupo monofilético dentro del grupo de *Opuntia sensu stricto*.

Palabras clave: ITS, *matK*, micromorfología, *Opuntia*, plantas endémicas, relaciones filogenéticas, *trnL-trnF*, xoconostle.

Abstract: We describe a new species of a wild Mexican *Opuntia* (L.) Mill. (Cactaceae) producer of edible acid fruits (xoconostles), locally known as “xoconostle matizado”, based on micromorphology attributes (epidermis, spines, gloquids, pollen and seed) and macromorphology. This species is compared with another three species of wild xoconostles distributed in the same region: *O. joconostle*, *O. oligacantha*, and *O. matudae*. Based on the phylogenetic analysis of one chloroplast genes, one plastid intergenic spacer and one nuclear molecular marker the new species was recognized as a monophyletic group inside *Opuntia sensu stricto*.

Key words: endemic plants, ITS, *matK*, micromorphology, *trnL-trnF*, *Opuntia*, phylogenetic relationships, xoconostle.

México constituye uno de los centros de diversidad más importantes de cactáceas y en él se alcanza la más alta diversidad a nivel continental (Bravo-Hollis, 1978; Hunt, 1999; Anderson, 2001). Cabe destacar la porción norte del país donde se ubica el desierto chihuahuense, una de las regiones con mayor riqueza de cactáceas, además de un alto endemismo a nivel específico y genérico (Godínez-Álvarez y Ortega-Baes, 2007). La zona árida queretano-hidalgüense contiene uno de los principales ensambles de cactáceas endémicas, varias de las cuales están dentro de alguna categoría de riesgo dentro de la Norma Oficial Mexicana vigente (SEMARNAT, 2010) (Hernández *et al.*, 2004; Sánchez-Martínez *et al.*, 2006; Hernández-Oria *et al.*, 2007). En las zonas semiáridas, matorrales xerófilos, pastizales y bosque tropical caducifolio del estado de Hidalgo se encuentran distribuidas varias de las especies del género *Opuntia* (L.) Mill. Se estima que en México crecen unas 93 especies de este género (Hunt, 1999), aunque este número ha variado depen-

diendo del autor, desde 58 (Britton y Rose, 1919-1923), 66 (Bravo-Hollis, 1937) y hasta 76 (Guzmán *et al.*, 2003).

En México se designa como xoconostle (del náhuatl: *xoco* = ácido; *noxtle* = tuna) a los frutos ácidos (Bravo-Hollis, 1978), cuyas paredes gruesas son consumidas por diferentes grupos étnicos y son utilizadas en la medicina tradicional por su efecto hipoglucémico, para el control del colesterol y reducción de la obesidad (Gallegos-Vázquez *et al.*, 2012). Diferentes autores reconocen entre ocho (García-Pedraza *et al.*, 2005) y nueve especies de *Opuntia* con frutos ácidos (xoconostles) (Olivares-Orozco, 2003; Scheinvar *et al.*, 2010). Otras dos especies de xoconostles fueron reconocidas por Arias *et al.* (1997) y Pérez *et al.* (2005) para la reserva de Tehuacán-Cuicatlán (*Opuntia tehuacana* S. Arias & U. Guzmán) y para Oaxaca (*Opuntia olmeca* Joel Pérez, J. Reyes & Brachet).

Al realizar un estudio de los nopales silvestres con frutos ácidos (xoconostles) en el estado de Hidalgo (Martínez-

González, 2010), se encontraron poblaciones de una nueva especie endémica y de distribución restringida, conocida localmente como “xoconostle matizado”. Parte del área de distribución de esta especie se encuentra alterada por actividades agrícolas y, debido a las actividades humanas ahí realizadas, se considera a esta especie como en riesgo.

Según los recientes estudios de Majure *et al.* (2012) y Majure y Puente (2014) basados en morfología y análisis filogenéticos, la tribu Opuntieae consiste de siete géneros, entre los cuales está el género *Opuntia*. Majure y Puente (2014) sostienen que la delimitación de especies dentro de la tribu Opuntieae, especialmente de *Opuntia*, es taxonómicamente muy problemática, debido principalmente: (1) al gran porcentaje de hibridación que existe, (2) la falta de conteos cromosómicos y (3) la falta de datos filogenéticos, entre otras. Las especies de *Opuntia* tienen un alto nivel de hibridación y subsecuente especiación vía poliploidía, lo que da como resultado que muchas especies sean polifiléticas. A este respecto, Segura *et al.* (2007) reportaron altos niveles de ploidía en 23 especies de *Opuntia* mexicanas, incluyendo varias especies de xoconostles.

El presente estudio tiene como objetivos: (a) describir esta especie de *Opuntia* como nueva para la ciencia, la cual puede reconocerse con base en características de las aréolas, espinas, glóquidas, epidermis y semillas, (b) comparar la nueva especie con otras morfológicamente similares que cohabitan en la zona y presentan frutos ácidos (xoconostles), con el fin de brindar elementos que coadyuven a la correcta determinación de ejemplares en campo y (c) ubicar filogenéticamente a la nueva especie con base en el análisis filogenético de dos marcadores plastídicos (*matK* y *trnL-F*) y un marcador nuclear (ITS), con respecto al muestreo taxonómico empleado por Hernández-Hernández *et al.* (2011) y Majure *et al.* (2012).

Área de estudio

El área de estudio se localiza en Villa de Tezontepec, Municipio de Villa Tezontepec, Hidalgo. Las coordenadas geográficas del área son 19° 52' 55" - 19° 53' 11" N, 98° 49' 16" - 98° 48' 53" O, con una elevación promedio de 2,329 m. En esta área existe un clima BS1kw (w)(i)g, que de acuerdo con la clasificación de Köppen (1948) modificada por García (1973) corresponde a un clima semiseco, templado, con lluvia de verano, con un porcentaje de lluvia invernal menor a 5 %, isotermal y con el mes más caliente del año antes de junio. La vegetación predominante es el matorral xerófilo (*sensu* Rzedowski, 1978), con suelos sedimentarios.

Materiales y Métodos

Se revisó literatura sobre xoconostles de *Opuntia*, principalmente los siguientes trabajos: Bravo-Hollis (1978), Britton y Rose (1919-1923), Parfitt y Pinkava (1988), Pinkava

(1996, 2002), Guzmán *et al.* (2003), Hunt (2006), Scheinvar (1974, 1981, 1982, 1985, 1987, 1999, 2002, 2004), Scheinvar y Rodríguez (2003), Scheinvar y Olalde-Parra (2008), Scheinvar y Manzanero (2009) y Scheinvar *et al.* (2010).

Se revisaron especímenes de herbario de xoconostles en las siguientes colecciones: Universidad Nacional Autónoma de México (MEXU), Instituto de Botánica Universidad de Guadalajara (IBUG), Instituto de Investigaciones de Zonas Desérticas de la Universidad Autónoma de San Luis Potosí (SLPM), Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI), Instituto de Ecología, Centro Regional del Bajío en Michoacán (IEB), Universidad Juárez Autónoma de Tabasco (UJAT), Museo Nacional de Historia Natural, Instituto Smithsonian (US) y Jardín Botánico de Nueva York (NY).

La descripción morfológica fue realizada sobre material fresco recolectado por los autores, al igual que de las fotografías tomadas en campo. La descripción de la micro-morfología se realizó en ejemplares frescos previamente tratados con solución FAA (formol, alcohol y ácido acético) durante 48-60 horas. Se fijaron aréolas, espinas, glóquidas, epidermis y semillas.

Las muestras se obtuvieron a partir de plantas provenientes de Villa de Tezontepec, estado de Hidalgo, México. Los métodos para preparar las muestras fueron los sugeridos por Martínez-González *et al.* (com pers.). El material se lavó con agua destilada para eliminar los excedentes de la solución FAA. Se deshidrataron con una serie de diluciones de alcohol etílico (ETOH), del 50, 70, 95 y 100 %, en lapsos de 10 horas para cada dilución. Posteriormente se sumergieron en acetona durante 100 horas para eliminar ceras. Posteriormente se cambió la acetona por alcohol etílico absoluto. Con las estructuras ya limpias se realizó un secado por punto crítico y se montaron en los portamuestras para ser bañados con oro y fueron observadas en un Microscopio Electrónico de Barrido, marca Hitachi, modelo S-2460N. El polen recién colectado fue montado directamente en los portamuestras. Los valores micromorfológicos de las espinas se obtuvieron a partir de 50 medidas por especie utilizando el analizador de imágenes Image Tool versión 3.0 (Wilcox *et al.*, 2002). Ocho espinas fueron recolectadas de diferentes individuos de la especie en estudio y de las otras tres especies productoras de xoconostles que viven en simpatria para llevar a cabo el análisis micromorfológico.

Extracción de DNA. El DNA genómico se extrajo a partir de 20-50 mg de tallo por el método de CTAB (Weising *et al.*, 1995) con algunas modificaciones que permitieron eliminar de las muestras una mayor cantidad de compuestos fenólicos y polisacáridos. El DNA se cuantificó en un Nanodrop (Thermo, USA). De cada una de las muestras se prepararon diluciones a 20 ng para la amplificación de los genes.

Amplificación de las secuencias. Para la amplificación de la región del ITS se utilizaron los iniciadores universales ITS5

e ITS4 (White *et al.*, 1990), el espaciador intergénico *trnL-trnF* se utilizaron los iniciadores universales *trnL-F* (Taberlet *et al.*, 1991) y el gen *matK*, que codifica una madurasa involucrada en el proceso de eliminación de intrones durante la maduración de transcritos multicistronicos del cloroplasto (Vogel *et al.*, 1999), con los iniciadores universales 390F y 1326R (Schmitz-Linneweber *et al.*, 2001). La mezcla de reacción para PCR se preparó en un volumen final de 25 µL conteniendo: buffer de la enzima 1 × *Taq* DNA polimerasa, 0.8 mM deoxinucleósido trifosfatos (0.2 mM cada uno), 100 ng DNA, 20 pmol de cada iniciador y 2 unidades de *GoTaq* DNA (Promega, USA). Las amplificaciones se realizaron con un ciclo inicial de desnaturalización a 96 °C por 2 min; 35 ciclos de desnaturalización a 94 °C por 1 min, hibridación con los iniciadores a 57, 50 y 48 °C respectivamente durante 1 min (Tabla 1), seguido de una extensión final de 5 min a 72 °C. Todas las reacciones de PCR se llevaron a cabo en un Peltier Thermal Cycler PTC-200 (BIORAD, México), las amplificaciones se verificaron por electroforesis en un gel de agarosa al 1.2 % preparado con 1 × TAE buffer (Tris Acetate-EDTA) y corrido a 87 V cm⁻³ durante 1 h. El gel se tiñó con Gel red (Biotium, USA) y las bandas se visualizaron en un transiluminador (Infinity 3000 Vilber Lourmat, Germany). Los productos amplificados se limpiaron con el kit de purificación Wizard SV gel y el sistema PCR clean up (Promega, EEUU), siguiendo las instrucciones del fabricante, se cuantificaron y se prepararon para la reacción de secuenciación usando el Bigdye terminator v. 3.1 (Applied Biosystem). Estos productos se secuenciaron en el Applied Biosystems modelo 3130XL (Applied Biosystems, EEUU).

Ensamble de las secuencias. Las secuencias de ambas hebras de cada uno de los genes se ensamblaron y editaron

Tabla 1. Iniciadores utilizados en la amplificación y secuenciación de fragmentos de DNA mitocondrial, nuclear y de cloroplasto.

Locus/ segmento	Nombre	Secuencia 5'-3'	T (°C)	Referencia
cp <i>matK</i>	1326R	TCTAGCACACGAA AGTCGAAGT	48	Schmitz- Linneweber <i>et al.</i> (2001)
	390F	CGATCTATTCATTC AATATTC	48	Schmitz- Linneweber <i>et al.</i> (2001)
<i>trnL-trnF</i>	C	CGAAATCGGTAGA CGCTACG	50	Taberlet <i>et al.</i> (1991)
	D	GGGGATAGAGGG ACTTGAAC	50	Taberlet <i>et al.</i> (1991)
	E	GGTTCAAGTCCCT CTATCCC	50	Taberlet <i>et al.</i> (1991)
	F	ATTTGAACTGGTG ACACGAG	50	Taberlet <i>et al.</i> (1991)
ITS	ITS5	GGAAGTAAAAGTC GTAACAAGG	57	White <i>et al.</i> (1990)
	ITS4	TCCTCCGCTTATTG ATATGC	57	White <i>et al.</i> (1990)

usando BioEdit versión 7.0.5 (Hall, 1999) para crear una secuencia consenso. Esta secuencia consenso se comparó con las depositadas en GenBank del National Center for Biotechnology Information (NCBI), empleando la herramienta BLASTN 2.2.19 (Zhang *et al.*, 2000).

Análisis filogenético. La ubicación filogenética de la nueva especie en el clado *Opuntia sensu lato* fue corroborada mediante un análisis filogenético exploratorio realizado con base en el alineamiento de Hernández-Hernández *et al.* (2011, resultados no mostrados). Para investigar las relaciones filogenéticas de la nueva especie dentro del clado de *Opuntia sensu stricto* se elaboró un alineamiento con base en el muestreo taxonómico para especies no poliploides empleado por Majure *et al.* (2012). El muestreo taxonómico se ajustó para obtener máxima cobertura con los marcadores empleados: el gen del cloroplasto *matK*, el interespeciador nuclear ribosomal *nrITS* y el espaciador intergénico del cloroplasto *trnL-F*. A la matriz ajustada se le adicionaron tres secuencias de *matK*, tres secuencias de *nrITS* y tres secuencias de *trnL-F* provenientes de tres ejemplares designados como tipos nomenclaturales para *O. leiascheinvariana* (número de colecta 5, 6 y 7, C.R. Martínez-González), para un total de nueve secuencias generadas para este estudio (KM507350-KM507358). El alineamiento resultante fue analizado empleando los criterios de máxima parsimonia e inferencia Bayesiana. El análisis de máxima parsimonia se realizó con PAUP* 4b10 (Swofford, 2002) con 500 réplicas heurísticas, MAXTREE ajustado para auto-incremento y los parámetros nchuck = 2 y chuckscore = 100 ajustados para optimizar el uso de la memoria. Complementariamente se calculó el soporte de caracteres con una prueba de bootstrap no paramétrico (Felsenstein, 1985) con 500 réplicas, cada una con búsquedas heurísticas con 40 réplicas, MAXTREE ajustado para auto-incremento y los parámetros nchuck = 2 y chuckscore = 100 ajustados para optimizar la memoria. El análisis de inferencia Bayesiana se realizó con MrBayes 3.2.2 (Ronquist *et al.*, 2012) declarando tres particiones correspondientes a los tres marcadores empleados, empleando la estrategia de salto reversible para la selección de modelos de sustitución (Huelsenbeck *et al.*, 2004). La heterogeneidad de tasas se modeló con referencia a la distribución Gamma empleando cuatro categorías, adicionalmente se incluyó un parámetro para el porcentaje de sitios invariantes. Todos los parámetros fueron desligados entre particiones; la cadena de MCMC se ajustó para cuatro cadenas por duplicado durante 3.5 millones de generaciones con un porcentaje de burn-in del 25 %.

Resultados

Opuntia leiascheinvariana Martínez-González & Gállegos-Vázquez sp. nov.

Tipo: México. Hidalgo. Municipio Villa de Tezontepec, Vi-

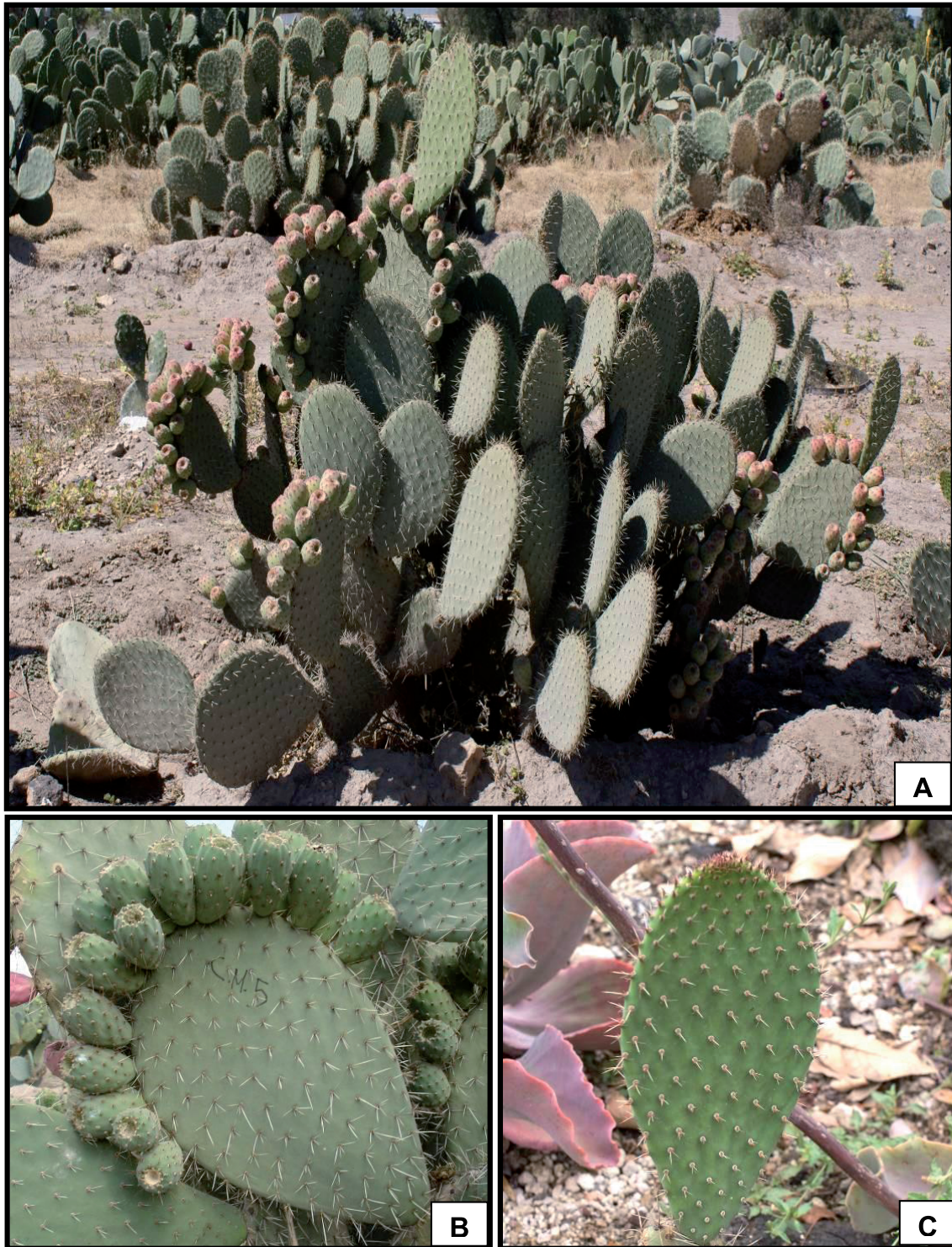


Figura 1. A) Hábito arbustivo, 1 m de altura, con frutos. B) Cladodios obovados, espinas en todas las aréolas. C) Cladodio juvenil, tubérculos subcirculares ligeramente prominentes, aréolas con tricomas cortos, rosados, las aréolas superiores con 1-2 pelos setosos en la parte inferior, blancos, con hojas basales subuladas, erectas, de color rojo-anaranjado, el ápice uncinado (C. Martínez-González 4, MEXU).

Illa de Tezontepec, 19° 53' 0.7" N, 98° 48' 46" O, 2,329 m s.n.m., César Ramiro Martínez-González 5 (Holotipo, MEXU; Isotipos, ARIZ, MO y CHAPA). Figuras 1-4.

Diagnosis. The new species is similar to the sympatric species *Opuntia joconostle* F.A.C. Weber ex Diguet and *Opuntia matudae* Scheinvar by the epidermis that is pubescent,

but differs by the following characters: cladodes obovate, the terminal ones 18-28 × 11-18 cm, ca. 2.2 cm thick; areoles arranged in 11 and 13 series; spines 2 to 6 in all areoles, subcircular, porrect and divergent, white to slightly yellowish apex, emerging from the areole base; style white, stigma lobes 8-9, light green; pericarp oblong, with high tubercles; fruits obovate, with a shiny skin, reddish-pink and variegated green, with thick walls, acidic, white-pink with green and red streaks, edible; funicles semi-dry, tasteless; mature fruit persistent, observed on cladodes for 5-6 months or more.

Descripción morfológica. **Planta** arbustiva de aprox. 1 m de altura (Figura 1A). **Tronco** de 12 × 25 cm, corteza glabra, amarillenta. **Cladodios** obovados, de 18-28 × 11-18 × ca. 2.2 cm de espesor, verde-grisáceos, cubiertos de una capa cerosa, podarios ligeramente elevados (Figura 1B). **Epidermis** pubescente, estomas paracíticos (Figura 3E, F). **Aréolas** negruzcas, dispuestas en 11-13 series y distantes 1.6 cm entre sí, subcirculares, de 0.3-0.4 cm, con tricomas cortos (Figura 3A). **Glóquidas** amarillentas, cortas, dispuestas en los bordes de la aréola, retrobarbadas (Figura 3D). **Espinas** 2-6, dispuestas en todas las aréolas, setosas, aplanadas y encorvadas en la base, porrectas y divergentes, desiguales, de 0.6-2.4 cm de largo, blancas con el ápice ligeramente amarillento (Figura 3B). **Cladodios juveniles** con tubérculos subcirculares ligeramente prominentes, aréolas con tricomas cortos, rosados, las superiores con 1-2 tricomas setosos en la parte inferior de la aréola, blancos, hojas basales subuladas naciendo de la base de las areolas, erectas, color rojo-anaranjado, con ápice uncinado (Figura 1C). **Botones florales** agudos, con segmentos del perianto rojizos, pericarpelo oblongo, con tubérculos elevados, aréolas con tricomas largos, rosados y glóquidas marrón, algunas aréolas con cerdas muy largas, blancas con la base marrón o todas marrón, con hoja basal porrecta, rojiza (Figura 2A). **Flores** amarillentas con tonos blancos (Figura 2B), la fauce verdosa (Figura 2C), 6.5-7.9 cm de largo, pericarpelo oblongo, de ca. 4.7 × 2.7 cm, aréolas dispuestas en 7 series, distantes 0.4 cm entre sí, con escama basal crasa; segmentos exteriores del perianto oblongos, con ápice agudo, verdes en la base y el ápice rojo; segmentos interiores espatulados con el ápice recto u obtuso, mucronado, blancos con la base amarilla; estambres alcanzan 1/3 del largo del perianto, filamentos blancos con la base verdosa, anteras blancas; estilo claviforme, ca. 2.4 cm de largo, blanco, lóbulos del estigma 8-9, papilosos, de ca. 0.5 cm de largo, verdes con estría media rosada (Figura 2D). **Granos de polen** poligonales (Figura 4A), 103.86 μm de diámetro, 7353.64 μm^2 de área, 15.91 μm de distancias entre cada apertura distal (poros) y con un diámetro de 17.86 μm (Figura 4B), 14-16 poros, con muros anchos de 1.61 μm y glabros (Figura 4C). **Frutos** obovados (Figura 2E), de 6-8.1 cm de largo, rosa-rojizos variegados de verde, con aréolas pequeñas, dispuestas en 6-7 series, distantes 0.9 cm

y las aréolas distantes 0.7 cm entre sí, espinas ausentes, tricomas largos, grisáceos, glóquidas dispuestas en el centro, porrectas, color marrón, paredes anchas, de 0.5-1.4 cm, blanco-rosadas con estrías verdes y rojas; cicatriz floral hundida en 0.5 cm, estriada; funículos rosados, semisecos e insípidos (Figura 2F). **Semillas** lenticulares (Figura 4D), color crema, ca. 0.39 cm de diámetro, región hilo-micropilar basal (Figura 4E), arilo lateral irregular con células irregulares (Figura 4F).

Etimología. El nombre de esta especie es dedicado a la destacada cactóloga Dra. Léia Scheinvar, por sus valiosas aportaciones al diverso mundo de los nopales mexicanos.

Nombre común. Los lugareños la nombran “xoconostle matizado” por su color rosa-rojizo matizado de manchas verdes en el fruto.

Descripción micro-morfológica: Espinas con células epidérmicas lignificadas largas y anchas en la parte apical, 119.36 μm y 27.28 μm respectivamente (Figura 3B), parte media de la espina con células epidérmicas de una longitud de 105.40 μm y 22.32 μm de ancho, células epidérmicas ligeramente fisuradas con textura lisa (Figura 3C). Glóquidas con células epidérmicas retrobarbadas con ápices elevados (Figura 3D). Epidermis pubescente, tricomas cónicos y falcados, células epidérmicas con paredes anticlinales con textura lisa (Figura 3E) y estomas paracíticos (Figura 3F). Granos de polen poligonales, periporados, suprarreticulados (Figura 4A), 14 poros, con muros anchos y verrucosos. Semilla lenticular con arilo lateral irregular, región hilo-micropilar lateral, micrópilo y funículo inclusos, arilo lateral angosto e irregular (Figura 4E).

Análisis filogenético. El alineamiento analizado incluyó 52 especies y 1,951 caracteres totales, 1,787 caracteres constantes y 55 caracteres informativos para parsimonia. Los números de acceso de Genbank para las especies muestreadas se incluyen en el Apéndice I. El análisis con máxima parsimonia de esta matriz resultó en 356 árboles de 201 pasos de longitud (índice de consistencia = 7209, índice de homoplasia = 0.2791, índice de consistencia rescalado = 0.8064, índice de retención = 0.9158). El consenso estricto de estos árboles no permitió reconocer la ubicación de la nueva especie debido a la falta de resolución (resultados no mostrados). El consenso de mayoría recupera a todos los representantes de *O. leiascheinvariana* como un grupo monofilético (con una frecuencia del 68 % de bootstrap) dentro de un clado que incluye a *Opuntia pachyrrhiza* H.M. Hern. y *Opuntia stenopetala* Engelm. (especies que pertenecen al grupo Basilares *sensu* Majure *et al.*, 2012) con una frecuencia del 65 % en la prueba de bootstrap. Este clado es recuperado en el análisis de parsimonia sin ninguna afinidad reconocible debido a la severa falta de resolución, muy probablemente derivada de



Figura 2. A) Botón floral con perianto agudo, segmentos rojizos, pericarpelo oblongos, cerdas muy largas, blancas con la base marrón o todas marrón, hoja basal correcta, rojiza. B) Vista exterior de la flor C) Flor en antesis, segmentos interiores espatulados con el ápice recto u obtuso, mucronado, blancos con la base amarilla. D) Corte longitudinal de la flor, filamentos blancos con la base verdosa y anteras blancas, estilo claviforme, blanco, lóbulos del estigma 8, verdes. E) Frutos obovados, rosa-rojizos variegados de verde, con 6-7 series de aréolas, espinas ausentes, glóquidas marrón, correctas. F) Corte longitudinal del fruto, 6-8.1 cm, paredes anchas, funículos rosados, semisecos e insípidos (C. Martínez-González 4, MEXU).

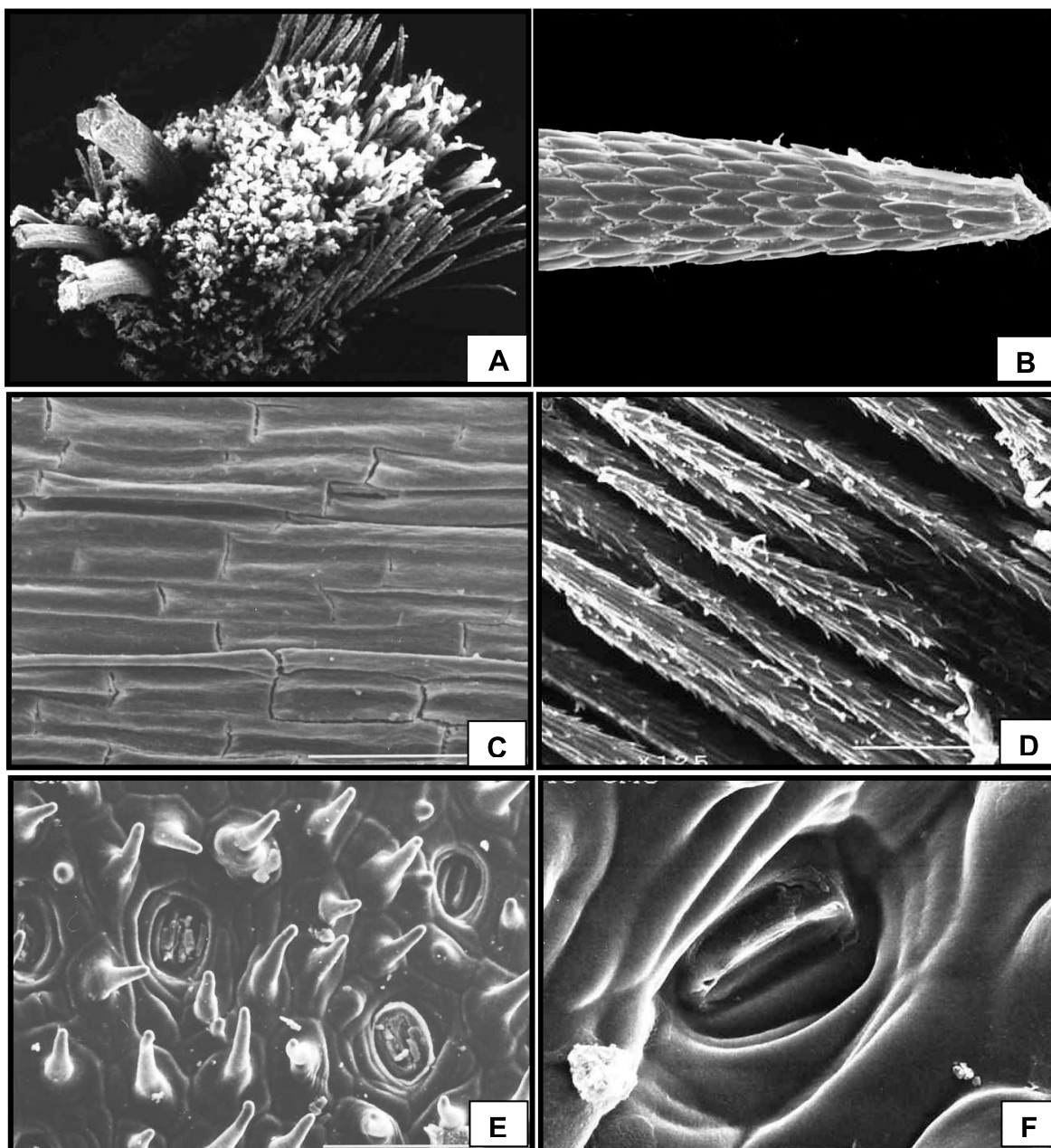


Figura 3. **A)** Aréola, tricomas largos en la parte central, glóquidas en la parte superior, base de una espina central triangular y dos espinas radiales (x25). **B)** Parte apical de una espina, células epidérmicas cortas, ligeramente retrobarbadas (x150). **C)** Parte media de una espina, células epidérmicas transversalmente fisuradas (x250). **D)** Glóquidas, ápices de las células epidérmicas ligeramente elevados (x250). **E)** Epidermis pubescente, tricomas cónicos y falcados (x250). **F)** Células epidérmicas con paredes anticlinales con textura lisa, estoma paracítico (x800).

la falta de caracteres informativos para parsimonia. Análisis Bayesiano: después de 3.5 millones de generaciones, la desviación estándar entre las cadenas se estabilizó en 0.007, indicativo de que la MC3 alcanzó una fase estacionaria. Para confirmar que el tamaño de muestra era suficiente se examinó el archivo de parámetros en Tracer 1.6 (Rambaut *et al.*, 2014) corroborándose que todos los parámetros tenían un tamaño de muestra estimado por arriba de 1,500. Las proba-

bilidades posteriores (PP) obtenidas fueron calculadas en el consenso estricto producido por MrBayes e indicadas sobre el árbol de máxima credibilidad de clados (MCCT por su acrónimo en inglés; Heled y Bouckaert, 2013). En este caso en particular el uso de la MCCT permitió visualizar más fácilmente las relaciones inferidas por el análisis, aún cuando existe poca señal en la matriz y la resolución en general es deficiente (García-Sandoval, 2014). El análisis de inferencia

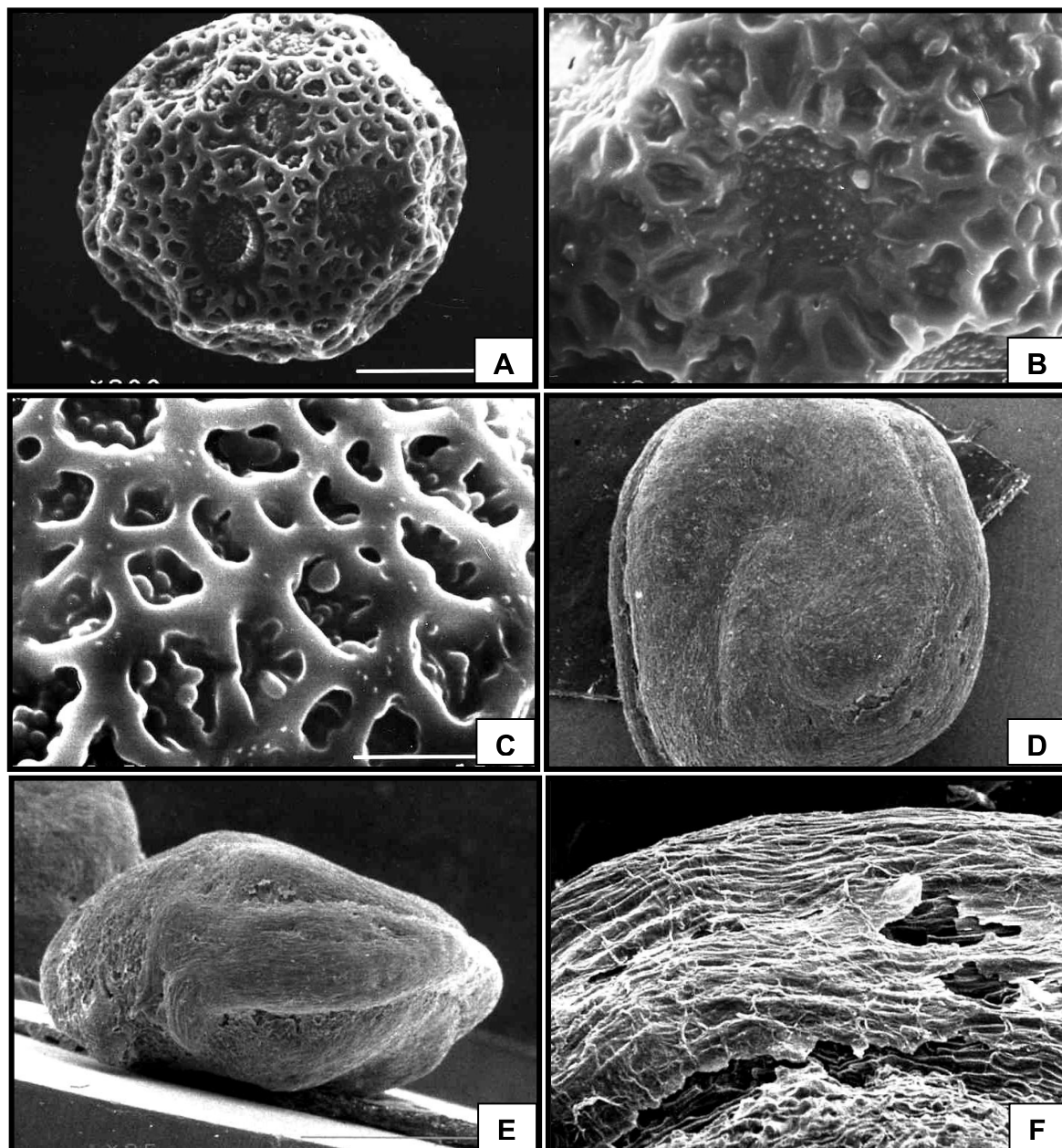


Figura 4. A) Grano de polen poligonal con 14 poros (x800). B) Detalle de poro (x2000). C) Detalle de los muros verrugosos y forámenes (x3500). D) Semilla lenticular, arilo lateral irregular (x20). E) Vista lateral de la semilla, región hilo-micropilar y arilo lateral (x20). F) Células del arilo lateral y testa (x180).

Bayesiana recuperó a *O. leiascheinvariana* como un grupo monofilético con una probabilidad posterior de 0.95, dentro del mismo clado recuperado con parsimonia (que incluye a las Basilares *Opuntia pachyrrhiza* y *O. stenopetala*), con una probabilidad posterior de 0.95 (Figura 5).

Distribución y fenología. Hasta el momento sólo se tiene referencia de que *Opuntia leiascheinvariana* se distribuye únicamente en el Municipio Villa de Tezontepec, Hidalgo, México. Florece en marzo-abril y la fructificación en

noviembre. Los frutos persisten durante 5-6 meses en los cladodios, de donde pueden ser consumidos por animales domesticados (bovinos) o silvestres. Las poblaciones silvestres de *O. leiascheinvariana* contribuyen a evitar la erosión del suelo y son utilizados como refugio por varias especies de aves, reptiles y pequeños mamíferos (observaciones directas del primer autor).

Conservación. Con base en las categorías de las Listas Rojas de la IUCN (IUCN, 2014), esta especie podría ser incluida

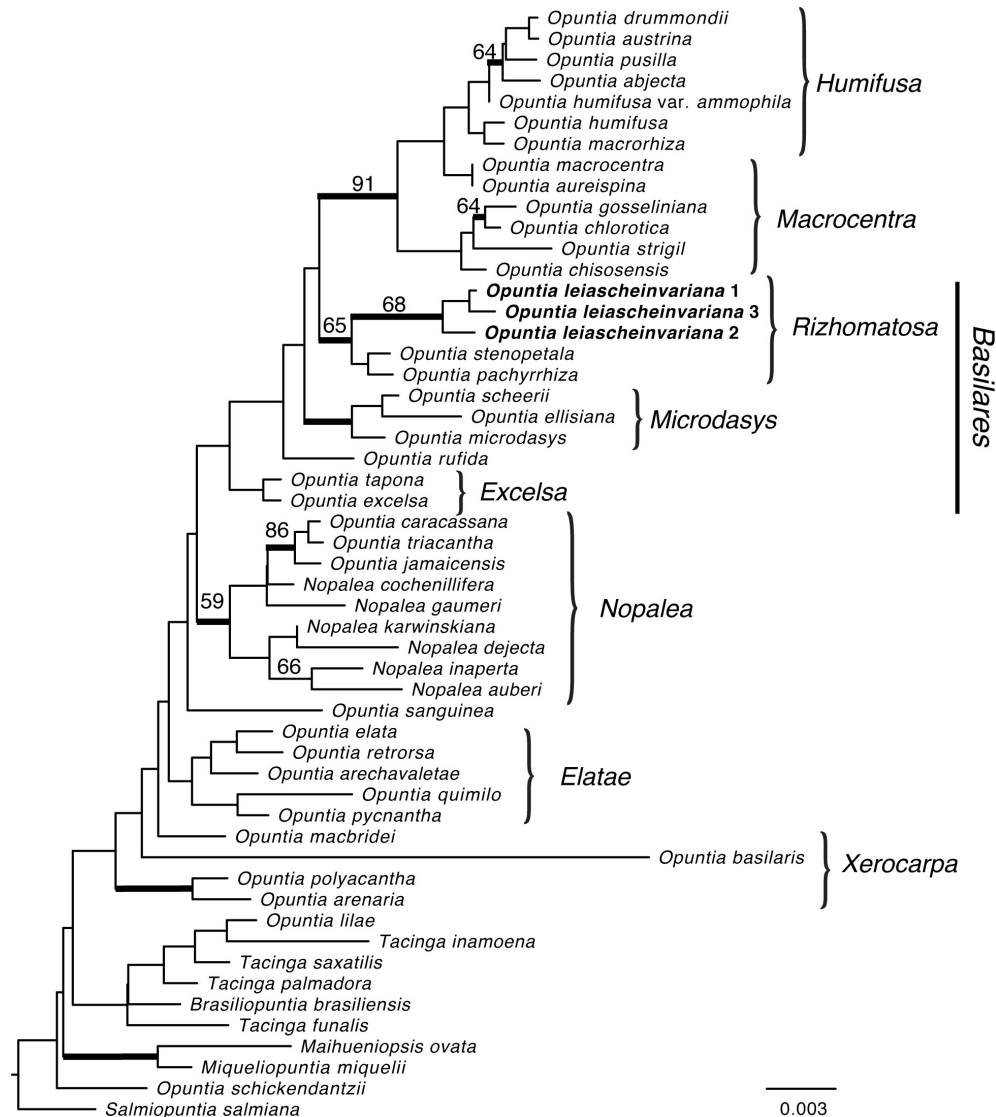


Figura 5. Árbol de máxima credibilidad de clados obtenido mediante el análisis de inferencia Bayesiana del alineamiento elaborado con base en el muestreo de Majure *et al.* (2012). En el árbol se indican los principales grupos reconocidos por Majure *et al.* (2012). Las ramas más gruesas representan grupos recuperados con una probabilidad posterior igual o mayor a 0.95, los valores sobre las ramas representan la frecuencia de bootstrap no paramétrico de parsimonia.

como vulnerable (VU), por presentar una distribución geográfica restringida, por el riesgo al que está sometida debido a las distintas actividades humanas que ahí se desarrollan y los efectos del cambio climático actual. Esta especie se introdujo y está siendo cultivada en el Jardín Botánico del Instituto de Biología de la UNAM, en la “Colección Nacional de Especies Silvestres de Nopales Mexicanos”, en el camellón OP-7 y con el registro CM5.

En la misma región se distribuyen otras tres especies silvestres de *Opuntia* con frutos ácidos (xoconostles): *Opuntia joconostle* F.A.C.Weber, *Opuntia oligacantha* Förster y *Opuntia matudae* Scheinvar, cuyas características morfológicas distintivas se comparan con la nueva especie (Tabla 2), diferenciándose ésta de las tres primeras por el mayor nú-

mero de series de aréolas (a excepción de *O. oligacantha*), porque las anteras tienen filamentos blancos con la base verdosa, por el fruto rosa-rojizo variegado de verde y por las semillas lenticulares. Las características que las cuatro especies comparten son el hábito arbustivo, frutos ácidos, con paredes anchas y que no se desprenden del cladodio cuando maduran. Se ha observado que las aves no comen las paredes del fruto evitando la acidez y que las perforan en busca de los funículos de sabor insípido.

Conclusiones

La posición filogenética de esta especie dentro de *Opuntia s.str.* no es concluyente. El análisis de parsimonia no fue ca-

Tabla 2. Características morfológicas de cuatro especies de *Opuntia* productoras de xoconostles. Algunas características distintivas de la especie en estudio se resaltan en negritas.

Característica / Especie	<i>O. joconostle</i>	<i>O. matudae</i>	<i>O. oligacantha</i>	<i>O. leiascheinvariana</i>
Forma de los cladodios adultos	obovados	angostamente obovado	obovados con la base angosta	obovados
Número de series de aréolas en cladodios	7-9	9-10	11-12	11-13
Epidermis	glabra	glabra	pubescente	pubescente
Color de las espinas en cladodios maduros	blancas, con el ápice ambarino	blanco-grisáceas, con el ápice translúcido	blancas, con el ápice amarillento	blancas, con el ápice ligeramente amarillento
Forma del pericarpelo	obovados	obovados	elípticos a obovados	oblongos
Longitud del pericarpelo (cm)	3.6-4.1	3.7-4.5	3.8-4.7	3.7-4.7
Diámetro del pericarpelo (cm)	2.3-2.5	2.4-2.7	2.3-2.8	2-2.7
Color de los filamentos	blancos	amarillos	blanco-amarillentos	blancos con la base verdosa
Color del estilo	blanco-rosado	rosa claro	rosado	blanco
Forma del fruto	subglobosos	elipsoides a piriformes	elipsoides a obovados	obovados
Color del fruto	blanco-verdoso	verde-purpúreo	rosado con manchas amarillentas	rosa-rojizo variegado de verde
Longitud del fruto (cm)	5.1-7.1	5.3-7.2	5.6-7.9	6.3-8.1
Diámetro del fruto (cm)	4.3-4.8 cm	4.4-4.9	4.1-4.9	4.1-4.7
Color de las paredes del fruto	blancas o rosadas	rosa-rojizo	rosa a rojizo	blancas a rosadas
Cicatriz floral	hundida	hundida	ligeramente hundida	ligeramente hundida
Espesor de las paredes del fruto (cm)	0.5-0.9	0.9-1.7	0.8-1.7	0.5-1.4
Semillas forma y diámetro (cm)	anguladas, ca. 0.31 de diámetro	discoides, ca. 0.3 de diámetro	elipsoides, ca. 0.32 de diámetro	lenticulares , ca. 0.39 de diámetro
Época de maduración	noviembre del mismo año de la floración	marzo del año siguiente de la floración	octubre del mismo año de la floración	noviembre del mismo año de la floración
Permanencia del fruto en los cladodios (meses)	5-12	>12	5-6	5-6

paz de recuperar la misma topología reportada por Majure *et al.* (2012), probablemente debido a la falta de caracteres informativos (55/1,951 totales). Esta falta de señal filogenética fue previamente reportada para esta misma combinación de marcadores en este mismo nivel de estudio (Majure *et al.*, 2012), por lo que la exploración de nuevos marcadores más informativos para este grupo sigue siendo necesaria. En contraste, el análisis de inferencia Bayesiana fue capaz de recuperar varios de los grupos reportados por Majure *et al.* (2012), aunque en algunos casos las relaciones entre ellos fueron diferentes debido a que diversos clados, reportados con soporte bajo o nulo en Majure *et al.* (2012) no fueron recuperados en nuestro análisis, debido posiblemente a la poca señal filogenética en el alineamiento.

A pesar de la baja proporción de caracteres informativos, los dos criterios de optimación empleados (parsimonia e inferencia Bayesiana) recuperaron al nuevo taxón como un grupo monofilético, estrechamente emparentado con

especies del grupo de las Basilares. Si bien el objetivo del presente trabajo no es inferir las relaciones filogenéticas en *Opuntia*, los resultados obtenidos sustentan claramente a *O. leiascheinvariana* como una especie independiente dentro de *Opuntia s.str.*

Por otro lado cabe mencionar que Majure *et al.* (2012) y Majure y Puente (2014) reportan que muchas de las especies dentro del clado de las Basilares tienen cladodios pubescentes, lo cual es el caso de la especie descrita y resulta congruente con su ubicación en el árbol filogenético.

Según estos autores, las Basilares son el grupo más antiguo de especies del clado Norteamericano de *Opuntia* y los miembros de este clado han estado involucrados en la producción de múltiples híbridos, así como de especies poliploides, por lo que el primer autor del presente estudio actualmente lleva a cabo investigaciones para profundizar la caracterización genética de esta especie, con el fin de dilucidar con precisión su historia filogenética dentro de un

grupo en que la evolución reticulada se ha documentado repetidamente (v.gr. Segura *et al.*, 2007; Majure *et al.*, 2012; Majure y Puente, 2014).

Agradecimientos

Este manuscrito fue mejorado sustancialmente a través de las constructivas sugerencias de Teresa Terrazas, Rodrigo Duno de Stefano y dos árbitros anónimos. Agradecemos los recursos otorgados y facilidades brindadas para la realización del presente trabajo, a la Red del Nopal perteneciente al Sistema Nacional de Recursos Fitogenéticos para la Alimentación y la Agricultura del Servicio Nacional de Inspección y Certificación de Semillas de la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, a la línea prioritaria de investigación número cinco del Colegio de Posgraduados, Campus Montecillo, por las facilidades para la realización de los estudios moleculares. La M. en C. Berenit Mendoza tomó de fotografías bajo el microscopio electrónico de barrido del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Literatura citada

- Anderson E.F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press. Portland.
- Arias S., Gama S. y Guzmán U. 1997. Cactaceae A.L. Juss. Fascículo 14. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Bravo-Hollis H. 1937. *Las Cactáceas de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Bravo-Hollis H. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Britton N.L. y Rose J.N. 1919-1923. The Cactaceae. 4 vols. Carnegie Institute Washington Publications 248, Washington D.C.
- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using bootstrap. *Evolution* **39**:783-791.
- Gallegos-Vázquez C., Scheinvar L., Nuñez-Colín C.A. y Mondragón-Jacobo C. 2012. Morphological diversity of xoconostles (*Opuntia* spp.) or acidic cactus pears: a Mexican contribution to functional foods. *Fruits* **67**:109-120.
- García E. 1973. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen* (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- García-Pedraza L.G., Reyes-Agüero J.A., Aguirre-Rivera J.R. y Pinos-Rodríguez J.M. 2005. Preliminary nutritional and organoleptic assessment of xoconostle fruit (*Opuntia* spp.) as a condiment or appetizer. *Italian Journal of Food Science* **17**:333-340.
- García-Sandoval R. 2014. Why some clades have low bootstrap frequencies and high Bayesian posterior probabilities. *Israel Journal of Ecology and Evolution* **60**:41-44.
- Godínez-Álvarez H. y Ortega-Baes P. 2007. Mexican cactus diversity: environmental correlates and conservation priorities. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **81**:81-87.
- Guzmán U., Arias S. y Dávila P. 2003. *Catálogo de cactáceas mexicanas*. Universidad Nacional Autónoma de México – Comisión Nacional para el conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series* **41**: 95-98.
- Heled J. Yy Bouckaert R.R. 2013. Looking for trees in the forest: summary trees from posterior samples. *BMC Evolutionary Biology* **13**: 221.
- Hernández-Hernández T., Hernández H.M., De-Nova J.A., Puente R., Eguiarte L.E. y Magallón S. 2011. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae). *American Journal of Botany* **98**:44-61.
- Hernández H.M., Gómez-Hinostrosa C. y Goettsch B. 2004. Checklist of Chihuahuan Desert Cactaceae. *Harvard Papers in Botany* **9**:51-68.
- Hernández-Oria J.G., Chávez-Martínez R. y Sánchez-Martínez E. 2007. Factores de riesgo en las Cactaceae amenazadas de una región semiárida en el sur del desierto chihuahuense, México. *Interciencia* **32**:728-734.
- Huelsenbeck J.P., Larget B. y Alfaro M.E. 2004. Bayesian phylogenetic model selection using reversible jump Markov Chain Monte Carlo. *Molecular Biology and Evolution* **21**:1123-1133.
- Hunt D. (comp.) 1999. *CITES Cactaceae Checklist*. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Hunt D.R., con Taylor N y Charles G. 2006. *The New Cactus Lexicon*. 2 vols. DH Press, Milborne Port.
- IUCN. 2014. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.1 <www.iucnreslist.org> (consultado en febrero de 2014).
- Köppen W.P. 1948. *Climatología*, con un estudio de los climas de la tierra. Fondo de Cultura Económica. México.
- Majure L.C., Puente R., Griffith M.P., Judd W.S., Soltis P.S. y Soltis D.E. 2012. Phylogeny of *Opuntia* s.s. (Cactaceae): clade delineation, geographic origins, and reticulate evolution. *American Journal of Botany* **99**:847-864.
- Majure L. y Puente R. 2014. Phylogenetic relationships and morphological evolution in *Opuntia* s.str. and closely related members of tribe Opuntieae. *Succulent Plant Research* **8**:9-30.
- Martínez-González C.R. 2010. Especies de *Opuntia* Mill. (Cactaceae), productoras de xoconostle en Villa de Tezontepec, Hidalgo. *Tesis de licenciatura*. Universidad Nacional Autónoma de México, D.F. 119 pp.
- Olivares-Orozco J.L., Zavaleta-Beckler P., Chimal-Hernández A., Montiel-Salero D., Fierro-Álvarez A. y Scheinvar L. 2003. Xoconostle: biología y manejo agronómico. Serie Académicos CBS No. 45. Dirección de Ciencias Biológicas y de la Salud. Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Xochimilco, México.
- Parfitt B.D. y Pinkava D.J. 1988. Nomenclatural systematic reassessment of *Opuntia engelmannii* and *Opuntia lindheimeri* (Cactaceae). *Madroño* **35**:342-349.
- Pérez-Crisanto J., Reyes-Santiago J. y Brachet-Ize C. 2005. *Opuntia olmeca*, una nueva especie de la familia Cactaceae para el estado de Oaxaca, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **50**:89-95.
- Pinkava D.J. 1996. Nomenclatural changes in *Opuntia* (Cactaceae). *Haseltonia* **4**:103-104.
- Pinkava D.J. 2002. On the evolution of the continental North American Opuntioideae. En: Hunt D. y Taylor N. Pp. 59-98. *Studies in the Opuntioideae (Cactaceae)*. Succulent Plant Research. Vol 6. DH Books, Milborne Port.

- Rambaut A., Suchard M.A., Xie D. y Drummond A.J. 2014. Tracer v1.6. <<http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>> (consultado Diciembre 2014).
- Ronquist F., Teslenko M., Van der Mark P., Ayres D.L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M.A., Huelsenbeck J.P. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across large model space. *Systematic Biology* **61**:539-542.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México.
- Sánchez-Martínez E., Chávez-Martínez R.J., Hernández-Oria J.G. y Hernández-Martínez M.M. 2006. *Especies de Cactáceas Prioritarias para la Conservación en la Zona Árida Queretana Hidalguense*. Consejo de Ciencia y Tecnología del Estado de Querétaro, Querétaro, México. http://www.concyteq.edu.mx/concyteq/publicaciones/jb/pdf/conservacion_zona_QH.pdf (Consultado Diciembre de 2014).
- Scheinvar L. 1974. *Opuntia heliabravoana*, una especie nueva de Cactaceae. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Botánica* **45**:75-86.
- Scheinvar L. 1981. Especies, variedades y combinaciones nuevas de cactáceas del Valle de México. *Phytologia* **49**:313-328.
- Scheinvar L. 1982. Redescubrimiento de la *Opuntia spinulifera* Salm-Dyck. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Botánica* **47**:1-20.
- Scheinvar L. 1985. Cactaceae. En: Rzedowski J. y Calderón de Rzedowski G. (comp. y eds.). *La Flora Fanerogámica del Valle de México*, vol. 2, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional e Instituto de Ecología, A. C., México.
- Scheinvar L. 1987. Redescubrimiento de *Opuntia oligacantha* Forster en el Valle de México y en la Altiplanicie Mexicana. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Botánica* **57**:109-122.
- Scheinvar L. 1999. *Opuntia zamudioi*, una nueva especie de Querétaro. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **44**:88-93.
- Scheinvar L. 2002. *Opuntia stricta* (Haw.) Haw. subsp. *esparzae*, una nueva subespecie de las dunas del río Concá, Arroyo Seco, Querétaro, México. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **47**:94-102.
- Scheinvar L. 2004. *Flora Cactológica del Estado de Querétaro. Diversidad y Riqueza*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Scheinvar L. y Rodríguez A. 2003. Nueva subespecie de *Opuntia streptacantha* (Cactaceae) de la altiplanicie mexicana. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* **74**:303-311.
- Scheinvar L. y Olalde-Parra G. 2008. Tipificación de algunas cactáceas del estado de Guerrero. *Cactáceas y Suculentas Mexicanas* **53**:36-50.
- Scheinvar L. y Manzanero G. 2009. *Opuntia chiangiana*, una nueva especie de Cactaceae de Oaxaca, México. *Novon: A Journal for Botanical Nomenclature* **19**:222-228.
- Scheinvar L., Olalde G., Filardo S. y Beckler P. 2010. Diez especies mexicanas productoras de xocostoles: *Opuntia* spp. y *Cylindropuntia imbricata* (Cactaceae). Universidad Nacional Autónoma de México, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo y Universidad Autónoma Metropolitana, México.
- Schimitsz-Linneweber C., Maier R.M., Alcaraz J-P., Cottet A., Herrmann R.G. y Mache R. 2001. The plastid chromosome of spinach (*Spinacia oleracea*): complete nucleotide sequence and gene organization. *Plant Molecular Biology* **45**:307-315.
- Segura S., Scheinvar L., Olalde G., Leblanc O., Filardo S., Muratalla A., Gallegos C. y Flores C. 2007. Genome sizes and ploidy levels in Mexican cactus pear species *Opuntia* (Tourn.) Mill. series *Streptacanthae* Britton et Rose, *Leucotrichae* DC., *Heliabravoanae* Scheinvar and *Robustae* Britton et Rose. *Genetic Resources and Crop Evolution* **54**:1033-1041.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010: Protección Ambiental- Especies nativas de México de flora y fauna silvestres- Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 30 de diciembre.
- Swofford D.L. 2002. PAUP* Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland.
- Taberlet P., Gielly L., Pautou G. y Bouvet J. 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* **17**:1105-1109.
- Vogel J., Börner T. y Hess W.R. 1999. Comparative analysis of splicing of the complete set of chloroplast group II introns in three higher plants mutants. *Nucleic Acids Research* **27**:3866-3874.
- Weising K., Atkinson R.G. y Gardner R.C. 1995. Genomic fingerprinting by microsatellite-primed PCR: a critical evaluation. *PCR Methods Applications* **4**:249-255.
- White T.J., Bruns T., Lee S. y Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenies. En: Innis M.A., Gelfand D.H., Sninsky J.J. y White T. Eds. *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications*. Pp. 315-322, Academic Press, San Diego.
- Wilcox C.D., Dove S., McDavis W. y Greer D. 2002. UTHSCSA. Image Tool version 3.0. University of Texas Health Center. San Antonio. <<http://compdent.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>> (Consultado Diciembre del 2014)
- Zhang Z., Schwartz S., Wagner L. y Miller W. 2000. A greedy algorithm for aligning DNA sequences. *Journal of Computational Biology* **7**:203-214.

Recibido: 10 de septiembre de 2014

Aceptado: 7 de noviembre de 2014

Apéndice 1. Números de acceso de Genbank correspondientes a las secuencias empleadas en el presente estudio. Los números de acceso para la nueva especie se encuentran en el texto principal.

Especies	trnL-F	matK	nrITS
<i>Brasiliopuntia brasiliensis</i>	JF712685	JF786712	JF786876
<i>Maihueniopsis ovata</i>	JF712696	JF786723	JF786887
<i>Miqueliopuntia miquelii</i>	JF712698	JF786725	JF786889
<i>Nopalea auberi</i>	JF712699	JF786726	JF786890
<i>Nopalea cochenillifera</i>	JF712700	JF786727	JF786891
<i>Nopalea dejecta</i>	-----	JF786729	JF786893
<i>Nopalea gaumeri</i>	JF712702	JF786730	JF786894
<i>Nopalea inaperta</i>	JF712706	JF786734	JF786898
<i>Nopalea karwinskiana</i>	JF712707	JF786735	JF786899
<i>Opuntia abjecta</i>	JF712838	JF786865	JF787021
<i>Opuntia arechavalatae</i>	JF712714	JF786742	JF786906
<i>Opuntia arenaria</i>	JF712715	JF786743	JF786907
<i>Opuntia aureispina</i>	JF712718	JF786746	JF786910
<i>Opuntia austrina</i>	JF712719	JF786747	JF786911
<i>Opuntia basilaris</i>	JF712722	JF786750	JF786913
<i>Opuntia caracassana</i>	JF712729	JF786757	JF786918
<i>Opuntia chisosensis</i>	JF712734	JF786762	JF786923
<i>Opuntia chlorotica</i>	JF712735	JF786763	JF786924
<i>Opuntia drummondii</i>	JF712742	JF786770	JF786930
<i>Opuntia elata</i>	JF712746	JF786774	JF786934
<i>Opuntia ellisiana</i>	JF712747	JF786775	JF786935
<i>Opuntia excelsa</i>	JF712755	JF786783	JF786942
<i>Opuntia gosseliniana</i>	JF712761	JF786789	JF786948
<i>Opuntia humifusa</i>	JF712762	JF786790	JF786949
<i>Opuntia hystrix</i>	JF712764	JF786792	JF786951
<i>Opuntia jamaicensis</i>	JF712765	JF786793	JF786952
<i>Opuntia lilae</i>	JF712769	JF786797	JF786955
<i>Opuntia macbridei</i>	JF712771	JF786799	JF786957
<i>Opuntia macrocentra</i>	JF712773	JF786801	JF786959
<i>Opuntia macrorhiza</i>	JF712774	JF786802	JF786960
<i>Opuntia microdasys</i>	JF712781	JF786809	JF786966
<i>Opuntia pachyrrhiza</i>	JF712785	JF786813	JF786970
<i>Opuntia polyacantha</i>	JF712794	JF786822	JF786979
<i>Opuntia pusilla</i>	JF712800	JF786827	JF786984
<i>Opuntia pycnantha</i>	JF712803	JF786830	JF786987
<i>Opuntia quimilo</i>	JF712804	JF786831	JF786988
<i>Opuntia retrorsa</i>	JF712814	JF786839	JF786995
<i>Opuntia rufida</i>	JF712812	JF786840	JF786997
<i>Opuntia sanguinea</i>	JF712817	-----	JF787000
<i>Opuntia scheeri</i>	JF712819	JF786847	JF787002
<i>Opuntia schickendantzii</i>	JF712820	JF786848	JF787003
<i>Opuntia stenopetala</i>	JF712825	JF786852	JF787008
<i>Opuntia strigil</i>	JF712829	JF786856	JF787012
<i>Opuntia tapona</i>	JF712833	JF786860	JF787016
<i>Opuntia triacantha</i>	-----	JN676103	JN676102
<i>Salmiopuntia salmiana</i>	JF712815	JF786842	JF786998
<i>Tacinga funalis</i>	-----	AY042660	-----
<i>Tacinga inamoena</i>	JF786870	JF786870	JF787026
<i>Tacinga palmadora</i>	JF712845	JF786872	JF787028
<i>Tacinga saxatilis</i>	JF712846	JF786873	JF787029