

EVOLUCIÓN DE CACTÁCEAS EN LA REGIÓN DEL GOLFO DE CALIFORNIA, MÉXICO

Cactus evolution in the region of the Gulf of California, Mexico

J. Hugo Cota-Sánchez. University of Saskatchewan, Department of Biology, 112 Science Place, Saskatoon, SK – Canadá. hugo.cota@usask.ca

RESUMEN

La familia Cactaceae es característica del Nuevo Mundo. La diversidad taxonómica y carácter monofilético hace a este grupo de plantas un modelo interesante para estudiar aspectos biológicos, evolutivos y filogenéticos. Entre estos, destaca la viviparidad, un raro evento en angiospermas. Viviparismo es un proceso reproductivo genético y metabólicamente costoso porque incluye complicados procesos eco-fisiológicos con la concomitante producción de diferentes niveles hormonales. Este riesgoso evento implica la combinación de factores de defensa y protección, en el cuál la planta madre invierte mucha energía metabólica para producir progenie viable, capaz de sobrevivir en condiciones adversas. Viviparidad existe en aproximadamente 32 especies de cactáceas, en la subfamilia Cactoideae (Cacteeae, Hylocereeae, Pachycereeae, Rhipsalideae, Trichocereeeae). Se discuten cuatro especies vivíparas [*Ferocactus herrerae* (tribu Cacteeae) y *Stenocereus alamosensis*, *S. thurberi* y *Pachycereus schottii* (tribu Pachycereeae)] en la costa del Noroeste de Sinaloa. La reproducción vivípara en la familia se interpreta como un mecanismo favoreciendo germinación y proporcionando nuevas oportunidades para el establecimiento, mantenimiento y dispersión de la población a cortas distancias en ambientes halófilos. *Ferocactus*, el tercer género en número de especies de la tribu Cacteeae, tiene una taxonomía e historia filogenético y evolutiva muy compleja. *Ferocactus* es un grupo en el cuál el aislamiento geográfico y reproductivo han sido importantes en su diversificación y evolución. Doce especies (40%) se distribuyen en el noroeste de México, incluyendo la península de Baja California e islas adyacentes. Se discute el origen, patrones de radiación y migración, y la evolución de *Ferocactus* a partir de dos supuestas especies basales (*F. robustus* y *F. flavovirens*) en centro de México. Las islas del Golfo de California han sido importantes en la radiación y especiación de *Ferocactus* debido a la existencia de condiciones ecológicas y hábitats adecuados para el establecimiento de nuevos organismos, así como a la presencia de especies muy semejantes en las áreas continentales de México, en la península y sus islas. Estudios recientes rechazan la posición basal de *F. robustus* y *F. flavovirens*, e indican que *Ferocactus* forma un grupo parafilético o polifilético.

Palabras claves: Cactaceae, Baja California, evolución, *Ferocactus*, germinación precoz, filogenia, viviparidad

ABSTRACT

The Cactaceae is a New World family. The taxonomic diversity and monophyletic character makes this group an interesting model to study several biological, phylogenetic, and evolutionary processes. Among these, is vivipary, a rare event in angiosperms. Viviparity is a genetic reproductive and metabolically expensive process. It involves complex eco-physiological processes with concomitant production of different phytohormone levels. This risky event implies the combination of defense and protective mechanisms, in which the mother plant involves high metabolic energy to produce fit, viable, offspring able to disperse, establish, and maintain the population, often in stressed halophytic environments. Viviparity is known in 32 species of the Cactaceae, in subfamily Cactoideae (tribes Cacteeae, Hylocereeae, Pachycereeae, Rhipsalideae, Trichocereeeae). Four viviparous species [*Ferocactus herrerae* (Cacteeae) y *Stenocereus alamosensis*, *S. thurberi* y *Pachycereus schottii* (Pachycereeae)] from the coastal area in northwestern Sinaloa are discussed here. Vivipary in the Cactaceae is interpreted as a mechanism favoring germination and providing new avenues for population establishment, maintenance and dispersal under stressed, halophytic conditions. *Ferocactus*, on the other hand, is the third largest genus in number of species within the Cacteeae. It has a complex taxonomic, phylogenetic and evolutionary history. Both geographic and reproductive isolation have been important in its diversification and evolution. Twelve species (40%) are distributed in northwestern Mexico, including the Baja California peninsula and adjacent islands. The origin, radiation and migratory patterns of *Ferocactus* from a putative stock represented by *F. robustus* and *F. flavovirens* in Central Mexico is addressed. The Gulf of California islands have been important in the radiation and speciation events of *Ferocactus* because the islands provided optimal habitats and ecological for the establishment of new individuals, and because of the close resemblance of sister taxa between mainland Mexico, Baja peninsula and the islands. Recent studies reject the basal position of *F. robustus* and *F. flavovirens* and propose that *Ferocactus* is paraphyletic or polyphyletic.

Keywords: Cactaceae, Baja California, evolution, *Ferocactus*, phylogeny, precocious germination, vivipary

INTRODUCCIÓN

La familia Cactaceae es un importante elemento fitogeográfico de los desiertos de

América y representa la segunda familia más numerosa en término de especies (ca. 1500) restringida al Nuevo Mundo, detrás de la

familia Bromeliaceae. Las cactáceas exhiben una amplia distribución geográfica desde el sur de Canadá en la región de Beaton River, al suroeste del Lago Cecile, Alberta, hasta el sur de la región de la Patagonia, Argentina (Cota-Sánchez, 2002a). Estas plantas forman parte de diferentes ecosistemas presentes desde el nivel del mar hasta los 5000 m de altitud (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1978). La monofilia de la familia está sustentada por datos moleculares del ADN del cloroplasto (Cota-Sánchez, 2002b; Nyffeler, 2002).

La familia Cactaceae forma un grupo monofilético incluido filogenéticamente dentro de un grupo de plantas Portulacáceas (Applequist y Wallace, 2001). Cactaceae comprende cuatro subfamilias: Pereskioideae, Maihuenioideae, Opuntioideae, y Cactoideae (Anderson, 2001; Nyffeler, 2002). Dentro de la familia, las especies del género *Pereskia* Mill. (ampliamente distribuidas en las islas del Caribe, Centro y Sur América), tradicionalmente se han considerado linajes ancestros a partir de los cuales se originaron las líneas evolutivas más especializadas de cactáceas (Gibson y Nobel, 1986). Recientes investigaciones filogenéticas moleculares (Edwards *et al.*, 2005) confirman la posición basal de *Pereskia* en la evolución de la familia Cactaceae. Estos estudios involucrando los tres genomas vegetales han demostrado la parafilia de *Pereskia*. Las especies investigadas forman dos clados o linajes basales con respecto al resto de los miembros de la familia. Esta separación basal sugiere una divergencia inicial de la familia para formar un clado norteño (Andino) y otro sureño (Southern South America), de los cuales el clado Andino y el clado *Pereskia* sureño están más relacionados con el resto de la familia que el clado norteño representado por especies de *Pereskia* distribuidas en Centro América y el Caribe. (Revisado en Edwards *et al.*, 2005; Edwards y Donoghue, 2006).

La distribución actual de la familia Cactaceae en los geológicamente modernos desiertos y hábitats áridos del continente Americano se atribuye a eventos geoclimáticos, tales como deriva continental y cambio climático, durante los períodos del Terciario tardío y Cuaternario (Mauseth, 1990). La carencia de cactáceas en el Viejo Mundo [con la excepción de *Rhipsalis baccifera* (J. S. Muell.) Stern, cuya dispersión se considera un evento a larga distancia (Barthlott, 1983)], sugiere que el origen de las

cactáceas ocurrió después del Paleógeno (Mauseth, 1990). Sin embargo, la falta de evidencia fósil dificulta la calibración del reloj molecular para determinar los tiempos de divergencia en la familia. A pesar de esto, la combinación de datos moleculares del ADN nuclear y del cloroplasto sugiere que las cactáceas tuvieron su origen hace aproximadamente 30 millones de años durante el período del Terciario medio (Hershkovitz y Zimmer, 1997).

A pesar de la limitada información fósil para clarificar la biogeografía histórica de la familia Cactaceae, existe un consenso general en lo que se refiere a su origen geográfico en América del Sur. Aunque varias partes de América del Sur han sido señaladas como posibles áreas de origen, aún no se ha identificado con exactitud un lugar determinado. Una de las primeras hipótesis propuestas por Buxbaum (1969) sugiere áreas del Caribe y regiones centrales de América del Sur debido a la existencia de *Pereskia* y otras especies con características ancestrales de las subfamilias Opuntioideae y Cactoideae. A su vez, Leuenberger (1986,) propuso la región noroeste de América del Sur, mientras que Wallace y Gibson (2002) sugirieron las regiones andinas de Argentina, Bolivia y Perú con base a la existencia de cactus como *Pereskia* y *Calymmanthium* Ritter. La reciente hipótesis de Edwards *et al.* (2005) para el origen de la familia es consistente con los datos moleculares e ideas biogeográficas.

Los principales centros de diversidad de la familia Cactaceae se encuentran localizados en México y suroeste de los Estados Unidos en América del Norte. En América del Sur, las regiones Andinas del oeste de América del Sur que convergen en las zonas limítrofes de Argentina, Bolivia, Chile, Ecuador, Paraguay y Uruguay, así como la región este de Brasil y el área comprendida en el oeste y sur de Brasil, incluyendo las zonas colindando con Argentina, Paraguay y Uruguay, son consideradas las áreas de mayor riqueza de especies de Cactáceas (Hernández y Godínez, 1994; Oldfield, 1997).

La diversidad cactológica de México es reconocida mundialmente y numerosas especies han sido objeto de sobre colecta. La colecta excesiva, sumada al estado de fragmentación de hábitats naturales, son algunos de los factores que ha puesto en

amenaza a un gran número de especies de cactáceas y otras plantas suculentas. Ortega-Baés y Godínez-Alvarez (2006) indican que México posee el mayor número de especies (660 circunscritas en 46 géneros) mientras que Canadá representa el país con menos diversidad de cactáceas [3 especies; sin embargo, Cota-Sánchez (2002a) considera cuatro especies para Canadá]. Además del impresionante número de especies distribuidas en las diferentes comunidades vegetales de México, nuestro país también posee el mayor número de especies endémicas de cactáceas. La estimación más reciente indica que en nuestro país de un total de 660 especies de cactáceas, 78 % (517) son endémicas (Ortega-Baés y Godínez-Alvarez, 2006). El nivel de endemismo de cactáceas mexicanas es igualmente revelador cuando es comparado con los niveles de endemismo de especies de cactus en otros países: Brasil (176), Perú (170), Argentina (158), Bolivia (153), Estados Unidos (86), y Chile (83) (compilado de Ortega-Baés y Godínez-Alvarez, 2006). Dentro de este contexto, es claro que México es un país que alberga altos índices de diversidad en varias otras familias vegetales, por lo cual deben adoptarse medidas de conservación de los recursos biológicos más efectivas.

La diversidad taxonómica y carácter monofilético de la familia Cactaceae hace a este grupo de plantas un modelo particularmente interesante para estudiar aspectos biológicos, evolutivos y filogenéticos. Además, los miembros de la familia tienen una extensa especialización morfológica y reproductiva, y exhiben una extensa radiación en diversos hábitats, incluyendo el dosel arbóreo de los Neotrópicos. De hecho, 10 % de las especies de Cactáceas han evolucionado como epifitas y semi-epifitas (Cota-Sánchez, 2002b), un estilo de vida poco investigado en la familia y en plantas vasculares en general.

Desde el punto de vista de biología reproductiva, varios artículos (Cota, 1993; Gibson y Nobel 1986; Anderson, 2001; Pimienta-Barrios y del Castillo, 2002) han discutido los sistemas reproductivos y la versatilidad reproductiva de la familia Cactaceae. Las atractivas y impresionantes flores muy frecuentemente con diversas y caprichosas formas diseñadas para atraer una diversidad de organismos polinizadores y promover variabilidad genética, han también

sido discutidas en términos de la diversificación y radiación de cactáceas (Nassar *et al.*, 2007; Cota-Sánchez y Crouch, 2008). No obstante, de las aproximadamente 1500 especies de cactáceas, la biología reproductiva ha sido investigada en menos del 10 % de las especies (Cota-Sánchez y Abreu, 2007), por lo que aún queda mucho por entender, en particular la correlación de la biología y estrategias reproductivas en la evolución y diversificación de las cactáceas.

Dada la gran diversidad y nivel de endemismo de cactáceas en la zona noroeste de México, la inclusión de este grupo de plantas está bien planeada dentro del marco de este Encuentro Internacional alusivo a las islas del Golfo de California. Los objetivos de este artículo son varios, y se enfocan en la discusión de algunos aspectos relevantes a la biología y evolución de cactáceas. Para este fin, el resto de ésta contribución está dividida en dos secciones: 1) viviparidad, biología reproductiva e implicaciones taxonómicas y evolutivas, usando como ejemplos algunos casos de viviparidad documentados en especies distribuidas en la costa del Golfo de California, y 2) discusión de un escenario evolutivo de los patrones de radiación y especiación del género *Ferocactus* Britton & Rose en el noroeste de México, con énfasis en la región e islas de Baja California.

VIVIPARIDAD, BIOLOGÍA REPRODUCTIVA E IMPLICACIONES TAXONÓMICAS Y EVOLUTIVAS

Viviparidad es la germinación de semillas en el fruto antes de la abscisión de la planta madre. Este proceso implica el crecimiento del embrión, de esta manera, éste emerge a través de la testa de la semilla con la consecuente ruptura del pericarpio antes de que estas semillas y plántulas sean dispersadas. Debido a su escasez en la naturaleza y en parte a los pocos casos documentados, la viviparidad es un evento raro en angiospermas. Este evento se ha reportado en aproximadamente 100 especies (en 70 familias) en el reino vegetal en regiones alpinas, Árticas (Lee y Harmer, 1980; Elmqvist y Cox, 1996), tropicales y subtropicales (Cota-Sánchez, 2004) distribuidas en ambientes áridos, húmedos e inundables.

A la fecha, la literatura referente al viviparismo es limitada, reflejando en parte la falta de información en éste fenómeno biológico debido

a la limitada ocurrencia de este evento en plantas. Madison (1977) indica que la viviparidad podría estar sobre representada en los frutos carnosos de especies de la familia Araceae, Cactaceae y Gesneriaceae. No obstante, los datos existentes indican que esta estrategia reproductiva es un evento esporádico en cactáceas. Sin embargo, Cota-Sánchez (2004) también sugiere que esta condición puede ser más común en la familia y que la carencia de información se debe en parte a la falta de observaciones de campo y estudios dedicados a biología reproductiva.

En plantas existen dos tipos de viviparismo: Viviparidad verdadera y pseudoviviparidad. El pseudoviviparismo incluye la formación asexual de plántulas o bulbillos y es más común en monocotiledóneas. Viviparidad verdadera implica la formación sexual de progenie con considerable crecimiento embrionario que penetra la pared del pericarpio previo a la separación y dispersión de la planta madre. Varias especies de mangles, como por ejemplo *Bruguiera gymnorrhiza* (L.) Lamk., *Rhizophora mangle* L. (Tomlinson, 1986) y *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh. (Farrant *et al.*, 1993), entre otras especies, son algunos de los ejemplos más estudiados en los aspectos de viviparidad en angiospermas. A su vez, criptoviviparismo, que es el resultado del crecimiento del embrión sin penetrar la pared del pericarpio; se considera una categoría de viviparismo verdadero (Elmqvist y Cox, 1996).

La viviparidad es un fenómeno caracterizado por la carencia de latencia en semillas. Este evento es relevante porque además de ser un proceso esporádico ha sido interpretado como un carácter especializado con significado biológico y evolutivo porque proporciona nuevas alternativas para la supervivencia y el establecimiento de plántulas (Cota-Sánchez, 2004); como un mecanismo para proteger el embrión de altas concentraciones salinas (Rabinowitz, 1978); y como una estrategia reproductiva que ha evolucionado para proporcionar un mecanismo más eficiente para promover la germinación, supervivencia, distribución y mantenimiento de poblaciones en substratos halófilos (Cota-Sánchez *et al.*, 2007). Desde el punto de vista agrícola, la pseudoviviparidad tiene serias consecuencias. La carencia de latencia en frutos y/o semillas de cultivos anuales, tal como arroz, es un atributo perjudicial porque la germinación

prematura resulta en rendimientos bajos e impide el abastecimiento adecuado de alimentos.

Viviparidad en cactáceas con énfasis en la región costera del noroeste de Sinaloa. A pesar de la existencia de varios reportes de viviparismo en especies de cactáceas (Mitich, 1964; Conde, 1975; Buxbaum, 1968; Lombardi, 1993; Lira, 2006), es sólo en años recientes que se han empezado a discutir los factores ecofisiológicos y evolutivos de ésta condición en la familia. Ambos tipos de viviparidad, pseudoviviparismo (Cota-Sánchez, 2002a) y criptoviviparidad (Cota-Sánchez, 2004), han sido documentado en la familia Cactaceae en varias especies de cactus epífitos y semi-epífitos en cautiverio (Cota-Sánchez, 2004, 2006), así como *Epiphyllum phyllanthus* (L.) Haw. (Conde, 1975; Cota-Sánchez y Abreu, 2007). En cactáceas, este fenómeno ocurre en aproximadamente 30 especies filogenéticamente distantes (Cota-Sánchez, unpub.) de la subfamilia Cactoideae, en las tribus Cacteeae, Cereeae, Hylocereeae, Pachycereeae, Rhipsalideae y Trichocereae.

Recientemente, Cota-Sánchez *et al.* (2007) documentaron el primer caso de viviparidad en la naturaleza en la familia Cactaceae. Este relevante hallazgo de casos de criptoviviparidad fue observado en miembros de la subfamilia Cactoideae, específicamente en *Ferocactus herrerae* J. G. Ortega (tribu Cacteeae) y *Stenocereus alamosensis* (J. M. Coult.) A. C. Gibson & K. E. Horak, *S. thurberi* (Engelm.) Buxbaum y *Pachycereus schottii* (Engelm.) D. R. Hunt de la tribu Pachycereeae. Estas especies vivíparas se encontraron en diversas localidades situadas en el municipio de Ahome, Sinaloa, en el noroeste de México. En este estudio el Dr. A. Reyes-Olivas y M. en C. B. Sánchez-Soto llevaron a cabo un extenso trabajo de campo para investigar la distribución estas especies vivíparas.

Nuestro estudio indica que las plantas vivíparas en la zona investigada no muestran un patrón de distribución continuo. Por lo contrario, no obstante a previas hipótesis propuestas por varios autores, por ejemplo, Elmqvist y Cox (1996) y Farnsworth (2000), en las cuáles se sugiere la predominancia de individuos vivíparos en zonas sujetas a inundación periódica, nuestras observaciones concurren parcialmente ya que los datos muestran que la viviparidad no está restringida

a estas condiciones ambientales. Nuestros estudios comparativos de individuos vivíparos en áreas sujetas a inundación periódica y áreas no inundables, indican que el número de individuos vivíparos varía de 11-19 % en *F. herrerae* (Figuras 1a, b), 21-12.5 % en *S. thurberi*, 7.4-9 % en *S. alamosensis* (Figuras 1c, d) y 0-2 % en *P. schottii* (Cota-Sánchez *et al.*, 2007). Nótese que los porcentajes anteriores están dados para áreas inundables

versus áreas no inundables, respectivamente. En general, los datos muestran que el predominio y distribución de plantas vivíparas es mayor en las áreas de dunas costeras expuestas a inundaciones periódicas en relación a los ambientes halófilos que no experimentan inundaciones, lo cual coincide con previos autores. Sin embargo, en cactáceas, la viviparidad no está limitada a ambientes sujetos a inundaciones fluctuantes.

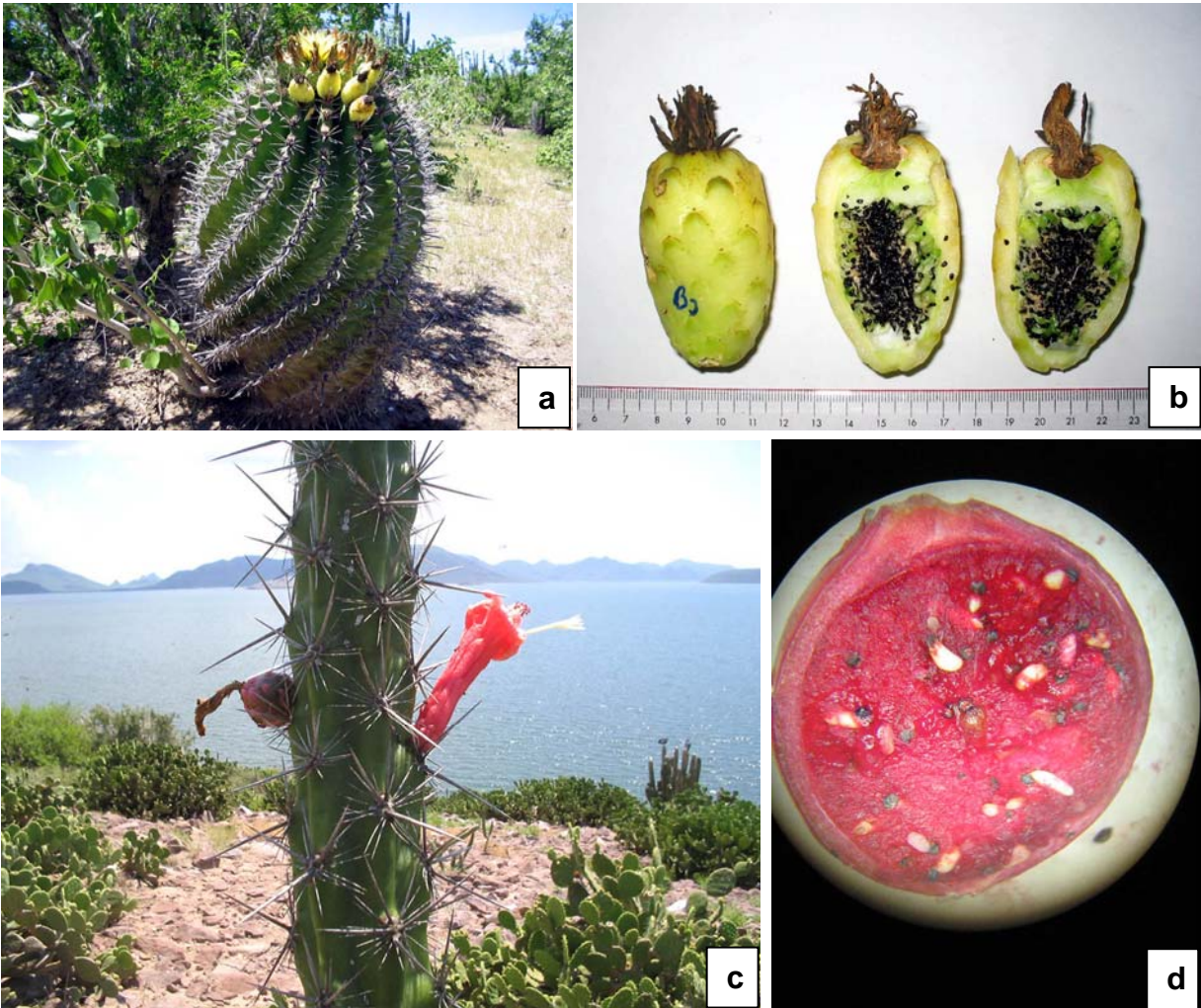


Figura 1.- Ejemplos de cactus vivíparos en la zona costera del noroeste de Sinaloa. **a.** *Ferocactus herrerae* en dunas costeras de la playa de San Juan y La Viznaga, sujetas a inundaciones periódicas. **b.** Corte longitudinal de frutos de *F. herrerae* con semillas y plántulas vivíparas. **c.** *Stenocereus alamosensis* creciendo en terreno pedregoso en áreas no inundables de la isla de Patos (Bahía de Ohuira). **d.** Corte longitudinal del fruto de *S. alamosensis* con semillas y frutos vivíparos. Nótese la alta proporción de plántulas vivíparas en *F. herrerae* en comparación con *S. alamosensis*. Fotos: A. Reyes-Olivas y B. Sánchez-Soto. Escala en mm.

La viviparidad en plantas es un fenómeno fascinante ya que involucra aspectos de desarrollo embrionario, fisiológicos, ecológicos, evolutivos, filogenéticos, y de conservación. En la familia de las cactáceas, el viviparismo tiene orígenes independientes y se ha interpretado como una estrategia reproductiva adaptativa

que confiere rápido establecimiento de plántulas en condiciones adversas (Cota-Sánchez, 2004, 2006) y en diferentes áreas de la planta hospedera y substratos circunvecinos (Cota-Sánchez y Abreu, 2007). La combinación de características de los frutos vivíparos, tal como pericarpio grueso,

generalmente carnosos y con pulpa proporciona condiciones propicias que promueven la germinación y a la vez incuban y embeben a las semillas y plántulas en una barrera protectora aislante contra factores adversos (Figuras 1b y 1d) a la vez que proporciona nutrientes. Estos atributos han sido también asociados con efectos de planta nodriza y cuidado materno (Cota-Sánchez y Abreu, 2007). Una vez que las semillas germinan, las plántulas vivíparas alcanzan estados de desarrollo relativamente avanzados, en los cuáles el sistema radicular y los cotiledones están bien diferenciados. Aunque Cota-Sánchez *et al.* (2007) no llevaron a cabo pruebas de establecimiento de progenie vivípara, recientes estudios con *Epiphyllum phyllanthus*, un cacto epifito, indican que plántulas con mayor tamaño y grado de diferenciación radicular y cotiledonar tienen mas probabilidades de establecerse y sobrevivir comparadas con plántulas menos diferenciadas (Cota-Sánchez y Abreu, 2007). Igualmente, un alto grado de mortalidad es característica de progenie vivípara en los primeros días de establecimiento en substratos circundantes y sobre la planta hospedera. En concreto, el viviparismo permite a las plántulas un proceso de enraizamiento y crecimiento mas rápido, que a su vez favorece el establecimiento de las plántulas siempre y cuando éstas sean dispersadas en substratos con condiciones propicias para el desarrollo.

La inconsistente distribución de individuos vivíparos tanto en áreas inundables como en suelos salinos y pedregosos en el interior de la zona costera del noroeste de Sinaloa, sugiere que esta condición biológica se encuentra mas ampliamente distribuida en las cactáceas y quizá otras familias de plantas. Asimismo, es factible que las altas concentraciones de sal en el substrato así como las altas temperaturas características de los suelos halófilos que no están expuestos a inundaciones frecuentes afectan los niveles de producción hormonal (Cota-Sánchez *et al.*, 2007). En efecto, existe amplia evidencia que la viviparidad está controlada por bajos niveles de ácido absísico (ABA), lo cuál está demostrado en mangles (Farnsworth y Farrant, 1998), *Arabidopsis* L. (Raghavan, 2002), *Iris hexagona* Walter (Wang *et al.*, 2001) y otras especies. Además, en los linajes de mangles vivíparos existe producción diferencial de ABA en tejidos maternos y embrionarios (Farnsworth, 2004). En mi opinión, considero que factores fisiológicos

similares están operando en cactáceas. Datos preliminares de perfiles hormonales en tejido vivíparo y no vivíparo materno y embrionario indican que este tipo de germinación precoz en semillas de *Epiphyllum phyllanthus* también está relacionado con niveles diferenciales de fito-hormonas, en particular el ABA y ácido giberélico (AG). Ambas hormonas, el ABA y el AG muestran niveles mas bajos en tejidos vivíparos (Cota-Sánchez, *et al.*, inéd.).

Con el de fin obtener una explicación más exacta de las bases de la viviparidad, es necesario discutir los posibles beneficios asociados con la adaptación y evolución de dicho fenómeno. En primer lugar, la viviparidad es considerada una importante estrategia en regeneración de plantas, es decir, es una habilidad reproductiva para perpetuar la especie en desiertos secos y calientes y en ambientes tropicales y subtropicales (Cota-Sánchez y Abreu, 2007; Cota-Sánchez *et al.*, 2007). Además, es factible que las condiciones internas prevalecientes en el fruto juegan un papel relevante en el establecimiento, supervivencia y éxito de la progenie vivípara. En la familia Cactaceae, la combinación de las características del fruto (carnoso, mucilaginoso, pericarpio grueso) confiere un microambiente con la humedad y temperatura óptima para promover la germinación e incubación al mismo tiempo que proporciona a las semillas y plántulas de una barrera aislante que las protege de las condiciones extremas del medio ambiente (Cota-Sánchez, 2004). Es claro entonces, que la correlación entre las características del fruto y las condiciones ambientales proporciona algunas ideas para establecer hipótesis con respecto a un proceso de establecimiento gradual así como las relaciones recíprocas entre cactos vivíparos y su medio ambiente. Esta relación íntima entre las condiciones internas del fruto materno y la progenie vivípara es comparable a un tipo de dependencia, la cuál denomino “cuidado paternal endotérmico”. Por lo tanto, dado que el fruto ofrece condiciones de temperatura relativamente constantes, así como la disponibilidad de nutrientes, la germinación de semillas y el desarrollo de la progenie vivípara esta continuamente en actividad hasta que las plántulas se desprenden del fruto. Con ésta idea en mente, considero que la termogénesis juega un papel importante en la maduración del fruto en cactáceas con el correspondiente desarrollo, germinación y producción de progenie vivípara. Consiguientemente, es

posible que un sistema de precisión y control de temperatura esté operando en los frutos y otras partes reproductivas de cactáceas (y quizá otras familias) para proteger la progenie vivípara con la termorregulación de las condiciones internas del fruto. Esta idea es totalmente opuesta a lo que sucede en especies con semillas ortodoxas, las cuáles por protección, normalmente entran en un período de latencia, el cual es necesario para la germinación.

Es posible que en las cactáceas la viviparidad haya evolucionado en diferentes linajes filogenéticos en respuesta a presiones selectivas semejantes, así como un mecanismo para superar las condiciones adversas características de los desiertos secos y los estresados ambientes de los doseles de los árboles en los cuáles los cactus se desarrollan. La discrepancia de hábitats en los cuales el viviparismo ha sido reportado en cactáceas [alpino y seco (Cota-Sánchez, 2002a, 2004), condiciones inundables desérticas (Cota-Sánchez *et al.*, 2007), así como tropical húmedos (Cota-Sánchez y Abreu, 2007)], sugiere que las mismas fuerzas de selección natural han operado e influido en la distribución de esta estrategia reproductiva. Además de esto, la distribución taxonómica de especies de cactus vivíparos en diversas tribus de la familia sugiere que el viviparismo ha evolucionado en paralelo como una respuesta hacia mecanismos de reproducción más eficientes y que representa un paso evolutivo hacia un práctico mecanismo para promover la germinación y el establecimiento de plántulas (Cota-Sánchez *et al.*, 2007).

Es claro pues, que la viviparidad en plantas es un evento biológico muy complejo y representa un tipo de reproducción no convencional que merece investigación de campo adicional para profundizar en el conocimiento de este raro evento biológico. En mi opinión, entre los aspectos a investigar con respecto al viviparismo sobresalen los siguientes: a) monitoreo de cactáceas en hábitats naturales para documentar la taxonomía, ecología y distribución geográfica de ésta condición y determinar si efectivamente la viviparidad en cactáceas está limitada a áreas con alta concentración de salinidad y/o sujetas a inundaciones periódicas; b) investigación de las ventajas ecológicas y evolutivas de la viviparidad en cactáceas, así como la correlación entre dispersión y establecimiento

de progenie vivípara en áreas con y sin efecto de planta nodriza; c) estimación de los índices de mortalidad y sobrevivencia en progenie vivípara en diferentes condiciones de microhábitat; d) estudios de fitohormonas para evaluar la producción de ABA y AG en tejidos materno y embrionario en frutos vivíparos y no vivíparos; y e) estudios de las bases genéticas para determinar los genes que controlan viviparidad en cactáceas.

EL GÉNERO *FEROCACTUS* (CACTACEAE: CACTOIDEAE)

Aspectos taxonómicos y filogenéticos. Las especies del género *Ferocactus* se encuentran distribuidas en las regiones áridas y semi-áridas del centro y norte de México y suroeste de los E.U.A. (Figura 2). Estas plantas se conocen comúnmente como cactus de barril o biznagas. Algunas especies pueden alcanzar hasta tres metros de altura, como es el caso de *F. diguetii* (Webber) Britton y Rose, especie con distribución restringida a las islas del Golfo de California (Cerralvo, Coronado, Danzante, San Diego, Santa Catalina, Monserrat) (Lindsay, 1996).

Las especies de *Ferocactus* exhiben una coadaptación entre sus flores y agentes polinizadores, en especial abejas y abejorros (Cota-Sánchez, 1996, 1997). Los atributos florales tal como flores diurnas, de colores vistosos y de tamaño mediano a grande con forma de embudo acampanado, provistas de néctar y en ocasiones fragantes, son características de la polinización por abejas. Dadas las características generalísticas de las flores, otros insectos, tales como escarabajo y hormigas tienden a visitar las flores para alimentarse de polen y néctar, respectivamente.

La taxonomía del género ha sido materia de discusión. La extremada variabilidad morfológica vegetativa y reproductiva, además de la poca representación de especímenes en colecciones de herbario, ha contribuido a los desacuerdos en los tratamientos taxonómicos en *Ferocactus*. A pesar de la enorme cantidad de trabajo taxonómico en las pasadas ocho décadas, la controversia con respecto a los límites interespecíficos en el género es evidente: las clasificaciones propuestas son diferentes; sin embargo, el número de especies es relativamente semejante. Cronológicamente el número de especies ha variado de 30 (Britton y Rose, 1922), 25

(Lindsay, 1955), 29 (Taylor y Clark, 1983), 24 (Taylor, 1984), 29 (Bravo-Hollis y Sánchez-Mejorada, 1991), y más recientemente 30 (Lindsay, 1996). *Ferocactus* es el tercer género con mayor número de especies de la tribu Cactaceae después de *Mammillaria* Haw. y *Coryphanta* (Engelm.) Lem. (Cota-Sánchez, 1996, 1997).

Varios autores (Buxbaum, 1951; 1958; Barthlott, 1988) han propuesto que *Ferocactus* es un elemento basal dentro de la tribu Cactaceae. Sin embargo, Cota-Sánchez (1997), indica que esta posición filogenética basal en la tribu Cactaceae no está sustentada por filogenias independientes y combinadas de datos moleculares del espacio intergénico entre los genes *trnL-trnF* y el intrón *rp16* localizados en el cloroplasto. Asimismo, Cota y Wallace (1997) han sugerido que *Ferocactus* forma un grupo parafilético que probablemente se originó de un ancestro cercano a *Echinocactus* Link & Otto. El mismo estudio indica que *F. flavovirens* (Scheidw.) Britton y Rose y *F. robustus* (Link y Otto) Britton y Rose, dos especies del centro de México (Figura 2), no son los elementos basales dentro del género de las cuáles el resto de especies derivaron, una idea contraria a las hipótesis propuestas por Taylor y Clark (1983) y Taylor (1984).

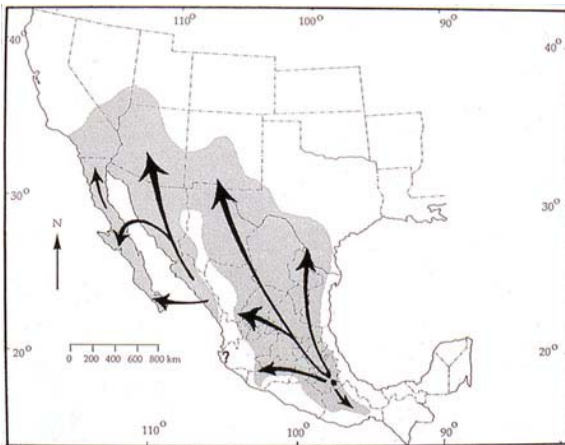


Figura 2. Distribución geográfica de *Ferocactus* (área sombreada). Las flechas indican las posibles rutas de radiación desde del centro de origen en el área del Valle de Tehuacán, a partir de las especies basales *F. flavovirens* y *F. robustus*, un modelo propuesto por Taylor y Clark (1983) y objetado por Cota-Sánchez (1997). El signo de interrogación en el área de Jalisco-Nayarit indica la supuesta existencia una especie con características de las especies del México continental y aquellas de Baja California.

Biogeografía histórica y evolución de *Ferocactus*. La historia geológica de Baja California explica en parte el origen, la composición y afinidad de la flora del Desierto de Sonora. Axelrod (1979) contribuye con una excelente interpretación del escenario geológico involucrado en el origen y evolución de ésta área. La distribución geográfica de *Ferocactus* en el noroeste del territorio nacional, la península de Baja California y el suroeste de los E. U. A. (Figura 2), nos permite explicar, en parte, su distribución geográfica con base a la serie de eventos geológicos que ocurrieron en esas regiones durante el Plioceno y Pleistoceno. Enseguida, resumo este escenario basado en el trabajo presentado por Cota-Sánchez (1996, 1997); sin embargo, para fines de una revisión más completa de la historia geológica de ésta área, se le recomienda al lector consultar los trabajos de Axelrod (1979), Gastil *et al.* (1983) y Wiggins (1960), así como otras referencias incluidas en dichas contribuciones.

Previo a la separación peninsular de Baja California, la porción que actualmente es la península estaba conectada con el resto de territorio nacional, en las regiones del oeste de Sonora, Sinaloa, Nayarit y Jalisco. A mediados de Mioceno, se inició el proceso de separación de la península y de la parte continental, con la resultante formación del Golfo de California (o Mar de Cortés) (Axelrod, 1979). Se ha sugerido, que la punta de la península (la región que comprende La Paz y Los Cabos) estaba unida a Jalisco durante el Mioceno, pero pasó a formar parte de la península durante el Pleistoceno (Gastil *et al.*, 1983). A medida que el incipiente Golfo de California surgía y se expandía, la formación gradual de las islas ocurría a través de varios procesos geológicos naturales, tal como emergencia, inmersión, erosión y actividad volcánica.

Con el tiempo, es probable que las islas sirvierón como puentes que contribuyeron a la expansión y colonización de plantas y animales en nuevas áreas (tal como ocurre hoy en día). Asimismo, es muy factible que las islas han sido muy importantes como centros de divergencia y especiación debido al aislamiento geográfico. Como tal, es muy probable que las islas del Golfo de California jugarón un papel muy importantes en la radiación y especiación de *Ferocactus* debido a la existencia de nuevas condiciones ecológicas y hábitats adecuados para el

establecimiento de nuevos organismos. A lo anterior hay que sumarle el factor del tiempo, que en general, es un aliado en la divergencia y diferenciación morfológica y genética de las poblaciones, mismas que resultaron aisladas con respecto a los miembros y/o cercanos del México continental. Ejemplos de éstas especies endémicas que probablemente se originaron de un ancestro común de *Ferocactus* pero que divergieron con el aislamiento geográfico incluyen: *F. chrysacanthus* (Orcutt) Britton & Rose, *F. diguetii*, *F. gatesii* Lindsay y *F. johnstonianus*

Britton & Rose. Es notable que todas estas especies parecen tener una especie “hermana” muy semejante ya sea en el área continental de México o incluso en el área peninsular debido a que las diferencias morfológicas inter-específicas son muy sutiles y en ocasiones incipientes. Algunas de éstas especies endémicas han sido descritas como variedades, lo cuál indica el activo estado evolutivo del género *Ferocactus*. La lista de las especies parientes cercanas isla versus la plataforma continental mexicana o peninsular se incluyen en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Lista de especies “hermanas” en islas y plataforma continental (compilado de Cota-Sánchez, 1996, 1997). * Continental en este caso se refiere a especies distribuidas en la parte continental del territorio nacional y de la península.

Especie isleña	Distribución	Especie continental*	Distribución
<i>F. chrysacanthus</i>	Isla Cedros, Isla San Benito	<i>F. fordii</i>	Oeste de Baja California, Isla San Martín (?)
<i>F. diguetii</i>	Islas Cerralvo, Coronado, Danzante, San Diego, Santa Catalina, Monserrate	<i>F. rectispinus</i>	San Ignacio to Comondú, BC
<i>F. gatesii</i>	Isla Smith	<i>F. gracilis</i>	Centro de Baja California
<i>F. johnstonianus</i>	Isla Ángel de la Guardia	<i>F. acanthodes</i>	Laguna Chapala Seca, BC
<i>F. peninsulae</i>	Parte sur de la península. Bahía de Los Angeles y Sierra San Borja hasta la región del Cabo	<i>F. robustus</i>	Valle de Tehuacán

Asimismo (Cota-Sánchez, 1996, 1997) indica que la distribución de 12 de las 30 especies (40 %) de *Ferocactus* reconocidas por Lindsay (1996) en la península de Baja California e islas adyacentes es evidencia que ésta área del noroeste de México ha sido relevante en la diversificación del género. A la fecha, se desconoce si estas especies se originaron después de la separación de la península de la parte continental mexicana. Sin embargo, Cota-Sánchez (¿año?) indica que es posible explicar la distribución de especies de *Ferocactus* en la península e islas con base a un escenario migratorio bi-direccional y posiblemente tri-direccional a partir de un ancestro común en el centro de México (Figuras 2 y 3). Es decir, si las especies efectivamente se originaron después de la formación del Mar de Cortés, es posible que algunas especies, por ejemplo, *F. acanthodes* (Lem.) Britton y Rose, entraron a Baja California por el norte, mientras que las especies parientes de *F. covillei* Britton y Rose y *F. wislizeni* (Engelm.) Britton y Rose distribuidas en Baja Californiana [tal como *F. rectispinus* (Engelm.) Britton y Rose) y *F. peninsulae* (Engelm. Ex Weber) Britton y Rose] entraron a la península a través de rutas migratorias por diversas islas del entonces

geológicamente joven Golfo de California (Figura 3). Para este fin, varias islas actuaron como puentes que promovieron la migración de especies hacia nuevos hábitats, en donde con el tiempo, estos nuevos residentes divergieron y evolucionaron en nuevas entidades taxonómicas. Opuestamente, si algunas especies evolucionaron y se diversificaron dentro de la península, implicaría que los ancestros de la flora peninsular actual sufrieron rápido aislamiento geográfico durante los sucesivos procesos de deriva y tectónica de placas que dieron origen a la península de Baja California. Las figuras 2 y 3 muestran las rutas migratorias hipotéticas que posiblemente tuvieron lugar en las primeras etapas de la historia evolutiva de *Ferocactus* en el noroeste de México y suroeste de U.S.A, a partir la supuesta área de origen en el centro de México.

Es conveniente mencionar que aunque las ideas que presento aquí con respecto a las rutas migratorias carecen de evidencia fósil, estas hipótesis están apoyadas por eventos de tectónica de placas directamente relacionadas con el origen de la península de Baja California y las afinidades de la flora Baja Californiana con la flora de la parte continental de México.

Por ejemplo, en *Ferocactus robustus* (especie del centro de México) la testa de la semilla exhibe un patrón arquitectural muy semejante al de *F. wislizenii* (noroeste de México) y *F. townsendianus* Britton & Rose (especie de Baja California) (Taylor & Clark, 1983). Otros géneros de cactáceas, tal como *Cochemia* (Brandege) Walton y *Stenocereus* Riccob., están emparentados con géneros de cactáceas del México continental (Wiggins, 1960). Asimismo, existen varios elementos florísticos en el sur de Baja California (La Paz y Cabo San Lucas) que son similares a otras especies distribuidas en la región de la costa

del Pacífico de México (Axelrod, 1979; Rzedowski, 1973). Tales afinidades florísticas implican que algunos elementos de la flora mexicana probablemente se originaron en el continente mexicano y posteriormente migraron con dirección noroeste hacia la península de Baja California y suroeste de U.S.A. Además de esto, la semejanza en condiciones ecológicas entre las áreas desérticas de Baja California, Sonora y Sinaloa con aquella de la región del centro de México, especialmente con la región de Valle de Tehuacan, sugiere condiciones similares a los semidesiertos del Terciario (Axelrod, 1979).

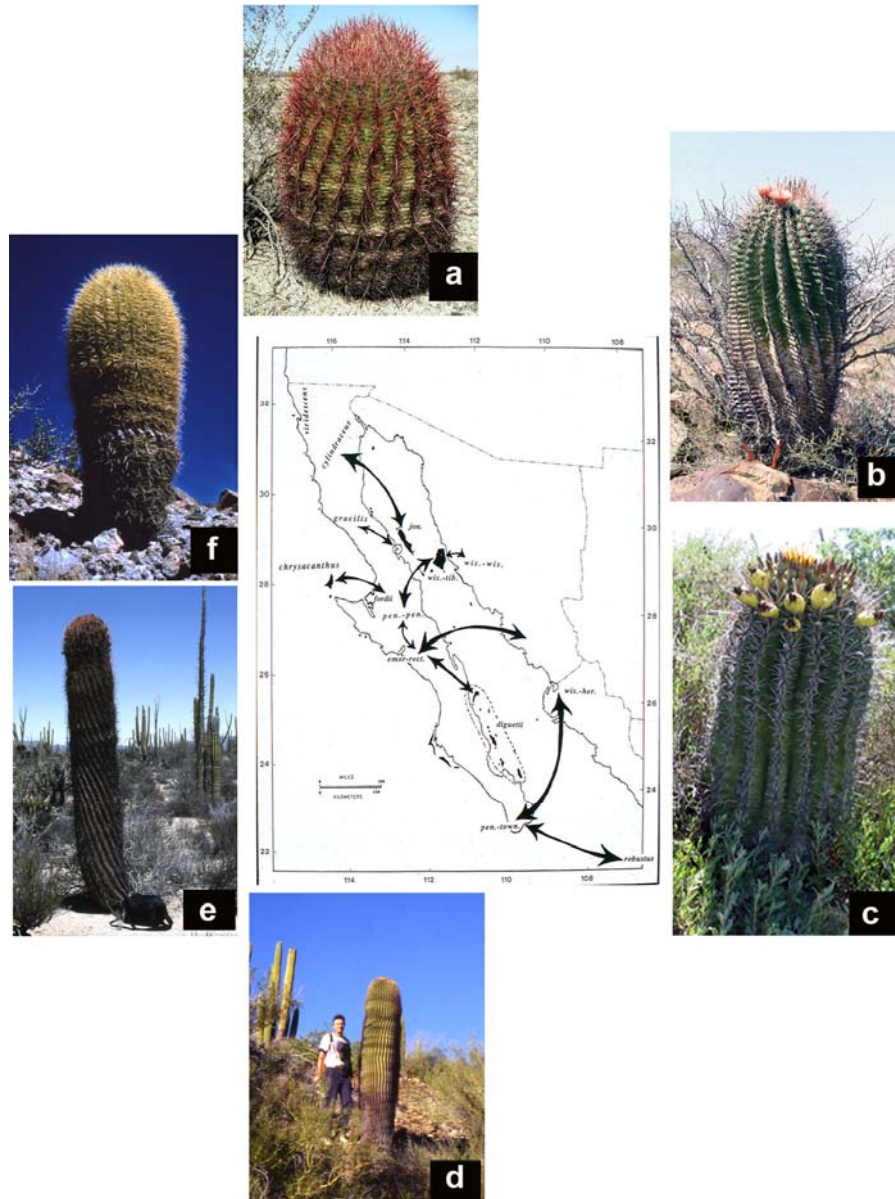


Figura 3. Rutas hipotéticas de migración y radiación del género *Ferocactus* en la Península e islas de Baja California. Las flechas indican las afinidades morfológicas de las especies distribuidas en la península y sus islas, y el noroeste del territorio nacional. Figura modificada de Cota-Sánchez (1997). a. *F. cylindraceus*; b. *F. wislizenii*; c. *F. herrerae*; d. *F. diguetii*; e. *F. gracilis*; y f. *F. johnstonianus*.

Es interesante notar el paralelismo existente de las condiciones ecológicas en éstas dos áreas desérticas de México, porque esta información añade más ideas con respecto a los patrones de radiación y diversificación de *Ferocactus*. Taylor y Clark (1983) sugirieron que en *Ferocactus* existen dos líneas evolutivas (sección *Ferocactus* y sección *Bisnaga*) que evolucionaron independientemente, a partir de las especies ancestrales *F. robustus* y *F. flavovirens*, con *F. robustus* dando origen a sección *Ferocactus* y *F. flavovirens* a sección *Bisnaga*. Ambas especies, *F. robustus* y *F. flavovirens*, han retenido morfología del tallo y hábito de crecimiento con características plesiomórficas. Estos autores también indican que el Valle de Tehuacán es el centro de origen de *Ferocactus*. En la sección *Bisnaga*, la mayoría de las especies están bien definidas morfológicamente y se encuentran restringidas a la región noreste y centro de México. Sin embargo, las especies en sección *Ferocactus* se diversificaron y evolucionaron en el noroeste de México y Baja California, y exhiben poco parecido morfológico con el supuesto ancestro (*F. robustus*) del cuál se aislaron geográficamente. En mi opinión es posible que la línea filética que las une se extinguió durante los eventos geológicos que acontecieron durante el origen de la península. Esta idea la represento con un signo de interrogación (área de Jalisco-Nayarit) en la figura 2, y la extinción de esta especie favoreció la divergencia morfológica (y complejidad taxonómica) entre el linaje ancestral de *F. robustus* y sus descendientes. Esta divergencia implicó rápidos procesos de radiación asociados con numerosos cambios morfológicos y poca diferenciación genética han sido también sugeridos en *Ferocactus* (Cota-Sánchez, 1997).

CONCLUSIONES

Son varios los aspectos biológicos importantes implicados en la sistemática, evolución e historia evolutiva de las cactáceas. Entre estas, la viviparidad es un evento raro que ha evolucionado en paralelo en la familia Cactaceae. Esta forma reproductiva representa un cambio evolutivo hacia un mecanismo más rápido y eficiente para perpetuar la especie en ambientes ecológicos adversos que pocas especies son capaces de soportar. Como tal, es un proceso reproductivo genético y metabólicamente costoso porque involucra complicados procesos fisiológicos con la

concomitante producción de diferentes niveles hormonales. Además del costo energético, la viviparidad en cactáceas es un proceso riesgoso que incluye una combinación de factores de defensa y protección, en el cuál la planta madre invierte alta energía metabólica para producir progenie viable y capaz de soportar condiciones adversas.

A su vez, el género *Ferocactus* forma un grupo en el cuál factores de aislamiento geográfico y reproductivo han jugado un papel importante en su diversificación y evolución. Un gran número de especies se distribuyen en las islas del Golfo de California y península de Baja California en donde se han diferenciado de las especies hermanas distribuidas en tierras continentales de México. Como resultado, la taxonomía e historia filogenética y evolutiva de *Ferocactus* es muy compleja. El estudio más reciente de Cota y Wallace (1997) indican que *Ferocactus* forma un grupo parafilético o polifilético, a partir de un ancestro semejante a *Echinocactus* que formó tres linajes principales dentro del género. Sin embargo, aún existen varios aspectos por resolver en este rompecabezas con el fin de reconstruir la historia evolutiva de *Ferocactus*.

Agradecimientos: A mis colaboradores, A. Reyes-Olivas y B. Sánchez-Soto por su contribución y ayuda en la sección de viviparismo en cactáceas costeras del noroeste de Sinaloa. Las fotografías usadas en la figura 1 fueron tomadas por ellos. A D. Abreu, S. Croutch, y K. Ubayasena por su ayuda en diferentes fases de mi programa de investigación y a V. Bautista por comentarios al manuscrito. A los coordinadores del 1^{er} Encuentro Internacional Islas del Golfo de California, L. M. Flores y A. Reyes-Olivas de la Universidad Autónoma de Sinaloa por la atenta invitación a participar en este encuentro y libro. A los organismos patrocinadores por el financiamiento proporcionado para mi programa de investigación en la biología y evolución de viviparidad y epifitismo en la familia Cactaceae: National Geographic Society (Proyecto No. 7382-02), NSERC's President Fund, Cactus Succulent Society of America, la Sociedad Alemana de Cactáceas y Suculentas y al Programa de Fomento y Apoyo a Proyectos de Investigación-UAS (en colaboración con A. Reyes-Olivas).

LITERATURA CITADA

- Anderson, E. F. 2001. *The Cactus Family*. Timber Press, Portland, OR.
- Applequist, W. L. y R. S. Wallace. 2001. Phylogeny of the Portulacaceae cohort based on *ndh F* sequence data. *Syst. Bot.* 24: 406-419.

- Axelrod, D. I. 1979. Age and origin of Sonoran Desert vegetation. *Cal. Acad. Sci. Occ. Papers* 132: 1-74.
- Barthlott, W. 1983. Biogeography and evolution of Neo- and Paleotropical Rhipsalinae (Cactaceae). *Sonderb. Naturwiss.* 7: 241-248.
- Barthlott, W. 1988. Über die systematischen Gleiderungen der Cactaceae. *Beitr. Biol. Pflanzen* 63: 17-40.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1978. *Las Cactáceas de México*. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Bravo-Hollis, H. y H. Sánchez-Mejorada. 1991. *Ferocactus* Britton & Rose. In: *Las Cactáceas de México*. Vol. III. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Britton, N. L. y J. N. Rose. 1922. *Ferocactus*. In: *The Cactaceae*. Vol. II. Dover Pub. Inc., New York.
- Buxbaum, F. 1951. Stages and lines of evolution of the Tribe Euechinocactinae. *Cact. Suc. J. (U.S.)* 23: 193-197.
- Buxbaum, F. 1958. The phylogenetic division of the subfamily Cereoideae, Cactaceae. *Madroño* 14: 177-206.
- Buxbaum, F. 1968. Endogene Viviparie bei *Neoporteria*-Arten. *Kakteen und andere Sukkulente* 19: 2-3.
- Buxbaum, F. 1969. Die entwicklungswege der Kakteen in Sudamérica. In: *Biogeography and Ecology of South America*, E. J. Fittkau, J. Illies, H. Klinge, G. H. Schwabe, y H. Sioli (eds.), pp. 583-623. W. Junk. The Hague, Netherlands.
- Conde, F. L. 1975. Vivipary in *Epiphyllum*. *Cact. Suc. J. (U.S.)* 47: 38-39.
- Cota, J. H. 1993. Pollination syndromes in the genus *Echinocereus*: A review. *Cact. Suc. J. (U.S.)* 65: 19-26.
- Cota, J. H. y R. Wallace. 1997. Chloroplast DNA evidence for divergence in *Ferocactus* and its relationships to North American columnar cacto (Cactaceae: Cactoideae). *Syst. Bot.* 22: 529-542.
- Cota-Sánchez, J. H. 1996. A Review of *Ferocactus* Britton & Rose. In: *The Genus Ferocactus: Taxonomy and Ecology*, pp. 35-80. Termites Press, San Diego, CA.
- Cota-Sánchez, J. H. 1997. A phylogenetic study of *Ferocactus* Britton & Rose (Cactaceae: Cactoideae). Ph.D. Thesis. Iowa State University. Ames, IA, USA. 176 pp.
- Cota-Sánchez, J. H. 2002a. Taxonomy, distribution, rarity status, and uses of Canadian cacti. *Haseltonia* 9: 17-25.
- Cota-Sánchez, J. H. 2002b. Phylogeny and Evolution of Epiphytic Cacti Based on cpDNA Sequence Data. Mem. 2nd. Latin American Congress on Cacti & Succulents. Pp. 26-29.
- Cota-Sánchez, J. H. 2004. Vivipary in the Cactaceae: Its taxonomic occurrence and biological significance. *Flora* 199: 481-490.
- Cota-Sánchez, J. H. 2006. Viviparidad en la familia Cactaceae: Distribución taxonómica e implicaciones filogenético-evolutivas. Abstract, IX Congreso Latinoamericano de Botánica. Santo Domingo, Rep. Dominicana. Pp. 704.
- Cota-Sánchez, J. H. y D. D. Abreu. 2007. Vivipary and offspring survival in the epiphytic cactus *Epiphyllum phyllanthus*. *J. Exp. Bot.* 58: 3865-3873. DOI: 10.1093/jxb/erm232.
- Cota-Sánchez, J. H. y D. S. Crutch. 2008. Notizen zur Blütenbiologie von *Praecereus euchlorus* subsp. *euchlorus* (Cactaceae). *Schumannia* 5: 99-103.
- Cota-Sánchez, J. H., A. Reyes-Olivas, y B. Sánchez-Soto. 2007. Vivipary in coastal cacti: A potential reproductive strategy in halophytic environments. *Amer. J. Bot.* 94: 1577-1581.
- Edwards, E. J., R. Nyffeler, y M. Donoghue. 2005. Basal cactus phylogeny: Implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form. *Amer. J. Bot.* 92: 1177-1188.
- Edwards, E. J. y J. Donoghue. 2006. *Pereskia* and the origin of the cactus life-form. *American Naturalist* 167: 777-793.
- Elmqvist, T. y P. A. Cox. 1996. The evolution of vivipary in flowering plants. *Oikos* 77: 3-9.
- Farnsworth, E. 2000. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 31: 107-138.
- Farnsworth, E. 2004. Hormones and shifting ecology throughout plant development. *Ecology* 85: 5-15.
- Farnsworth, E. y J. M. Farrant. 1998. Reduction in abscisic acid are linked with viviparous reproduction in mangroves. *Amer. J. Bot.* 85: 760-769.
- Farrant, J. M., N. W. Pammenter, J. G. M. Cutting, y P. Berjack. 1993. The role of plant growth regulators in the development and germination of the desiccation-sensitive (recalcitrant) seeds of *Avicennia marina*. *Seed Sci. Res.* 3: 55-63.
- Gastil, G., J. Minch, y R. P. Phillips. 1983. The geology and a ges of islands. In: *Island Biogeography of the Sea of Cortéz*, Case, T.

- J. & M. L. Cody (eds.), pp. 13-25. Univ. Cal. Press, Los Angeles.
- Gibson, A. C. y P. S. Nobel. 1986. The Cactus Primer. Harvard University Press. Cambridge, MA.
- Hernández, H. M. y H. Godínez. 1994. Contribución al conocimiento de las cactáceas mexicanas amenazadas. *Acta Bot. Mex.* 26: 33-52.
- HersHKovitz, M. y E. Zimmer. 1997. On the evolutionary origins of cacti. *Taxon* 46: 217-232.
- Lee, J. A. y R. Harmer. 1980. Vivipary, a reproductive strategy in response to environmental stress? *Oikos* 35: 254-265.
- Leuenberger, B. E. 1986. *Pereskia* (Cactaceae). *Mem. New York Bot. Gdn.* 41: 1-141.
- Lindsay, G. E. 1955. The Taxonomy and Ecology of the Genus *Ferocactus*. Ph.D. Thesis. Stanford University, Stanford, CA.
- Lindsay, G. E. 1996. The Genus *Ferocactus*: Taxonomy and Ecology, Termites Press, San Diego, CA.
- Lira, F. 2006. Estado de conservación de las subpoblaciones de *Eriocyce aspillagae* (Sohrens.) Katt. en su localidad tipo: Un enfoque exploratorio. *Rev. Chilena de Flora y Vegetación*. Año 9. N° 1. Website <http://www.chlorischile.cl> [Accessed 20 June 2008].
- Lombardi, J. A. 1993. Viviparity in *Rhipsalis pilocarpa* Löfgren (Cactaceae). *Ciência e Cultura* 45: 407.
- Madison, M. 1977. Vascular epiphytes: Their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2: 1-13.
- Mauseth, J. 1990. Continental drift, climate and the evolution of cacti. *Cact. Suc. J. (U.S.)* 62: 301-308.
- Mitich, L. W. 1964. North Dakota native cacti. *Cact. Suc. J. (U.S.)* 36: 42-44.
- Nassar, J. M., N. Ramírez, M. Lampo, J. A. González, R. Casado, y F. Nava. 2007. Reproductive biology and mating systems of two Andean melocacti: *Melocactus schatzlii* and *M. andinus* (Cactaceae). *Ann. Bot.* 99: 29-38.
- Nyffeler, R. 2002. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from *trnK/matK* and *trnL/trnF* sequences. *Amer. J. Bot.* 89: 312-326.
- Oldfield, S. (Compilador). 1997. Cactus and succulent plants: Status survey and conservation action plan. IUCN/SSC Cactus and Succulent Specialist Group. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Ortega-Baes, P. y H. Godínez-Alvarez. 2006. Global diversity and conservation priorities in the Cactaceae. *Biodiv. Conserv.* 15: 817-827. DOI: 10.1007/s10531-004-1461-x.
- Pimienta-Barrios, E. y R. F. Del Castillo. 2002. Reproductive Biology. In: Cacti: Biology and Uses, P. S. Nobel (ed). Univ. California Press, Los Angeles, CA.
- Rabinowitz, D. 1978. Dispersal properties of mangrove propagules. *Biotropica* 10: 47-57.
- Raghavan, V. 2002. Induction of vivipary in *Arabidopsis* by silique culture: Implications for seed dormancy and germination. *Amer. J. Bot.* 89: 766-776.
- Rzedowski, J. 1973. Geographical relationships of the flora of the Mexican dry regions. In: Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America, A. Graham. (ed.), pp. 61-72. Elsevier Pub. Co., New York.
- Taylor, N. P. 1984. A review of *Ferocactus* Britton and Rose. *Bradleya* 2: 19-38.
- Taylor, N. P. y J. Y. Clark. 1983. Seed morphology and the classification of *Ferocactus* subg. *Ferocactus*. *Bradleya* 1: 3-16.
- Tomlinson, P. B. 1986. The Botany of Mangroves. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Wallace, R. S. y A. C. Gibson. 2002. Evolution and Systematics. In: Cacti: Biology and Uses, P. S. Nobel (ed), pp. 1-21. Univ. California Press, Los Angeles, CA.
- Wang, Y. Y., S. Mopper, y K. H. Hasenstein. 2001. Effects of salinity on endogenous ABA, IAA, JA, and SA in *Iris hexagona*. *J. Chem. Ecol.* 27: 327-342.
- Wiggins, I. L. 1960. The origins and relationships of the land flora. In: The Biogeography of Baja California and Adjacent Seas. *Syst. Zool.* 9: 148-165.