



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

---

# **POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Centro de Investigaciones en  
Ecosistemas**

**GERMINACIÓN DE SEMILLAS DE POBLACIONES  
SILVESTRES, MANEJADAS *IN SITU* Y CULTIVADAS DE  
CACTÁCEAS COLUMNARES EN EL VALLE DE  
TEHUACÁN-CUICATLÁN.**

## **T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE**

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

**P R E S E N T A**

**Biol. SUSANA GUILLÉN RODRÍGUEZ**

**DIRECTOR DE TESIS: DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ**

**MORELIA, MICHOACÁN**

**MAYO, 2007**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## ***DEDICATORIA***

A ti.... mi rey de las experiencias maravillosas nunca antes vividas, muchísimas gracias por dejarme entrar a tu vida y tener el placer de poder compartir T O D O, pero sobre todo el aprender a ver de una manera más humana ;;;Te amo muchísimo!!!! Cuando leas esto te amaré un poco más. Y aún falta.

A mis padres Julio y Mercedes, y a mis hermanos Moy, Julio y Divina por el apoyo incondicional de siempre, los amo muchísimo.

A mis sobrinos Frida, Jan, Rica, Julio, July y Nadia Meche como un aliciente, el mayor motivo de alegría, siempre podrán contar conmigo porque los amo muchísimo.

***A TODOS ELLOS, LAS PERSONAS MÁS IMPORTANTES DE MI  
VIDA, GRACIAS POR TODO EL APOYO BRINDADO, LES ESTOY  
ETERNAMENTE AGRADECIDA.***

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradezco mucho a mi asesor de tesis Dr. Alejandro Casas Fernández, porque de él aprendí entre muchas cosas el jamás rendirme, siempre insistir porque sólo así se alcanzan los objetivos. Además de las tantas y tantas horas dedicadas a este trabajo, muchísimas gracias Casas, entre más te conozco más te admiro.

A los miembros del jurado Dr. Alfonso Valiente Banuet, Dra. Julieta Benítez Malvido, Dr. Erick de la Barrera Montpellier y al Dr. Rafael Lira Saade por enriquecer en gran medida este trabajo con sus pertinentes observaciones y comentarios hasta las correcciones de edición, muchas gracias.

De manera muy especial al Dr. Miguel Martínez Ramos, por su ayuda oportuna en el análisis estadístico, y a la Dra. Patricia Dávila Aranda por la facilitación del laboratorio y materiales necesarios. Al M.C. Adolfo Vital Rumebe y Edgar Pérez Negrón por su apoyo técnico.

A los siguientes proyectos:

- 1) "Recursos genéticos de México: Manejo *in situ* y bioseguridad", financiado por el Fondo Sectorial SEMARNAT/CONACYT (proyecto 2002-C01-0544).
- 2) "Bases ecológicas para el aprovechamiento y conservación de recursos vegetales en las zonas áridas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán) (Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, PAPIIT, DGAPA, UNAM, proyecto IN220005).
- 3) "Integral Study of Some Columnar Cacti of the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve" Royal Botanic Gardens, Kew, Reino Unido.

A mis compañeros del laboratorio y amigos Sele, Faby, Ana, José, Nacho, América, Eva, Pepón, Bere y Leo muchas gracias por dejar adentrarme un poco en sus mundos y ser muchísimas veces mis paños de lágrimas, de manera especial a Sele por toda la ayuda brindada en el análisis estadístico y por vivir conmigo la aventura llamada GLIM.

Al personal del Posgrado en Ciencias Biológicas Lilia Jiménez Solís, Roberto Sallago Lorenzana, María Dolores Rodríguez Guzmán y Alejandro Rebollar Villagómez por su apoyo oportuno a la hora de trámites tan importantes para la obtención del grado.

Y muchas más personas que de alguna u otra manera me han motivado a concluir este trabajo.

## ÍNDICE

<b>RESUMEN.....</b>	<b>1</b>
<b>I. INTRODUCCIÓN GENERAL.....</b>	<b>5</b>
<b>II. Seed Germination of wild, <i>in situ</i> managed, and cultivated populations of columnar cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México.....</b>	<b>23</b>
<b>III. DISCUSIÓN GENERAL.....</b>	<b>56</b>

## RESUMEN

Se compararon las tasas de germinación de semillas de poblaciones silvestres, manejadas *in situ* (manejo silvícola) y cultivadas de las cactáceas columnares *Stenocereus pruinosus*, *Polaskia chichipe*, *Myrtillocactus schenckii* y *Polaskia chende*, especies que representan un gradiente de mayor a menor intensidad de selección artificial, respectivamente. Estudios previos con cactáceas columnares reportaron diferencias en el porcentaje de germinación entre semillas de poblaciones silvestres y de poblaciones cultivadas en huertos familiares, donde los ambientes son relativamente más sombreados y húmedos que los de las poblaciones silvestres. Por ello, en este estudio se buscó probar la hipótesis de que semillas provenientes de poblaciones cultivadas tienen mayores requerimientos de humedad para germinar que las que provienen de poblaciones silvestres. En todos los casos se esperaba que las semillas de poblaciones manejadas *in situ* y cultivadas tuvieran mayores requerimientos de humedad que las semillas de poblaciones silvestres. Asimismo, se esperaba que al comparar el comportamiento germinativo entre especies, las especies sujetas a mayor intensidad de selección artificial presentaran mayores diferencias entre sus poblaciones silvestres y manejadas que las especies bajo menor intensidad de manejo. Se evaluó el comportamiento germinativo bajo tratamientos con diferente disponibilidad de humedad, la cual se controló por medio de soluciones a diferentes concentraciones de Polientilenglicol (PEG). Los tratamientos de potencial hídrico fueron 0.0 MPa, -0.2 MPa y -0.4 MPa. Se encontró que cada una de las especies estudiadas tiene diferente susceptibilidad a la sequía. La tasa de germinación en el tiempo decreció significativamente en semillas de *S. pruinosus* y en *P. chichipe* al disminuir la disponibilidad de humedad, mientras que en semillas de *M. schenckii* la tasa de

germinación tuvo un máximo en el tratamiento de humedad intermedia y en *P. chende* las semillas mantuvieron altas tasas de germinación en todos los tratamientos de humedad. La tasa de germinación fue afectada por el tipo de manejo sólo en semillas de *S. pruinosus* y *P. chichipe*. En los diferentes tratamientos de potencial hídrico, las semillas de las poblaciones cultivadas y silvestres de *S. pruinosus* y *P. chichipe* germinaron más rápido y en mayor porcentaje que las semillas de las poblaciones manejadas *in situ*. Las especies más intensamente manejadas (*S. pruinosus*, *P. chichipe* y *M. schenckii*) fueron las más susceptibles, pero esta diferencia parece ser independiente de la intensidad de manejo. Los resultados no confirman las hipótesis planteadas. Sin embargo, se consideran aún necesarios experimentos en laboratorio y en campo que permitan probar si otras variables influyen diferencialmente la germinación de semillas de plantas sujetas a diferente manejo y si las plántulas derivadas de semillas de plantas manejadas *in situ* y cultivadas sobreviven similar o diferencialmente en ambientes silvestres, manejados *in situ* y cultivados.



## ABSTRACT

We compared the germination rates of seeds of wild, managed *in situ* (silvicultural management) and cultivated populations of the columnar cacti *Stenocereus pruinosus*, *Polaskia chichipe*, *Myrtillocactus schenckii* and *Polaskia chende*, species representing a gradient from higher to lower management intensity, respectively. Previous studies in columnar cacti reported differences in germination percentage between seeds from wild and cultivated individual plants in home gardens, where environments are relatively more shaded and wet than environments in wild populations. Consequently, this study was directed to test the hypothesis that seeds of plants from cultivated populations have higher requirements of water to germinate than seeds of plants from wild populations. If this hypothesis was correct, within each of the species studied it was expected that seeds from managed *in situ* and cultivated populations had higher requirements of water than seeds from wild populations. Also, it was expected that the differences in requirements between wild and managed populations were stronger in those species under the highest management intensity. Seed germination was evaluated in treatments with different water potential (0.0 MPa, -0.2 MPa, and -0.4 MPa), simulated through different concentration of solutions of Polyethylenglicol (PEG). In the experiments each species showed different susceptibility to dryness. Germination rates of seeds of *S. pruinosus* and *P. chichipe* significantly decreased when water availability diminished. However, in *M. schenckii* seeds germinated better at -0.2 MPa and in the case of *P. chende* seeds germinated well in all treatments of water potential. Germination rates were affected according to management type only in the cases of the most intensely managed species *S. pruinosus* and *P. chichipe*. However, in the different treatments of water potential seeds from wild and cultivated

populations germinated similarly among themselves and differently with respect seeds from managed *in situ* populations. Therefore, these results do not confirm our initial hypotheses. New experiments in laboratory and field are still necessary to test whether other variables differentially influence germination of seeds from plants under different management and whether seedlings derived from seeds of managed *in situ* and cultivated individual plants survive similarly or differentially in wild, managed *in situ* and cultivated environments.

## I. INTRODUCCIÓN GENERAL

La domesticación es un proceso evolutivo dirigido por los seres humanos que resulta de la continua manipulación de la variación morfológica y fisiológica de poblaciones de plantas y animales (Darwin, 1859; Hawkes, 1983, Harlan 1975; 1983; Casas *et al.*, 1997). Se lleva a cabo principalmente al manejar poblaciones de organismos favoreciendo la sobrevivencia y reproducción de genotipos convenientes y desfavoreciendo o incluso eliminando otros de poca importancia, proceso al que se conoce como selección artificial (Darwin, 1859; Harlan, 1992).

La selección artificial puede determinar cambios en las frecuencias de los fenotipos y genotipos de las poblaciones de organismos manipulados con respecto a las de poblaciones silvestres, y puede tener efectos sobre características morfológicas, fisiológicas y conductuales (Casas *et al.*, 2007). Siendo un proceso evolutivo, una condición necesaria para considerar a la selección artificial como parte de la domesticación es que las características sobre las que actúa sean heredables (Casas *et al.*, 2007). La manipulación de poblaciones de plantas y animales puede determinar condiciones que favorecen la deriva génica y alteraciones en los procesos de reproducción y migración, todo lo cual puede contribuir a alterar las frecuencias de los genotipos en las poblaciones y, por lo tanto, influir su evolución por acción humana. Sin embargo, aunque estos procesos también pueden intervenir en la domesticación (Alcorn, 1984; Gepts, 1993), su papel ha sido poco estudiado (Casas *et al.*, 2002).

Entre los cambios asociados al proceso de selección artificial que se han documentado en plantas destacan: mayor tamaño y diversidad morfológica de las partes útiles de la planta; cambios en el color y sabor de estas partes, generalmente involucrando

cambios fitoquímicos; pérdida de capacidad competitiva o de protección contra herbívoros, asociada a la selección humana contra mecanismos naturales de dispersión, así como contra mecanismos físicos o químicos de protección; cambios fisiológicos asociados al período de maduración de los frutos, fenología, pérdida de latencia en las semillas, mayor velocidad y sincronía de la germinación, entre otros. Algunos de estos cambios disminuyen en las plantas domesticadas la capacidad de sobrevivir y reproducirse en ambientes silvestres (Hawkes, 1983; Harlan, 1992; Evans, 1993; Frary y Doganlar, 2003).

Como todo proceso evolutivo, la domesticación ocurre de manera gradual y continua. En los sitios en los que se originó la domesticación de una planta generalmente es posible identificar poblaciones con diferentes grados de domesticación, identificados a partir de distintos niveles de divergencia morfológica, fisiológica y genética con respecto a las poblaciones silvestres (Casas *et al.*, 2007). En sus niveles más avanzados las plantas alcanzan una total dependencia de los humanos para sobrevivir y reproducirse (Harlan, 1992), y aún en estos estados la selección artificial sigue operando y el proceso evolutivo continúa. Los grados de domesticación se encuentran relacionados con los distintos grados de intensidad con los que puede operar el proceso de selección sobre unas y otras poblaciones, así como con la antigüedad con la que éste se ha llevado a cabo (Harlan, 1992). También puede influir el grado de aislamiento reproductivo entre las poblaciones silvestres y las domesticadas, pues la divergencia morfo-fisiológica y genética determinada por la selección artificial puede ser contrarrestada en menor o mayor medida de acuerdo con la magnitud del flujo génico entre las poblaciones silvestres y domesticadas. La fijación de los caracteres deseables y el aislamiento reproductivo entre poblaciones silvestres y domesticadas es relativamente fácil cuando las poblaciones domesticadas se manejan mediante propagación vegetativa, o bien cuando el mecanismo de reproducción sexual es

predominantemente autopolinización, o cuando existen condiciones de aislamiento espacial o temporal entre las poblaciones silvestres y domesticadas. En contraparte, los efectos de la selección artificial se pueden contrarrestar significativamente cuando las poblaciones silvestres y cultivadas son simpátricas y el sistema de reproducción sexual es predominantemente de exocruzamiento y existe traslape en los tiempos de floración, todo lo cual favorece el flujo génico entre las poblaciones (Montes-Hernández y Eguiarte, 2002; Papa y Gepts, 2003).

En México el proceso de domesticación de plantas ha ocurrido desde hace alrededor de 10,000 años (MacNeish, 1967; 1992) y la parte sur del país, junto con la parte norte de Centroamérica (la región cultural conocida como Mesoamérica) se ha identificado como uno de los principales centros de domesticación de plantas en el mundo (Harlan, 1971; Hawkes, 1983). En esta región coexisten poblaciones silvestres y domesticadas de más de 100 especies de plantas (Hernández-Xolocotzi, 1993), así como poblaciones silvestres y semi-domesticadas de unas 500 especies de plantas (Caballero *et al.*, 1998). Asimismo, se encuentra presente una alta diversidad de culturas que mantienen vigentes los procesos de manejo y selección artificial. Por todo ello, Mesoamérica ofrece la oportunidad de documentar una amplia gama de situaciones bajo las cuales opera la domesticación, lo que en el futuro permitirá caracterizar con mayor detalle los patrones bajo los cuales opera este proceso evolutivo (Casas *et al.*, 2007).

La domesticación de plantas se asocia generalmente al cultivo (Harlan, 1992), pues la selección artificial comúnmente ocurre a través de generaciones sucesivas de siembra y cosecha de los fenotipos deseados. Sin embargo, para la región mesoamericana Casas *et al.* (1999a) han propuesto un modelo de domesticación asociado al manejo *in situ* el cual podría explicar la domesticación de diversas especies de árboles, cactáceas columnares,

nopales y aún de plantas anuales (Casas *et al.*, 2007). El manejo *in situ* es un manejo silvícola. Consiste en manipular poblaciones de plantas silvestres que originalmente se encontraban presentes en una unidad de vegetación natural que ha sido perturbada por intervención humana. Casas *et al.* (1997) han descrito distintas formas de manejo *in situ*, incluyendo estrategias planificadas de recolección, tolerancia, que consiste en dejar en pie selectivamente algunos fenotipos particulares durante la perturbación, o incluso la promoción de tales fenotipos favorables mediante la dispersión intencional de sus propágulos, todo lo cual está dirigido a aumentar la disponibilidad de los mejores recursos. Un importante reto para la investigación es probar si estas formas de manejo involucran selección artificial y, en su caso, explicar cómo está operando y cuáles son las consecuencias en las poblaciones. La documentación de estos procesos permitirá ampliar el marco teórico de la evolución bajo domesticación en el presente y podrá aportar mayores elementos para interpretar la información arqueológica para analizar cómo operaron estos procesos en el pasado.

El presente estudio analiza el efecto de los procesos de domesticación sobre el comportamiento germinativo de las semillas de cactáceas columnares, un grupo de plantas que en la última década ha despertado interés en los estudios sobre cómo operan los procesos de domesticación. El Valle de Tehuacán-Cuicatlán ha sido el principal escenario de estos estudios pues es uno de los centros de diversidad de cactáceas columnares más importantes de América con 20 especies registradas en el área (Arias *et al.*, 1997). Esta región es además un área de alta diversidad cultural, con una historia de ocupación humana de más de 10,000 años (MacNeish, 1967). En la actualidad el área es habitada por 7 grupos étnicos indígenas (chinantecos, cuicatecos, ixcatecos, mazatecos, mixtecos, nahuas y popolocas) quienes mantienen prácticas tradicionales de manejo de las plantas (Casas *et al.*,

2001). En esta región se han registrado los restos más antiguos de la agricultura y domesticación de plantas del Continente Americano (MacNeish, 1967; 1992). De hecho, los estudios arqueológicos del Valle de Tehuacán (MacNeish, 1967) y de Guilá Naquitz, Oaxaca (Flannery, 1986) indican que desde la prehistoria los pueblos han usado diversas especies vegetales, destacando las cactáceas columnares, las cuales se encuentran entre los elementos vegetales más importantes de la subsistencia humana. Esto pudiera deberse a la abundancia y diversidad de este grupo de plantas, además de que la mayor parte de estas especies producen partes comestibles (Casas y Barbera, 2002). Del total de especies de cactáceas columnares registradas en la región, 12 son manejadas *in situ* y 8 de éstas son cultivadas (Casas *et al.*, 1999a).

Entre las especies de cactáceas columnares que han sido estudiadas en el contexto de la domesticación se encuentran *Stenocereus stellatus* (Casas *et al.*, 1998; 1999a), *S. pruinosus* (Luna, 1999), *Polaskia chende* (Cruz y Casas, 2002; Ruíz-Durán, 2007), *Escontria chiotilla* (Arellano y Casas, 2003; Tinoco *et al.*, 2005; Oaxaca-Villa *et al.*, 2006), *P. chichipe* (Otero-Arnaíz *et al.*, 2003, 2005a, 2005b; Carmona y Casas, 2006), *Pachycereus hollianus* (Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006) y *Myrtillocactus schenckii* (Blancas, 2007). Estos estudios han demostrado que tanto el manejo *in situ* como el cultivo *ex situ* han determinado divergencias morfológicas significativas con respecto a las poblaciones silvestres. También se han reportado divergencias genéticas significativas entre poblaciones silvestres y cultivadas de *S. stellatus* y *P. chichipe*, aunque éstas son más sutiles que las morfológicas y más influenciadas por la distancia geográfica que por el tipo de manejo (Otero-Arnaíz *et al.*, 2005a; Casas *et al.*, 2007). En todos los casos, los estudios sugieren que tales divergencias están asociadas a la selección artificial. Las características de manejo favorecen la abundancia de fenotipos que producen frutos con mejores atributos

desde el punto de vista humano en las poblaciones manejadas *in situ* con respecto a las silvestres y más aún en las poblaciones cultivadas, en donde se encuentran fenotipos que están ausentes en las poblaciones silvestres (Casas *et al.*, 1999a).

Una pregunta que se deriva de estos estudios y para la que aún no existe una respuesta clara es ¿cómo se mantiene la diferenciación morfológica y genética que se ha documentado para poblaciones simpátricas silvestres y manipuladas, si estudios sobre la biología reproductiva de *S. stellatus* (Casas *et al.*, 1999c), *Polaskia chichipe* (Otero-Arnaíz *et al.*, 2003; 2005a), *P. chende* (Cruz y Casas, 2002), y *E. chiotilla* (Oaxaca-Villa *et al.*, 2005) indican que no existen barreras espaciales ni temporales al flujo de polen? Los autores de estos estudios consideran que en buena medida las divergencias se mantienen como resultado de la continua selección artificial y recambio de materiales en las poblaciones manejadas *in situ* y cultivadas. Por ejemplo, Casas *et al.* (1999a) encontraron que en poblaciones cultivadas de *S. stellatus* los fenotipos favorables a los seres humanos son más abundantes que en las poblaciones silvestres y además en las poblaciones cultivadas existen algunos fenotipos raros o ausentes en las poblaciones silvestres. De acuerdo con los autores mencionados, algunos de estos fenotipos son aparentemente incapaces de sobrevivir en condiciones silvestres y sólo logran hacerlo bajo condiciones de cuidado humano. En este caso, la selección artificial opera propagando dentro de las huertas tradicionales las ramas de aquellos fenotipos silvestres o cultivados que son de interés para los campesinos. También se logra tolerando las plántulas que llegan a establecerse dentro de las huertas a partir de semillas dispersadas por pájaros o humanos. Esto último lo hacen eventualmente y surgen variantes interesantes, tales como los “xoconstles rabiosos”, una variante que se trata de híbridos entre *S. stellatus* y *S. pruinosus* que combinan rasgos favorables de ambas especies (Casas *et al.*, 1999a). La selección



artificial también ocurre bajo manejo silvícola. En este caso, Casas *et al.* (1999a) encontraron que se lleva a cabo principalmente dejando en pie los fenotipos favorables que estaban presentes en la vegetación original y frecuentemente también aumentando el número de individuos favorables mediante la propagación de sus ramas.

En todos los estudios efectuados hasta el presente sobre la domesticación de cactáceas columnares se ha encontrado una alta diversidad morfológica y genética dentro de las poblaciones manejadas *in situ* y cultivadas (Casas *et al.*, 2006; Blancas *et al.*, 2006). Esta diversidad es generada y mantenida aparentemente debido al interés de la gente por contar con variantes con diferentes atributos (frutos con diferentes tamaños, colores y sabores, con piel gruesa o delgada de color rojo o verde, con muchas o pocas espinas). Esta diversidad de atributos ofrece diferentes ventajas utilitarias; por ejemplo, los diferentes tamaños, colores y sabores permiten diferentes calidades de los frutos, en tanto que el grosor de la cáscara puede representar facilidad para extraer la pulpa (los de cáscara delgada) o capacidad para resistir el almacenamiento (cáscara gruesa), y el color y cantidad de espinas en la cáscara representan mecanismos de protección contra los frugívoros. La diversidad de ventajas que ofrecen los diferentes fenotipos incentiva una continua introducción y reemplazo de fenotipos en las poblaciones sujetas a manipulación humana. Casas *et al.* (2006) analizaron los patrones de diversidad morfológica y genética en poblaciones de *S. stellatus* y encontraron que éstas fueron mayores dentro de las poblaciones manipuladas con respecto a las poblaciones silvestres. Los altos niveles de variación en las poblaciones manipuladas se debe en parte al continuo recambio de materiales, pero también al elevado flujo génico que existe entre las poblaciones el cual es favorecido por la intervención de murciélagos como polinizadores, así como de aves y humanos en la dispersión de semillas (Casas *et al.*, 1999b).

Casas *et al.* (1999b) han propuesto que otro factor que podría favorecer la divergencia entre poblaciones silvestres y domesticadas simpátricas, podría ser el éxito diferencial en la germinación de semillas y en la sobrevivencia de plántulas en distintos ambientes. Así, por ejemplo, para el caso de *S. stellatus*, estos autores observaron que mientras las semillas y plántulas derivadas de semillas de plantas silvestres parecen ser exitosas en ambientes manejados, las semillas y plántulas derivadas de plantas domesticadas parecen ser poco exitosas en ambientes silvestres. Sin embargo, estas observaciones aún no han sido sometidas a una prueba experimental.

Los estudios de Rojas-Aréchiga *et al.* (2001) con *S. stellatus* y de Otero-Arnaíz *et al.* (2003) con *P. chichipe* permitieron documentar bajo condiciones favorables una mayor velocidad y porcentaje de germinación en semillas provenientes de poblaciones manejadas y cultivadas que en semillas provenientes de poblaciones silvestres, lo que sugiere que la domesticación ha tenido un efecto significativo en el desempeño germinativo de poblaciones de ambas especies. Rojas-Aréchiga *et al.* (2001) sugirieron que las diferencias posiblemente se deban al hecho documentado por Casas *et al.* (1999a) de que al favorecer la abundancia de individuos con frutos más grandes, la domesticación también ha favorecido indirectamente semillas más numerosas y de mayor tamaño. En general en las plantas las semillas de mayor tamaño tienen también una mayor tasa de germinación (Hawkes, 1983) que las semillas de menor tamaño. Entre las cactáceas columnares, Ayala-Cordero *et al.* (2004) reportaron para el caso de *Stenocereus beneckeii* que las semillas de mayor tamaño tienen porcentajes más altos de germinación que las semillas pequeñas. Este es un resultado similar al encontrado en *S. stellatus* y *P. chichipe* referidos arriba, por lo que estos elementos podrían ayudar a explicar las diferencias encontradas en cactáceas columnares silvestres y manejadas. Pero las semillas y plántulas de mayor tamaño de las

plantas domesticadas también podrían presentar requerimientos de mayor humedad. Casas *et al.* (2007) han hipotetizado que los individuos que las producen podrían haberse adaptado a las condiciones de mayor protección y humedad que existen en los ambientes antropogénicos, en comparación con los existentes en las áreas silvestres.

Las etapas de germinación y establecimiento son fases críticas dentro del ciclo de vida de la mayoría de las plantas incluyendo a las cactáceas, pues son las etapas de mayor susceptibilidad a la mortandad y las más importantes para mantener viables las poblaciones (Steenbergh y Lowe, 1969; Harper, 1977; Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Gutterman, 1993; Godínez-Alvarez *et al.*, 1999). En estas etapas la humedad es uno de los factores determinantes para su sobrevivencia o desaparición (Rojas-Aréchiga *et al.*, 2001), y el potencial hídrico del suelo es uno de los principales factores que influyen la germinación porque regula la cantidad de agua que la semilla puede tomar durante la imbibición (Evans y Etherington, 1991). En *S. queretaroensis* y en tres especies del género *Neobuxbaumia*, De la Barrera y Nobel (2003) y Ramírez-Padilla y Valverde (2005), respectivamente, encontraron que el porcentaje de germinación disminuye significativamente conforme disminuye el potencial hídrico. Por su parte, Steenbergh y Lowe (1969) y Godínez-Alvarez *et al.* (2005) documentaron que la cantidad de lluvia y su distribución temporal determinan la emergencia de plántulas de *Carnegiea gigantea* y *S. stellatus*, respectivamente. Esta respuesta podría estar relacionada con el hecho de que en los hábitats áridos y semiáridos la lluvia es extremadamente variable en tiempo y espacio, y en ocasiones las sequías pueden prolongarse (Noy-Meir, 1973; McGinnies, 1979), por lo que las semillas de especies que habitan estas áreas deben tener mecanismos que les permiten germinar sólo bajo condiciones ambientales determinadas (Bewley y Black, 1994), en este caso condiciones específicas de humedad.

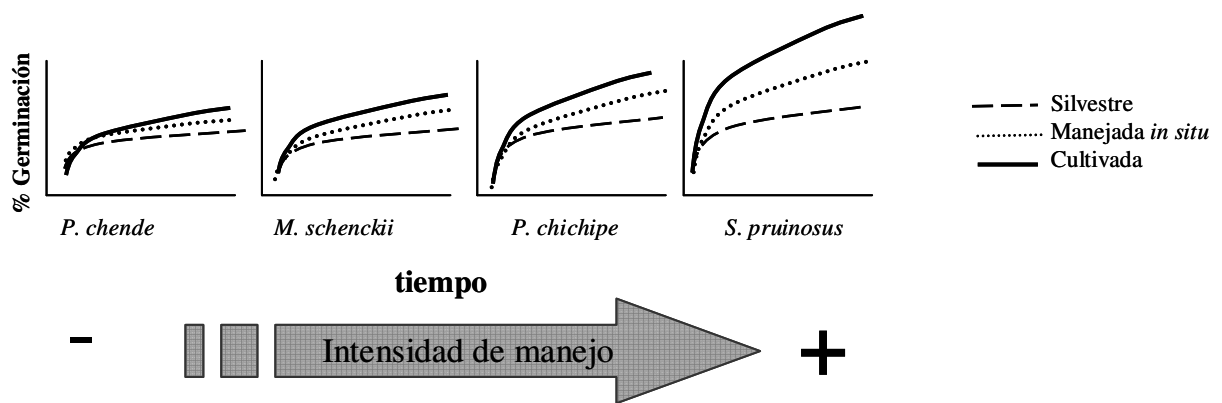
Por definición los ambientes xéricos se caracterizan por presentar condiciones de alta radiación solar y poca humedad, en contraste con los ambientes méxicos en los hay mayor humedad y menor radiación (Holmgren *et al.*, 1997). En ambientes xéricos como las áreas desérticas y semidesérticas, las llamadas especies nodriza facilitan el crecimiento de plántulas, pues bajo su dosel la temperatura del suelo y del aire, así como la velocidad del viento son menores, y la humedad relativa es mayor que en los sitios abiertos (Chen *et al.*, 1995). En contraste, en ambientes méxicos la humedad no es el factor limitante del crecimiento de las plántulas, sino la luz (Holmgren *et al.*, 1997).

En plantas domesticadas y sus parientes silvestres adaptadas a condiciones xéricas y méxicas se han documentado respuestas germinativas diferenciales. Por ejemplo, en la cebada silvestre *Hordeum spontaneum*, Chen *et al.* (1995) compararon la germinación y sobrevivencia de plántulas de ecotipos xérico y méxico sometidas a diferentes tratamientos de deshidratación. En los tratamientos de mayor sequía, el ecotipo xérico mostró todo un gradiente de respuestas en la germinación, pero la sobrevivencia de plántulas de este ecotipo fue mayor que las del ecotipo méxico. De acuerdo con Chen *et al.* (2004), la diversidad de respuestas germinativas sugiere la existencia de una estrategia de adaptación de los ecotipos xéricos para prevenir la germinación bajo condiciones poco propicias y mejorar la tolerancia a la desecación de las plántulas.

*S. pruinosus*, *P. chichipe*, *P. chende* y *M. schenckii* son especies de alta importancia ecológica y cultural en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán pues constituyen elementos dominantes en las asociaciones vegetales en las que se encuentran y porque son apreciadas como recurso por los habitantes locales, teniendo valor económico en los mercados regionales (Casas *et al.*, 2001). En *S. pruinosus*, *P. chichipe* y *M. schenckii* se han identificado tres tipos de manejo: 1) se cosechan los productos útiles de poblaciones

silvestres, 2) se practica manejo *in situ* (silvícola), el cual consiste en que durante los aclareos de áreas silvestres utilizadas para la agricultura la gente tolera selectivamente algunos individuos de estas especies, tomando en cuenta características deseables de frutos tales como sabor, tamaño, grosor de la cáscara, abundancia de espinas etc., y 3) se practica su cultivo en huertos y solares (Casas *et al.*, 1999a; 2001). En el caso de *S. pruinosa* el cultivo es relativamente más intenso que en las otras dos especies mencionadas, debido a la mayor facilidad con la que se propaga vegetativamente y debido también a su mayor rapidez en el crecimiento. A su vez, el cultivo de *P. chichipe* es más intenso que el de *M. schenckii* debido a la preferencia que la gente tiene por consumir los frutos de *P. chichipe*. En *P. chende* el cultivo ocurre raramente, esto parece deberse a que la reproducción vegetativa es poco exitosa y a que el crecimiento de las plántulas es lento (Cruz y Casas, 2002). Se pueden apreciar entonces diferencias en cuanto a la intensidad de manejo entre las especies mencionadas, pudiendo definirse un gradiente de menor a mayor intensidad de manejo en el siguiente orden: *P. chende*, *M. schenckii*, *P. chichipe* y *S. pruinosa*. Estas especies, al encontrarse en poblaciones silvestres y manejadas y además estar sujetas a diferente intensidad de manejo, constituyen un sistema adecuado para estudiar la influencia del manejo humano sobre los procesos de germinación. El planteamiento general del presente estudio es que el análisis comparativo del comportamiento germinativo de semillas derivadas de individuos silvestres y cultivados permitiría evaluar los efectos de la selección artificial sobre la respuesta fisiológica en la germinación dentro de una misma especie. Pero también que sería posible analizar comparativamente esta respuesta entre especies, y debería esperarse una respuesta más clara en aquellas especies bajo mayor intensidad de selección artificial.

El presente estudio está dirigido a analizar si la domesticación ha afectado el proceso de la germinación de cactáceas columnares (Casas *et al.*, 2007). Si la germinación de semillas es afectada por la selección artificial, se espera que las semillas de poblaciones cultivadas germinen más rápidamente, pero que muestren mayor susceptibilidad a disminuir su respuesta germinativa en condiciones de baja humedad en comparación con las semillas de poblaciones silvestres. Si esto es así, las semillas de plantas cultivadas germinarán más rápido y en mayor porcentaje con respecto a las de poblaciones silvestres en condiciones de humedad adecuada, pero tendrán mayores exigencias de humedad que los derivados de individuos silvestres. De manera similar, si la hipótesis es correcta se espera que la divergencia en la respuesta germinativa entre semillas silvestres, manejadas *in situ* y cultivadas sea también más o menos pronunciada entre especies sometidas a mayor y menor intensidad de manejo, respectivamente. Es decir, a mayor presión de selección artificial mayor la diferencia en la respuesta germinativa entre las poblaciones silvestres y cultivadas ante distintas condiciones de humedad (Figura 1).



**Figura 1.** Hipótesis generales del estudio. Bajo condiciones de humedad adecuadas se espera que dentro de cada especie las semillas provenientes de poblaciones cultivadas tengan un mayor porcentaje y velocidad de germinación con respecto a las semillas provenientes de poblaciones silvestres y que tal divergencia sea mayor en las especies con mayor intensidad de manejo.

El objetivo general de este estudio fue analizar el efecto de la selección artificial sobre el comportamiento germinativo de las semillas de *S. pruinosus*, *P. chichipe*, *M. schenckii* y *P. chende*. En particular se analizó (i) el efecto de la intensidad de manejo y selección artificial sobre la germinación intraespecífica e interespecífica de *S. pruinosus*, *P. chichipe*, *M. schenckii* y *P. chende* y (ii) el efecto de la humedad sobre la germinación de estas especies.

## Bibliografía

- Arias, S., Gama, S. y Guzmán, U. 1997. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss.* Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Alcorn, J. B. 1984. *Huastec Mayan Ethnobotany.* University of Texas Press, Austin, Texas.
- Arellano, E. y Casas, A. 2003. Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 50: 439-453.
- Ayala-Cordero, G., Terrazas, T., López-Mata, L. y Trejo, C. 2004. Variación en el tamaño y peso de la semilla y su relación con la germinación en una población de *Stenocereus beneckei*. *Interciencia* Vol. 29, 12: 692-697.
- Bewley, J. y Black, M. 1994. *SEEDS. Physiology of development and germination.* Plenum Press. 445 pp.
- Blancas, J. J. 2007. *Manejo tradicional y variación morfológica de Myrtillocactus schenckii (J.A. Purpus) Britton y Rose, en el Valle de Tehuacán, Puebla.* Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Blancas, J. J., Parra, F., Lucio, J.D., Ruíz-Durán, M.E., Pérez-Negrón, E., Otero-Arnaiz, A., Pérez-Nasser, N. y Casas, A. 2006. Manejo tradicional y conservación de la diversidad morfológica y genética de *Polaskia* spp. (Cactaceae) en México. *Zonas Áridas* 10: 20-40.

- Caballero, J., Casas, A., Cortés, L. y Mapes, C. 1998. Patrones en el conocimiento, uso y manejo de plantas en pueblos indígenas de México. *Revista de Estudios Atacameños* 16: 181-196.
- Casas, A., Pickersgill, B., Caballero, J. y Valiente-Banuet, A. 1997. Ethnobotany and domestication in Xoconochtlí, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, México. *Economic Botany* 3: 279-292.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A. y Caballero, J. 1998. La Domesticación de *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 62:129-140.
- Casas, A., Caballero, J. y Valiente-Banuet, A. 1999a. Use, management and domestication of columnar cacti in south central México: a historical perspective. *Journal of Ethnobiology* 19: 71-95.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A. y Dávila, P. 1999b. Morphological variation and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 522-533.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A. y Dávila, P. 1999c. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 534-542.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Viveros, J.L., Caballero, J., Cortés, L., Dávila, P., Lira, R. y Rodríguez, I. 2001. *Plant Resources of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México*. *Economic Botany* 55:129-162.
- Casas, A. y Barbera, G. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion. En: Nobel P. S. (ed) *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press, Los Angeles CA, USA pp143-162.
- Casas, A., Cruse-Sanders, J., Morales, E., Otero-Arnaiz, A. y Valiente-Banuet, A. 2006. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15: 879–898.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Solís, L. y Pérez-Negrón, E. 2007. El manejo de la biodiversidad en el desierto: el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. In: Toledo, V. M. (Coord.). *La Biodiversidad de México: inventarios, usos, manejos, conservación e*



- importancia cultural*. Serie Biblioteca Mexicana, Fondo de Cultura Económica. In press.
- Carmona, A., y Casas, A. 2006. Management, phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 60: 115-132.
- Chen, G., Tamar, K., Fahima, T., Zhang, F., Korol, A.B. y Nevo, E. 2004. Differential patterns of germination and tolerance of mesic and xeric wild barley (*Hordeum spontaneum*) in Israel. *Journal of Arid Environments* 56: 95-105.
- Chen, J., Franklin, J. F., y Spies, T. A. 1995. Growing-season microclimatic gradients from clear cut edges into old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications* 5: 74-86.
- Cruz, M. y Casas, A. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments*, 51: 561-576.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. Jonh Murray, London.
- De la Barrera, E. y P.S., Nobel. 2003. Physiological ecology of seed germination for the columnar cactus *Stenocereus queretaroensis*. *Journal of Arid Environments*, 53: 297-306.
- Evans, C.E. y Etherington, J.R. 1991. The effect of soil water potential on seedling growth of some British plants. *New Phitologist*, 118:571-579.
- Evans, L.T. 1993. Crop yields and world food supply. En: Evans L (ed) *Evolution, Adaptation and Yield*. Cambridge University Press, USA, pp 32-61.
- Flannery, K.V. 1986. The research problem. En: K. V. Flannery (ed) *Guilá Naquitz*. Academic Press, New York, USA, pp 3-18.
- Frary, A. y Doganlar, S. 2003. Comparative genetics of crop plant domestication and evolution. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 27: 59-69.
- Gepts, P. 1993. The use of molecular and biochemical markers in crop evolution studies. *Evolutionary Biology* 27: 51-94.

- Godínez-Alvarez, H., Valiente-Banuet, A., y Valiente, B.L. 1999. Biotic Interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, México. *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208.
- Godínez-Alvarez, H., Ríos-Casanova, L. y Pérez F. 2005. Characteristics of seedling establishment of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Southwestern Naturalist*, 50(3):375-407.
- Gutterman, Y. 1993. *Seed Germination in Desert Plants: Adaptations of Desert Organisms*. Berlin: Springer- Verlag. 253 pp.
- Harlan, J.R. 1971. Agricultural origins: centers and noncenters. *Science* 174:468-474.
- Harlan, J.R. 1975. *Crops and Man*. Foundation for Modern Crop Science Series. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin.
- Harlan, J.R. 1983. From wilderness to farm: The odyssey of plant domestication. *Illinois Res.* 25:3-5.
- Harlan, J.R. 1992. Origins and processes of domestication. En: G.P. Chapman (ed). *Grass Evolution and Domestication*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 159-175.
- Hawkes, J. G. 1983. *The Diversity of Crop Plants*. Harvard University Press, London.
- Harper, J.L. 1977. *The Population Biology of Plants*. New York: Academic Press. 892 pp.
- Hernández-Xolocotzi, E. 1993. Aspects of plant domestication in Mexico: a personal view, En Ramamoorthy, T. P., Bye, R., Lot, A. y Fa, J. (eds.), *Biological Diversity of México*. Origins and distribution, Oxford University Press, New York.
- Holmgren, M., Scheffer, M. y Huston, M. A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78(7): 1966-1975.
- Luna, C. 1999. *Etnobotánica de la Pitaya Mixteca (Pachycereae)*, PhD, Colegio de Posgraduados, México.
- McGinnies, W.G. 1979. General description of desert areas: En: Goodall, D.W., Peery, R.A. & Howes, K.M. (Eds), *Arid Land Ecosystems: Structure, Functioning and Management*, pp. 5-19. Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press. 881pp.
- MacNeish, R.S. 1967. A summary of the subsistence. En: Byers D.S. (ed) *The prehistory of the Tehuacán Valley*. Vol. 1: Environment and subsistence. University of Texas Press, Austin TX, pp 290-231.

- MacNeish, R.S. 1992. *The Origins of Agriculture and Settled Life*. University of Oklahoma Press, Norman OK, USA.
- Montes-Hernández, S., Eguiarte, L.E. 2002. Genetic structure and indirect estimates of gene flow in three taxa of *Cucurbita* (Cucurbitaceae) in Western Mexico. *American Journal of Botany* 89: 1156–1163.
- Noy-Meir, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-41.
- Oaxaca-Villa, B., Casas, A. y Valiente-Banuet, A. 2006. Reproductive Biology in wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53: 277-287.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Bartola, C., Pérez-Negrón, E., Valiente-Banuet, A. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacan Valley, Central México: Reproductive Biology. *American Journal of Botany* 4: 593-602.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Hamrick, J.L. 2005a. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe* an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* 14: 4313–4322.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Hamrick, J.L. y Cruse-Sanders, J. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico. 2005b. *Molecular Ecology* 14: 1603-1611.
- Papa, R. y Gepts, P. 2003. Asymmetry of gene flow and differential geographical structure of molecular diversity in wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) from Mesoamerica. *Theoretical and Applied Genetics* 106: 239–250.
- Ramírez-Padilla, C.A. y Valverde, T. 2005. Germination responses of three congeneric cactus species (*Neobuxbaumia*) with differing degrees of rarity. *Journal of Arid Environments* 61: 333-343.
- Rodríguez-Arévalo, I., Casas, A., Campos, J. y Lira, R. 2006. Uso, manejo y proceso de domesticación de *Pachycereus hollianus* (F.A.C. Weber) Buxb. (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Mexico. *Interciencia* 31 (9): 677- 685.

- Rojas-Aréchiga, M., Casas, A. y Vázquez.Yañes, C. 2001. Seed germination on wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 49: 279-287.
- Ruíz-Durán, E.M. 2007. *Patrones de diversidad genética y proceso de domesticación de Polaskia chende (Cactaceae) (Gosselin) Backeb., en el valle de Tehuacán, Puebla. México.* Tesis de licenciatura, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México.
- Rzedowski, J. 1993. Diversity and origins of the phanerogamic flora of Mexico. En T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, and J. Fa (eds) , *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*, 129–144. Oxford University Press, New York, NY.
- Steenbergh, W. F. y Lowe, C. H. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at the Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50: 825-834.
- Tinoco, A., Casas, A., Luna, R. y Oyama, K. 2005. Population Genetics of *Escontria chiotilla* in Wild and Silvicultural Managed Populations in the Tehuacán Valley, Central México. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52(5): 525-538.
- Valiente-Banuet, A., Bolongaro-Crevenna, A., Briones, O., Ezcurra, E., Rosas, M., Nuñez, H., Barnard, G. y Vázquez, E. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2: 15-20.

## II. Seed Germination of wild, *in situ* managed, and cultivated populations of columnar cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico.

Susana Guillén<sup>1</sup>, Julieta Benítez<sup>1</sup>, Alfonso Valiente-Banuet<sup>2</sup>, and Alejandro Casas<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM campus Morelia. Apartado Postal 27-3 (Santa María de Guido) 58190, Morelia, Michoacán, México.

<sup>2</sup>Instituto de Ecología, UNAM. Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, 04510, México, D.F.

### ABSTRACT

Germination rates were compared among seeds of wild, silvicultural *in situ* managed and cultivated populations of the columnar cacti *Stenocereus pruinosus*, *Polaskia chichipe*, *Myrtillocactus schenckii* and *Polaskia chende*, species representing a gradient from higher to lower management intensity, respectively. We tested the hypothesis that seeds of plants under domestication process have higher requirements of water to germinate than seeds of wild plants. If this hypothesis was correct, within each of the species studied it was expected that seeds from *in situ* managed and cultivated populations had higher requirements of water than seeds from wild populations. Also, it was expected that the differences in requirements between wild and managed populations were stronger in those species under the highest management intensity. Seed germination was evaluated in treatments with different water potential (0.0 MPa, -0.2 MPa, and -0.4 MPa), simulated through different concentrations of Polyetilenglicol (PEG) solutions. Germination rates of seeds of *S. pruinosus* and *P. chichipe* significantly decreased when water availability diminished, but in *M. schenckii* seeds germinated better at -0.2 MPa and seeds of *P. chende*

germinated well in all treatments of water potential. Germination rates were affected according to management type only in the cases of the most intensely managed species *S. pruinosus* and *P. chichipe*. However, in the different treatments of water potential seeds from wild and cultivated populations germinated similarly among themselves and differently compared with seeds from *in situ* managed populations. These results do not confirm our hypotheses. Experiments in laboratory and field are still necessary to test whether other variables differentially influence germination of seeds from plants under different management and whether seedlings derived from seeds of managed *in situ* and cultivated individual plants survive similarly or differentially in wild, managed *in situ* and cultivated environments.

**Keywords:** columnar cacti, domestication, Mesoamerica, seed germination, Tehuacan Valley

## INTRODUCTION

Domestication is an evolutionary process resulting from selection conducted by humans favoring the survival and reproduction of convenient phenotypes/genotypes, according to their morphological, physiological and behavioral features, and disfavoring or eliminating others not convenient in plant or animal populations (Darwin, 1859; Harlan 1975; Hawkes, 1983). This process generally determines changes in frequencies of phenotypes and genotypes of manipulated populations of organisms compared with wild populations.

In plants it is common to find changes associated to artificial selection such as gigantism and high morphological diversity (including variation in color, flavor, texture, among others) of useful parts, as well as changes in chemical (loss of toxic secondary compounds and variation in amounts and quality of favorable compounds) and

physiological (phenological changes, loss of seed dormancy, faster and synchronous germination, variation in periods of fruit maturation, among others) features. These changes may result in a decreased fitness of domesticated plants in wild environments (Hawkes, 1983; Harlan, 1992; Evans, 1993; Frary and Doganlar, 2003).

Domestication is a continuous process. In its most advanced level, plants completely depend from humans for survival and reproduction (Harlan, 1992). However, in places where the domestication of a plant originated, it is common to identify populations with different domestication levels, associated with the various degrees of management intensity and artificial selection, the antiquity of the process (Harlan, 1992), and the degree of reproductive isolation between wild and domesticated populations, which is influenced by the nature of breeding system (self-pollination makes isolation easier than self-incompatible systems) and spatial and temporal barriers. The effect of artificial selection can be counteracted by gene flow between populations.

In Southern Mexico (Mesoamerica), domestication of plants has been conducted for more than 10,000 years (MacNeish 1967, 1992) and the area has been identified as one of the main centers of domestication of plants in the world (Harlan, 1971; Hawkes, 1983). Although domestication of plants has generally been associated to cultivation (Harlan, 1992), for the Mesoamerican region Casas *et al.* (1997; 1999a; 2007) have proposed a hypothesis of domestication associated to silvicultural *in situ* management of plants. Casas *et al.* (1997) documented different forms of *in situ* management for plants occurring in Mesoamerica, directed to increase the availability of the best resources according to people's view. These forms of management include selective and planned strategies of gathering, selective tolerance of particular phenotypes during disturbance of vegetation, and the enhancing of favorable phenotypes by eliminating competitors and predators or through

intentional dispersal of propagules. Specifically in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, one of the most diverse areas of columnar cacti in Mexico, twelve of the 20 species occurring in the area are managed *in situ*, and eight are also cultivated (Casas *et al.*, 1999a). Indeed this pattern is very old since archaeological studies (MacNeish, 1967) indicate that columnar cacti have been used since prehistoric times (Casas and Barbera, 2002).

Morphometric studies have demonstrated significant morphological divergences between wild, *in situ* managed and cultivated populations, suggesting that such differences are associated to artificial selection. Moreover, some cultivated populations contain certain phenotypes that are absent in wild populations (Casas *et al.*, 1999a). Although morphological traits are influenced by both genes and environment, the morphometric studies of columnar cacti have given arguments to support that the morphological divergences found are in part determined by genes and therefore inherited (Casas *et al.*, 2007).

Population genetics studies have reported small genetic differences between wild and cultivated populations of some of the species studied (Casas *et al.*, 2007), and these appear to be more related to the geographic distance rather than to management. These studies have concluded that gene flow among all wild and managed populations is particularly high. However, it has been recognized that the neutral markers used to analyze the population genetics of columnar cacti are not sensible enough to detect the consequences of artificial selection practiced by people on quantitative phenotypical traits. Therefore, the question of how the morphological differences between wild and managed populations are maintained is still unanswered.

Studies of reproductive biology have suggested that there are no significant spatial or temporal barriers to pollen flow between wild and manipulated populations. In this case,



Casas *et al.* (2007) have considered that the observed divergence is at least in part maintained by artificial selection. In addition, it has been proposed that differential success of seed germination and seedling survival in different environments could be a factor to explain the divergence found between wild and managed plants. For instance, in the case of *S. stellatus* Casas *et al.* (1999c) observed that seeds and seedlings derived from wild plants seem to be successful in managed environments, whereas seeds and seedlings derived from domesticated plants do not appear to be equally successful in wild environments.

Studies by Rojas-Aréchiga *et al.* (2001) with *S. stellatus* and by Otero-Arnaíz *et al.* (2003) with *P. chichipe*, documented that seeds from managed *in situ* and cultivated populations had faster and higher percentage of germination than seeds from wild populations. This information suggests that domestication has indeed affected seed germination behavior in both species. Rojas-Aréchiga *et al.* (2001) suggested that differences possibly are related to the larger and more numerous seeds characterizing the larger fruits of domesticated cacti, as documented by Casas *et al.* (1999b). In general, larger seeds have a faster germination rate (Hawkes, 1983) and this could explain the differences found between wild and managed columnar cacti.

The cacti *Stenocereus pruinosus*, *Polaskia chichipe*, *P. chende* and *Myrtillocactus schenckii*, are ecologically and culturally important in the Tehuacán-Cuicatlán Valley (Casas *et al.*, 2001). Useful products of these species are gathered in wild populations, and all of them are also managed *in situ* in areas cleared for agriculture. *S. pruinosus*, *P. chichipe* and *M. schenckii* are also cultivated in home gardens (Casas *et al.*, 1999a; 2001). Cultivation of *S. pruinosus* is relatively more intense than that of the other two species since vegetative propagation and fast growth make easier its management. Cultivation of *P. chichipe* is more intense than that of *M. schenckii* because people prefer consuming its

fruits. *P. chende* is not cultivated because vegetative propagation is marginally successful and plant growth is slow (Cruz and Casas, 2002). According to this information, a gradient of management intensity can be appreciated with the following order from lower to higher intensity: *P. chende*, *M. schenckii*, *P. chichipe*, and *S. pruinus*.

This study was designed to test the hypothesis that seed germination of the species studied has been affected by artificial selection. We expected that faster germination of seeds from cultivated plants would occur under good conditions of humidity, but that they would be more susceptible to decrease under drought conditions than seeds from wild populations, whereas seeds from managed *in situ* populations would show an intermediate response to humid and dry treatments. In addition, we hypothesized that the degree of divergence of germination response would be more pronounced between species according to the degree of management intensity. For testing these hypotheses we compared germination responses in gradients of low to high management intensity within each species (wild, managed and cultivated populations, respectively) and between species (*P. chende*, *M. schenckii*, *P. chichipe* and *S. pruinus*, respectively).

## METHODS

### *Study area*

Wild, managed *in situ* and cultivated populations of *S. pruinus*, *P. chichipe*, *M. schenckii* and *P. chende* were studied within the territory of the villages of San Luis Atolotitlán, Caltepec and Xochiltepec, municipalities of Caltepec, and Zapotitlán Salinas, in the state of Puebla, central Mexico (Figure 1). Climate in this area is semiarid; with annual mean temperature and rainfall of 18°C y 655 mm respectively, according to the meteorological station of Caltepec (García, 1988). Fruits of wild and managed *in situ* populations of *S. pruinus* were also collected within the territory of the village of San

Rafael, in the municipality of Coxcatlán, Puebla, where annual mean temperature and precipitation are 24°C and 441 mm of rainfall, respectively (Casas *et al.*, 1999b).

The area comprised in this study is part of the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve and the species studied are constituents of tropical dry and thorn-scrub forests. *S. pruinosus* forms part of tropical dry forests, mainly in areas of alluvial soils, where this species along with other columnar cacti such as *Escontria chiotilla*, *S. stellatus*, *Pachycereus hollianus* and *P. weberi* are dominant components (Casas *et al.* 1999a). *Polaskia chichipe* and *P. chende* are dominant components of the particular association of thorn-scrub forest located in soils derived from volcanic rocks, which has been described and called “chichipera” by Valiente-Banuet *et al.* (2000). *M. schenckii* is a dominant element of the particular thorn-scrub association also established on soils derived from volcanic rocks, described and called “garambullal” by Blancas (2007).

### ***Seeds sampling***

A total of ten mature fruits were collected from ten different individuals randomly sampled in each of two populations per management type of the species studied. Seeds were separated from the fruit pulp through a sieve, and then dried under shade at room temperature for eight days. The seeds collected from all fruits per management type per species were mixed and stored in paper bags at room temperature ( $20 \pm 2^\circ\text{C}$ ).

### ***Evaluation of percentage and velocity of seed germination***

The effect of water on velocity and germination percentage of seeds was tested through an experiment including different water potential treatments in a growth chamber (Environmental Growth Chambers Inc., Chagrin Falls, Ohio). The various water potentials were established with aqueous solutions of polyethylenglicol (PEG 8000, Sigma) measured in megapascals. Particular concentrations of PEG 8000 were determined with the Solute

Potential and Molar-Molal-g Solute / g Water Interconversion (SPMM) program (Michel y Radcliffe, 1985). The following were the water potentials tested: 0.0 (control, with distilled water), -0.2MPa [0.021 M], and -0.4 MPa [0.028 M]. Treatments were established in Petri dishes (100 x 15 mm) with 20 ml of the corresponding PEG 8000 solution, where 25 seeds were put on a piece of gaze in order to maintain the seeds out of the solution. The Petri dishes were covered with parafilm and incubated in the growth chamber under constant temperature (25 °C) and at 12-hours photoperiod, each treatment having four replicates. Before the experiment, seeds were disinfected through 5 minutes immersion in a solution of 30% ethanol and 15 minutes in a 25% solution of Ca (ClO)<sub>2</sub>.

### *Statistical analyses*

Seed germination (expressed as percentage of seeds with radicle protrusion) was monitored every 24 hours during 40 days. Germination rates per treatment were estimated by adjusting the curves described by the germination behavior to log-linear models (Crawley, 1993), with time as continuous variable and water potential and management type as categorical variables. Errors were considered binomial adjusting the data to the logistic function:  $y = \frac{e^{[(a+(b.t)-(c.t_2)]}}{1 + e^{[(a+(b.t)-(c.t_2)]}}$  where;  $y$  is the germination proportion,  $a$  is the  $y$  intercept,  $b$  the slope,  $t$  the linear time,  $c$  the quadratic time, and  $t^2$  the square time. The deviance explained by the independent variables was approached based on  $X^2$  values. Differences between treatments and interactions between management, water potential and time were tested through  $X^2$  tests after correcting by Bonferroni adjustment at  $\alpha < 0.05$ . Statistical analyses were conducted through General Linear Models software GLIM version 3.77 (Royal Statistical Society, Nottingham, UK).

## RESULTS

### *Germination rates within species*

The maximum germination percentage of seeds of *S. pruinous* and *P. chende* was reached 25 days after starting the experiment, whereas seeds of *P. chichipe* and *M. schenckii* reached maximum germination after 40 days.

The adjusted model of germination of *S. pruinous* explains 98.2% of the total deviance, whereas in *P. chichipe* it explains 95.7%, in *M. schenckii* 96.6%, and in *P. chende* 96.2% (Table 1, Figures 2-5). Time explains a high percentage of the total deviance in all species studied (43.6% in *S. pruinous*, 32.5% in *P. chichipe*, 52.4% in *M. schenckii* and 71.4% in *P. chende*) (Table 1). Also in the four species studied water potential had a significant effect on starting germination rates (*S. pruinous*,  $X^2=1915.2$ ,  $d. f.=2$ ,  $P < 0.001$ ; *P. chichipe*,  $X^2=1688$ ,  $d. f.=2$ ,  $P < 0.001$ ; *M. schenckii*,  $X^2=555$ ,  $d. f.=2$ ,  $P < 0.001$ ; *P. chende*,  $X^2=184.3$ ,  $d. f.=2$ ,  $P < 0.001$ ; Table 1). In general, starting of germination was delayed as long as water potential decreased. There were also significant differences in seed germination according to management types within each species (*S. pruinous*,  $X^2=72.9$ ,  $d.f.=2$ ,  $P < 0.001$ ; *P. chichipe*,  $X^2=15.1$ ,  $d. f.=2$ ,  $P=0.001$ ; *M. schenckii*,  $X^2=21.5$ ,  $d. f.=2$ ,  $P < 0.001$ ; *P. chende*,  $X^2=28.44$ ,  $d. f.=2$ ,  $P < 0.001$ ; Table 1).

In all species studied the interaction *Time\*Water potential* was significant (*S. pruinous*,  $X^2= 45.7$ ,  $d. f.=2$ ,  $P < 0.001$ ; *P. chichipe*,  $X^2=20.19$ ,  $d. f.=2$ ,  $P < 0.001$ ; *M. schenckii*,  $X^2=47.9$ ,  $d. f.=2$ ,  $P < 0.001$ ; *P. chende*,  $X^2=14.01$ ,  $d. f.=2$ ,  $P= 0.001$ ; Tables 1 and 3, Figures 2-5), indicating that the slopes of curves describing germination rates varied significantly between treatments of water potential throughout time.

In *S. pruinous* and in *P. chende* the maximum germination rate was reached faster in the control treatment of water potential (0.0 MPa) and the slopes declined when the

water potential decreased (Figures 2 y 5). In *P. chichipe* and in *M. schenckii* the maximum germination rate was reached faster in the treatment of water potential -0.2 MPa (Figures 3 and 4).

The interaction *Time\*Management* was significant in seeds of *S. pruinosus* ( $X^2=10.6$ , *d. f.*=2, *P*= 0.005) and *P. chichipe* ( $X^2=12.49$ , *d. f.*=2, *P*= 0.002) (Table 1). In *S. pruinosus* the water potential 0.0 MPa determined a higher starting germination rate (Figure 2a) as well as a faster germination rate than the other treatments. In this species decreasing of water potential determined drastic decreases of germination, the managed *in situ* populations showing lower germination rates than wild and cultivated populations.

In seeds of *P. chichipe* the highest germination rates were observed in the treatment of water potential 0.0 MPa. The treatment -0.2 MPa delayed the starting germination rate in all populations but then the germination rates were as fast as in the control treatment. In the treatment -0.4 MPa germination rates decreased drastically, especially in seeds of the managed *in situ* populations.

Compared with seeds of all the species studied, seeds of *M. schenckii* had the highest delay of the starting germination rates in all treatments. The faster germination rates occurred in the -0.2 MPa treatment. In the case of *P. chende* the highest starting germination rate was observed in the 0.0 MPa treatments, and it decreased with the decreasing of water potential.

The interaction *Management\*Water Potential* was significant in all the cases studied ( $X^2=17.68$ , *d. f.*=4, *P*=0.001 in *S. pruinosus*;  $X^2=54.27$ , *d. f.*=4, *P*<0.001 in *P. chichipe*;  $X^2=185.4$ , *d. f.*=4, *P*<0.001 in *M. schenckii*;  $X^2=26.61$ , *d. f.*=2, *P*<0.001 in *P. chende*). In *S. pruinosus* seeds from wild and cultivated populations germinated faster and in a higher percentage than seeds from managed *in situ* populations in all treatments of

water potential (Figure 2). The maximum germination percentage was similar in the treatments of 0.0 and -0.2 MPa but in the latter treatment germination was slower than in the first one. Germination of seeds of all populations of *S. pruinosus* decreased drastically in the treatment of -0.4 MPa. A similar germination behavior showed seeds of *P. chichipe* although in this case seeds from all populations germinated similarly among themselves (Figure 3). In the case of *M. schenckii* seeds from all populations germinated faster and in a higher percentage in the treatment of -0.2 MPa and in this treatment seeds from managed *in situ* and cultivated populations germinated better than seeds from the wild (Figure 4). In the control treatment seeds from wild and cultivated populations germinated similarly among themselves and better than seeds from managed *in situ* populations, but this pattern was the contrary in the treatment of -0.4 MPa, in which germination of seeds from wild and cultivated populations was very low. Seeds of *P. chende* germinated more slowly according to the decrease of water potential. Seeds from wild and managed *in situ* populations germinated similarly among themselves in the treatments of 0.0 and -0.4 MPa, but in the treatment of -0.2 MPa seeds from wild populations germinated faster and in a higher than seeds from managed *in situ* populations (Figure 5).

### ***Germination rates between species***

In all treatments of water potential the starting germination rates were significantly different between the species studied (0.0 MPa,  $X^2=1742$ , *d. f.*=3,  $P<0.001$ ; -0.2 MPa  $X^2=295.6$ , *d. f.*=3,  $P<0.001$ ; -0.4 MPa  $X^2=1223$ , *d. f.*=3,  $P<0.001$ ; Tables 4 and 5).

Figures 6 and 7 compare the germination rates of the species studied by management type in the water potential treatments 0.0 and -0.2 MPa, respectively. In all plots, seeds from populations of *M. schenckii* had the lowest germination rates, whereas seeds from populations of *P. chichipe* had intermediate rates and the highest rates were

observed in *S. pruinosus* and *P. chende*. Figure 8 shows germination rates of seeds from populations of the species studied in the water potential -0.4MPa, indicating that in general seeds of *P. chende* maintain high germination rates, whereas in those of the other species germination drastically decreases.

The maximum of germination of seeds of *P. chende* and *S. pruinosus* was reached rapidly in the treatments 0.0 and -0.2 MPa but in the treatment -0.4 MPa seeds of *S. pruinosus* the maximum of germination was reached more slowly. In *P. chichipe* and *M. schenckii* the maximum germination in general was reached slowly (Table 7).

## DISCUSSION

With the only exception of seeds of *M. schenckii*, seeds of the species studied germinated rapidly within the first week of the experiment after being treated only with distilled water. Starting of germination of seeds of *S. pruinosus* and *P. chichipe* is highly affected by water potential (48% and 51%, respectively), whereas germination of seeds of *M. schenckii* and *P. chende* is less affected (24% and 8.5%, respectively). This information indicates that availability of humidity affects differently to the species studied, *P. chende* and *M. schenckii* being apparently more resistant to dryness than *S. pruinosus* and *P. chichipe*.

Germination rates of seeds of *S. pruinosus* and *P. chichipe* significantly decreased in treatments with lower availability of water, whereas germination rates of seeds of *M. schenckii* were higher in the treatment of intermediate water potential and seeds of *P. chende* maintained high germination rates in all water potential treatments. Germination rates of seeds were affected according to the management type in *S. pruinosus* and *P. chichipe*, but the management type was irrelevant in seed germination of *M. schenckii* and *P. chende*. This pattern seems to coincide with our initial prediction that germination



behavior of seeds of managed and cultivated populations would differ more markedly with respect seeds from wild populations in those species more intensively managed. However, in the different treatments of water potential, seeds of cultivated and wild populations of *S. pruinosus* and *P. chichipe* germinated faster and in more percentage that seeds of managed *in situ* populations. These results do not coincide with those reported previously for *S. stellatus* by Rojas-Aréchiga *et al.* (2001) and for *P. chichipe* by Otero-Arnaiz *et al.* (2003), since those authors found that seeds of cultivated populations germinated more and faster than the wild ones. In those studies the authors mentioned suggested that the higher percentage and velocity of germination of seeds of plants from cultivated and managed *in situ* populations could be associated to artificial selection in favor of larger and heavier seeds indirectly associated to larger fruits, as well as to artificial selection in favor of more vigorous seedlings that occasionally practice the local people (Casas *et al.*, 1999a). Through a morphometric study Luna (1999) reported that in the case of *S. pruinosus* seeds from cultivated populations are also significantly larger than those from wild populations and, therefore, a pattern of germination behavior similar to that of *S. stellatus* was expected. But the results of our study are not consistent with this explanation. We found similar germination patterns in seeds from wild and cultivated populations and a lower germination of seeds from *in situ* managed populations. But such response could be related with the higher inbreeding occurring in these populations as it has been reported by Otero-Arnaiz *et al.* (2005a) and Casas *et al.* (2006) for *P. chichipe* and *S. stellatus*, respectively, rather than to artificial selection. Germination rates of seeds of *S. pruinosus* in general decrease with dryness. This sensibility could be an expression of the natural adaptation of this species to more humid environments compared with the other species analyzed. In fact, this species is naturally distributed on alluvial soils of bottom areas of gullies, sites with relatively higher

humidity than the bordering slopes in which the species disappears. Seeds from managed *in situ* populations of this species were the most sensible to the decrease of humidity in the experiments, and it appears to support this last observation.

The germination rates of seeds of *M. schenckii* and *P. chende* were also affected in the treatment of the highest dryness (-0.4 MPa); however, in both species the highest germination rate was observed in the treatment with intermediate water potential (-0.2MPa), and in *P. chende* seeds maintained high germination rates in -0.2 as well as in -0.4 MPa.

The germination patterns of seeds of *P. chichiipe*, *M. schenckii* and *P. chende* in relation to water potential indicate adaptations of these species to survive in arid environments. In the study area rain is highly variable and in wild environments the soil rarely is maintained to field capacity, as it occurs in most arid environments (Gutterman, 1993).

*P. chende* was the species that had the highest germination rates, and it did not have differences associated to management. This result was expected because *P. chende* is the specie that receives less intensive management than the all species analyzed in this study. Similarly, the morphologic studies by Cruz and Casas (2002) showed that in this species the differences between wild and managed populations are less marked than in other species under higher intensity of management. Therefore, the morphological as well as germination pattern divergence between wild and managed populations is incipient.

Germination patterns of seeds of cultivated plants of *S. pruinosus* reflect more clearly the changes generally associated to the process of domestication in other cultivated plant species (Evans, 1993), but in this species as in *S. stellatus* (Casas *et al.* 1997) vegetative propagation is the main form of reproduction and artificial selection does not appears to have acted directly on seed germination behavior as in other cultivated plants species

propagated through sexual means.

Our study shows that each of the species studied has different susceptibility to drought. Coincidentally, the more intensely managed species (*S. pruinosus*, *P. chichipe* and *M. schenckii*) are the more susceptible, but such susceptibility seems to be independent to the management intensity, since seeds from *in situ* managed and cultivated populations of these species are equally affected that seeds from wild populations. The effect of management appears to be reflected in the extent in which the germination behavior of seeds from *in situ* managed and wild populations is affected and it is in these species in which the germination behavior of seeds from *in situ* managed populations differs more to seeds from wild and cultivated populations.

Among plant species sharing the same habitat in arid and semiarid areas strong differences have been found in the amount of water their seeds need to germinate. Also, each species may have particular mechanisms regulating the starting of germination in the right time and space to increase the probability of seedlings survival, as well as mechanisms that increase the diversity of germination responses, which increases the probability of success of germination of at least one proportion of the seeds produced (Gutterman, 1993). Each of the species studied had specific responses to different water potentials and different capacities for resisting variations in this variable. Artificial selection appears to have affected little or nothing the germination responses and the differences found in the managed *in situ* populations could be associated to inbreeding depression rather than to local adaptations to disturbed environments. However, it is still necessary to analyze the germination of seeds of these species influenced by other factors such as light, temperature, soil texture and nutrients, among others. Also experiments in real wild, *in situ* managed and cultivated environments would help to understand factors

associated to management that influences germination. In addition, it would be important to analyze comparatively the performance of seedlings in the establishment. Although our current experiments did not find clear differences in germination patterns, different performance of seedlings to conditions of shade, soils and temperature could have been affected by artificial selection.

## LITERATURE

- Blancas, J. J. 2007. *Manejo tradicional y variación morfológica de Myrtillocactus schenckii (J.A. Purpus) Britton y Rose, en el Valle de Tehuacán, Puebla*. Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Casas, A., Pickersgill, B., Caballero, J. and Valiente-Banuet, A. 1997. Ethnobotany and domestication in Xoconochtlí, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, México. *Economic Botany* 3: 279-292.
- Casas, A., Caballero, J. and Valiente-Banuet, A. 1999a. Use, management and domestication of columnar cacti in south central México: a historical perspective. *Journal of Ethnobiology* 19: 71-95.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A. and Dávila, P. 1999b. Morphological variation and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 522-533.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A. and Dávila, P. 1999c. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 534-542.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Viveros, J.L., Caballero, J., Cortés, L., Dávila, P., Lira, R. and Rodríguez, I. 2001. Plant Resources of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Economic Botany* 55: 129-162.

- Casas, A. and Barbera, G. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion. En: Nobel P. S. (ed) *Cacti: Biology and Uses*. University of California Press, Los Angeles CA, USA pp143-162.
- Casas, A., Cruse-Sanders, J., Morales, E., Otero-Arnaiz, A. and Valiente-Banuet, A. 2006. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15: 879–898.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Solís, L. and Pérez-Negrón, E. 2007. El manejo de la biodiversidad en el desierto: el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. In: Toledo, V. M. (Coord.). *La Biodiversidad de México: inventarios, usos, manejos, conservación e importancia cultural*. Serie Biblioteca Mexicana, Fondo de Cultura Económica. In press
- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for Ecologists*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. 379 pp.
- Cruz, M. and Casas, A. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51: 561-576.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. Jonh Murray, London.
- Evans, L.T. 1993. Crop yields and world food supply. En: Evans L (ed) *Evolution, Adaptation and Yield*. Cambridge University Press, USA, pp 32-61.
- Frary, A. and Doganlar, S. 2003. Comparative genetics of crop plant domestication and evolution. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 27:59–69.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Gutterman, Y. 1993. *Seed Germination in Desert Plants: Adaptations of Desert Organisms*. Berlin: Springer-Verlag. 253 pp.
- Harlan, J.R. 1971. Agricultural origins: centers and noncenters. *Science* 174:468–474.
- Harlan, J.R. 1975. *Crops and Man*. Foundation for Modern Crop Science Series. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin.
- Harlan, J.R. 1992. Origins and processes of domestication. En: G.P. Chapman (ed). *Grass Evolution and Domestication*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 159-175.
- Hawkes, J. G. 1983. *The Diversity of Crop Plants*. Harvard University Press, London.
- Luna, C. 1999. *Etnobotánica de la Pitaya Mixteca (Pachycereae)*, PhD, Colegio de Posgraduados, México.
- MacNeish, R.S. 1967. A summary of the subsistence. En: Byers D.S. (ed) *The prehistory of the Tehuacán Valley*. Vol. 1: Environment and subsistence. University of Texas Press, Austin TX, pp 290-231.
- MacNeish, R.S. 1992. *The Origins of Agriculture and Settled Life*. University of Oklahoma Press, Norman OK, USA.
- Michel, B.E. and Radcliffe, D. 1985. A computer program relating solute potential to solution composition for five solutes. *Agronomy Journal* 87:126-130.
- Otero-Araiz, A., Casas, A., Bartola, C., Pérez-Negrón, E., and Valiente-Banuet, A. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacan Valley, Central México: Reproductive Biology. *American Journal of Botany* 4: 593-602.

- Otero-Arnaíz, A., Casas, A. and Hamrick, J.L. 2005a. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe* an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* 14: 4313–4322.
- Otero-Arnaíz, A., Casas, A., Hamrick, J.L. and Cruse-Sanders, J. 2005b. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico. 2005b. *Molecular Ecology* 14: 1603-1611.
- Rojas-Aréchiga, M., Casas, A. and Vázquez.Yañes, C. 2001. Seed germination on wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 49: 279-287.
- Royal Statistical Society. 1985. *GLIM (General Linear Interactive Model), versión 3.77*. London: Royal Statistical Society.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P., Flores-Hernández, N., Arizmendi, M. C., Villaseñor, J.L. and J. Ortega. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67: 24-74.

**Table 1.** Analysis of deviance for the number of germinating seeds of populations of columnar cacti under different management regime within a gradient of water potential given by [PEG].

<b>Factor</b>		<b>Deviance (<math>\sim x^2</math>)</b>	<b>d. f</b>	<b>r<sup>2</sup></b>	<b>P</b>
<i>Stenocereus pruinosus</i>	Management	72.90	2	0.01820	< 0.001
	Water Potential	1915.20	2	0.48980	< 0.001
	Management*Water Potential	17.68	4	0.00440	0.001
	Time	1699.00	1	0.43560	< 0.001
	Time <sup>2</sup>	151.00	1	0.03780	< 0.001
	Time*Management	10.60	2	0.00260	0.005
	Time*Water Potencial	45.70	2	0.01140	< 0.001
	Time <sup>2</sup> *Management	7.20	2	0.00018	0.027
	Model	3919.00	16	0.98180	
	Residual	72.80	208	0.01823	
<i>Total</i>		3991.60	224		
<b>Factor</b>		<b>Deviance (<math>\sim x^2</math>)</b>	<b>d. f</b>	<b>r<sup>2</sup></b>	<b>P</b>
<i>Polaskia chichipe</i>	Management	15.10	2	0.0045	0.001
	Water Potential	1688.00	2	0.5130	<0.001
	Management*Water Potential	54.27	4	0.0164	<0.001
	Time	1070.00	1	0.3252	< 0.001
	Time <sup>2</sup>	275.70	1	0.0837	< 0.001
	Time*Management	12.49	2	0.0037	0.002
	Time*Water Potencial	20.19	1	0.0061	< 0.001
	Time <sup>2</sup> *Water Potential	12.54	2	0.0038	0.002
	Model	3148.29	15	0.9569	
	Residual	142.54	343	0.0433	
<i>Total</i>		3290.00	359		
<b>Factor</b>		<b>Deviance (<math>\sim x^2</math>)</b>	<b>d. f</b>	<b>r<sup>2</sup></b>	<b>P</b>
<i>Myrtillocactus schenckii</i>	Management	21.50	2	0.0094	< 0.001
	Water Potential	555.0	2	0.2434	< 0.001
	Management*Water Potential	185.4	4	0.0813	<0.001
	Time	1194.0	1	0.5238	< 0.001
	Time <sup>2</sup>	190.4	1	0.0835	< 0.001
	Time*Water Potencial	47.9	2	0.0210	< 0.001
	Time <sup>2</sup> *Water Potential	7.75	2	0.0033	0.021
	Model	2201.95	14	0.9661	
	Residual	77.57	345	0.0340	
	<i>Total</i>		2279.30	359	
<b>Factor</b>		<b>Deviance (<math>\sim x^2</math>)</b>	<b>d. f</b>	<b>r<sup>2</sup></b>	<b>P</b>
<i>Polaskia chende</i>	Management	28.44	1	0.0131	< 0.001
	Water Potential	184.30	2	0.0854	< 0.001
	Management*Water Potential	26.61	2	0.0123	<0.001
	Time	1540.00	1	0.7137	< 0.001
	Time <sup>2</sup>	242.00	1	0.1121	< 0.001
	Time*Water Potencial	14.01	2	0.0064	0.001
	Time*Manegement*Water Potential	41.54	3	0.0192	< 0.001
	Model	2076.90	12	0.9624	
	Residual	79.45	136	0.0368	
	<i>Total</i>		2157.50	149	



**Table 2.** Linear parameters of the starting germination rates of seeds from four species of columnar cacti under different management regimes of columnar cacti species in a gradient of water potential; where: W= wild; M= *in situ* management; and C= cultivated.

<b>Especie</b>	<b>Type of Management</b>	<b>0.0 MPa</b>	<b>-0.2 MPa</b>	<b>-0.4 MPa</b>
<i>Stenocereus pruinosus</i>	W	-3.138	-8.218	-10.038
	M	-3.936	-8.360	-7.940
	C	-2.662	-7.594	-9.422
<i>Polaskia chichipe</i>	W	-2.442	-3.566	-6.285
	M	-2.927	-4.330	-7.609
	C	-2.493	-3.869	-5.578
<i>Myrtillocactus schenckii</i>	W	-4.768	-6.736	-6.977
	M	-5.261	-6.138	-5.840
	C	-4.823	-6.242	-8.485
<i>Polaskia chende</i>	W	-2.740	-5.268	-6.858
	M	-3.665	-6.025	-7.710

**Table 3.** Linear parameters of germination rates throughout time of seeds of four species of columnar cacti species under different management regimes in a water potential gradient; where: W= wild; M= *in situ* management; and C= cultivated.

Specie	Type of management	0.0 MPa	-0.2 MPa	-0.4 MPa
<i>Stenocereus pruinosus</i>	W	0.697	0.886	0.801
	M	0.557	0.746	0.661
	C	0.522	0.711	0.626
<i>Polaskia chichipe</i>	W	0.202	0.312	0.283
	M	0.218	0.328	0.298
	C	0.196	0.306	0.276
<i>Myrtillocactus schenckii</i>	W	0.242	0.394	0.322
	M	0.242	0.394	0.322
	C	0.242	0.394	0.322
<i>Polaskia chende</i>	W	0.644	0.829	0.801
	M	0.6944	0.753	0.852

**Table 4.** Analysis of deviance for the effect of species, management, time and their interactions on the number of germinating seeds from four species of columnar cacti under different management type of management in treatments of water potential given by [PEG].

	<b>Factor</b>	<b>Deviance (<math>\sim x^2</math>)</b>	<b>d. f</b>	<b>r<sup>2</sup></b>	<b>P</b>
<b>0.0 MPa</b>	Specie	1742.00	3	0.439832	< 0.001
	Management	48.97	2	0.012364	< 0.001
	Specie*Management	44.03	5	0.011117	< 0.001
	Time	1349.00	1	0.340605	< 0.001
	Time <sup>2</sup>	193.30	1	0.048806	< 0.001
	Time*Specie	334.50	3	0.084457	< 0.001
	Time*Specie*Management	20.10	7	0.005075	0.005
	Time <sup>2</sup> *Specie	79.13	3	0.019979	< 0.001
	Model	3811.03	25	0.962220	
	Residual	150.28	339	0.037944	
	<i>Total</i>	3960.60	364		
<b>-0.2 MPa</b>	Specie	295.60	3	0.0703	< 0.001
	Management	21.60	2	0.0051	< 0.001
	Specie*Management	95.10	5	0.0226	< 0.001
	Time	2644.00	1	0.6294	< 0.001
	Time <sup>2</sup>	340.10	1	0.0809	< 0.001
	Time*Specie	525.50	3	0.1251	< 0.001
	Time*Specie*Management	76.95	7	0.0183	< 0.001
	Time <sup>2</sup> *Specie	56.49	3	0.0134	< 0.001
	Model	4055.34	25	0.96540	
	Residual	144.75	339	0.0344	
	<i>Total</i>	4200.60	364		
<b>-0.4 MPa</b>	Specie	1223.00	3	0.4743	< 0.001
	Specie*Management	249.80	7	0.0968	< 0.001
	Time	663.60	1	0.2573	< 0.001
	Time <sup>2</sup>	104.10	1	0.0403	< 0.001
	Time*Specie	269.40	3	0.1044	< 0.001
	Time <sup>2</sup> *Specie	17.35	3	0.0067	< 0.001
	Model	2527.25	18	0.9801	
	Residual	50.89	346	0.0197	
	<i>Total</i>	2578.40	364		

**Table 5.** Linear parameters of starting germination rates of four species of columnar cacti under a water potential gradient; where: W= wild; M= *in situ* management; and C= cultivated.

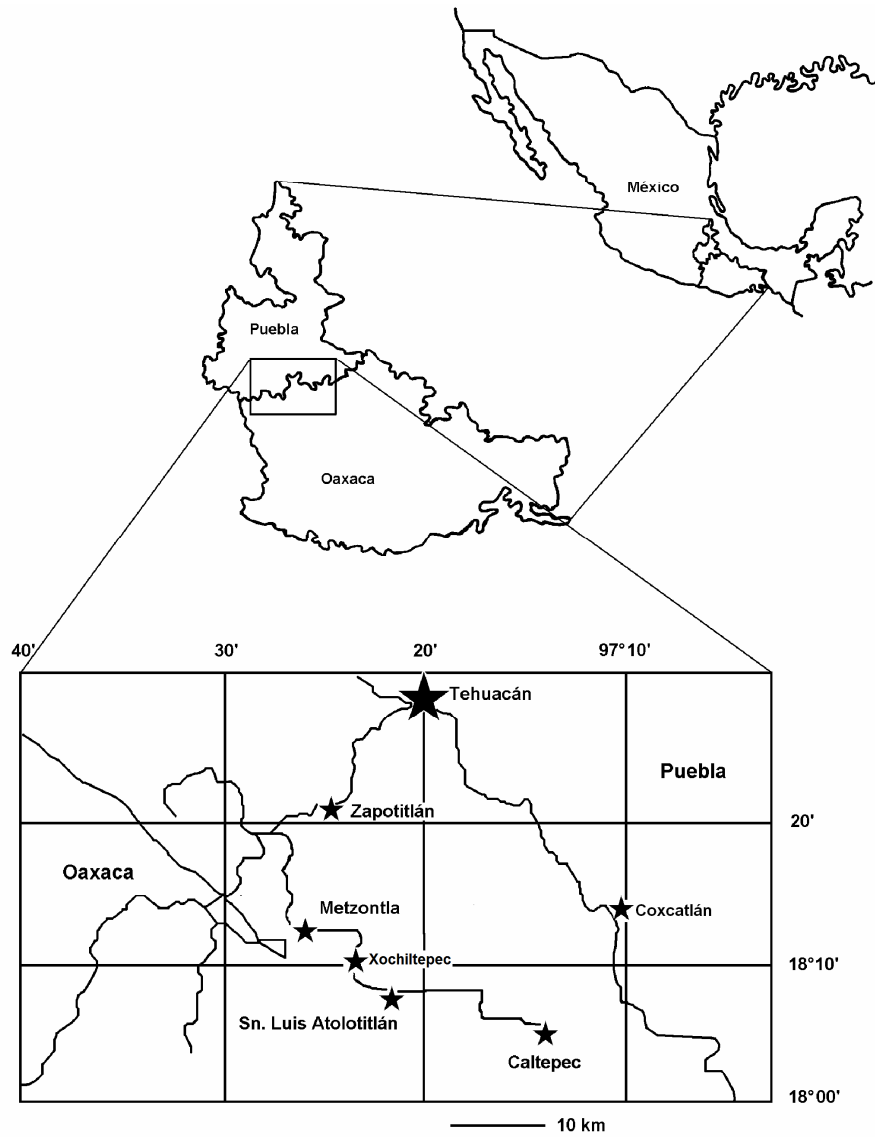
Specie		<i>S. pruinosus</i>	<i>P. chichipe</i>	<i>M. schenckii</i>	<i>P. chende</i>
	<b>Type of management</b>				
<b>0.0 MPa</b>	W	-2.574	-2.419	-4.391	-2.556
	M	-3.974	-2.982	-5.659	-3.273
	C	-2.729	-2.473	-5.110	
<b>- 0.2 MPa</b>	W	-8.464	-3.549	-6.868	-5.916
	M	-9.701	-4.276	-6.395	-5.964
	C	-10.303	-3.933	-5.942	
<b>- 0.4 MPa</b>	W	-8.345	-6.227	-6.977	-6.182
	M	-10.086	-7.112	-5.840	-6.416
	C	-8.337	-5.698	-8.486	

**Table 6.** Linear parameters of germination rates throughout time of seeds of columnar cacti species in a water potential gradient; where: W= wild; M= *in situ* management; and C= cultivated.

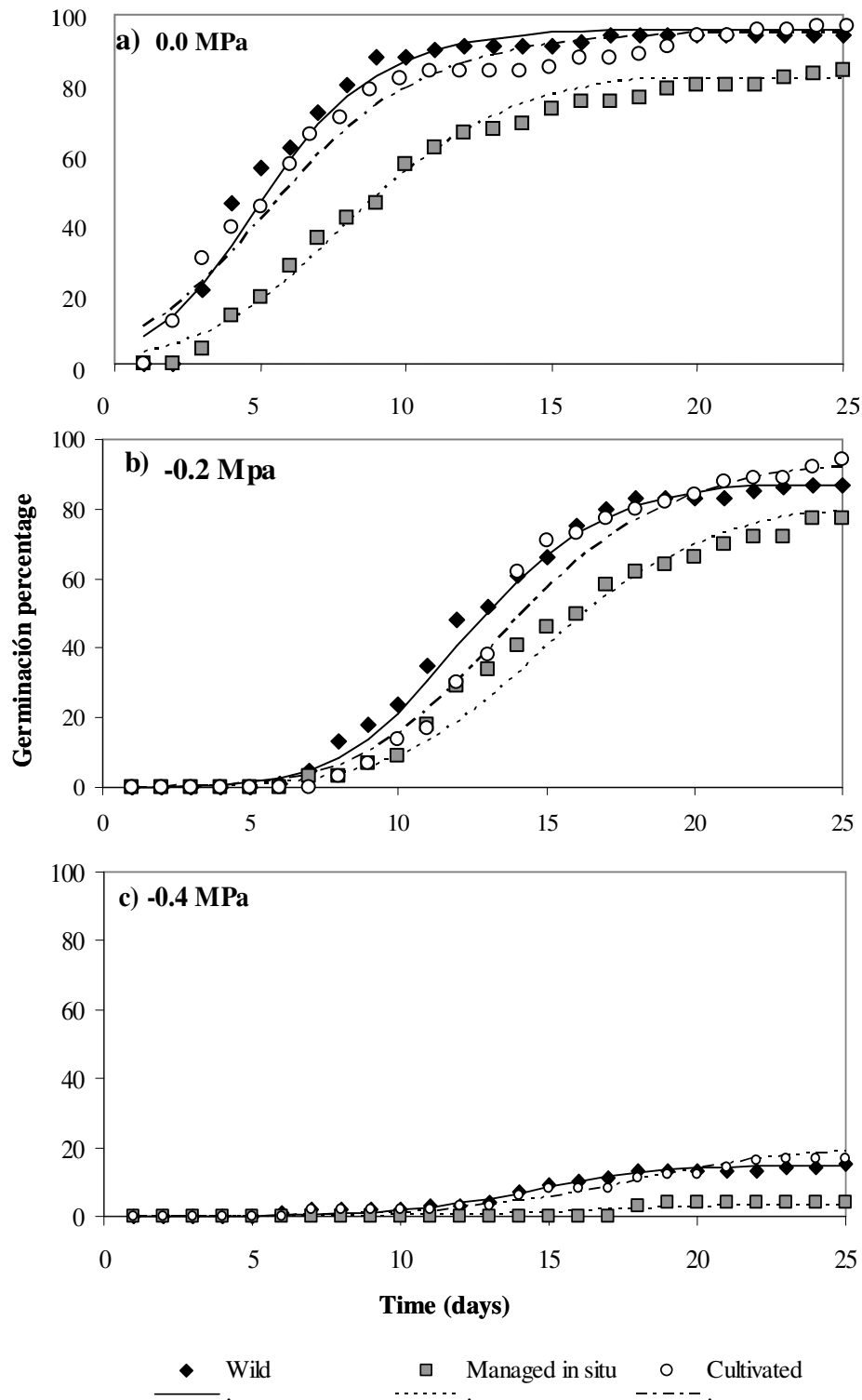
Specie		<i>S. pruinosus</i>	<i>P. chichipe</i>	<i>M. schenckii</i>	<i>P. chende</i>
	<b>Type of management</b>				
<b>0.0 MPa</b>	W	0.561	0.201	0.231	0.556
	M	0.554	0.221	0.259	0.590
	C	0.551	0.195	0.256	
<b>- 0.2 MPa</b>	W	0.926	0.312	0.399	0.886
	M	0.945	0.326	0.404	0.727
	C	1.027	0.308	0.383	
<b>- 0.4 MPa</b>	W	0.547	0.279	0.322	0.693
	M	0.547	0.279	0.322	0.693
	C	0.547	0.279	0.322	0.693

**Table 7.** Linear parameters of the maximum germination of seeds of columnar cacti species in a water potential gradient; where: W= wild; M= *in situ* management; and C= cultivated.

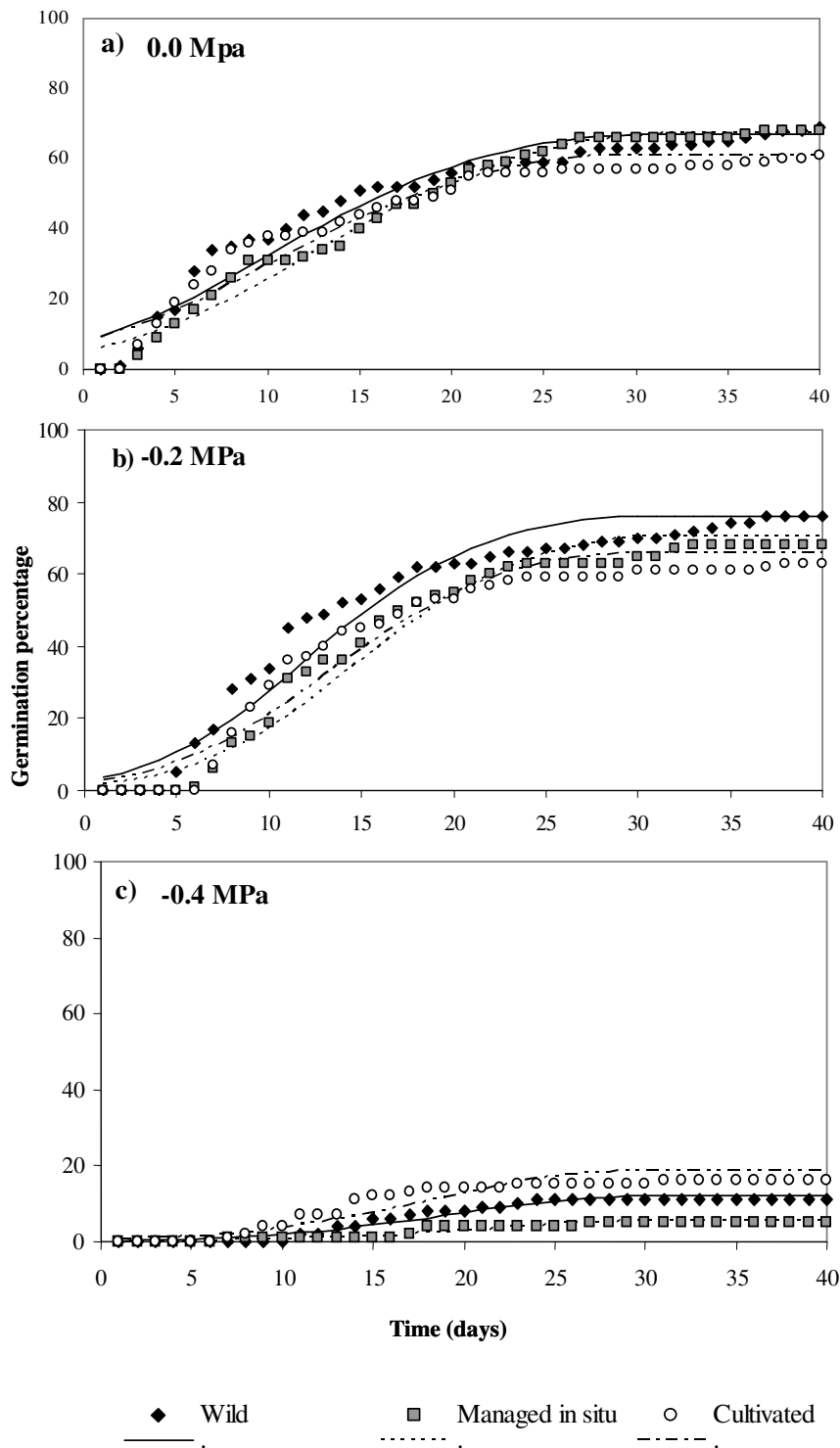
Specie	Type of management	<i>S. pruinosus</i>	<i>P. chichipe</i>	<i>M. schenckii</i>	<i>P. chende</i>
0.0 MPa	W	-0.066	-0.003	-0.003	-0.006
	M	-0.066	-0.003	-0.003	-0.006
	C	-0.066	-0.003	-0.003	-0.006
- 0.2 MPa	W	-0.020	-0.005	-0.005	-0.017
	M	-0.020	-0.005	-0.005	-0.017
	C	-0.020	-0.005	-0.005	-0.017
- 0.4 MPa	W	-0.011	-0.005	-0.005	-0.014
	M	-0.011	-0.005	-0.005	-0.014
	C	-0.011	-0.005	-0.005	-0.014



*Figure. 1* Study area where fruits of different species of columnar cacti were collected.

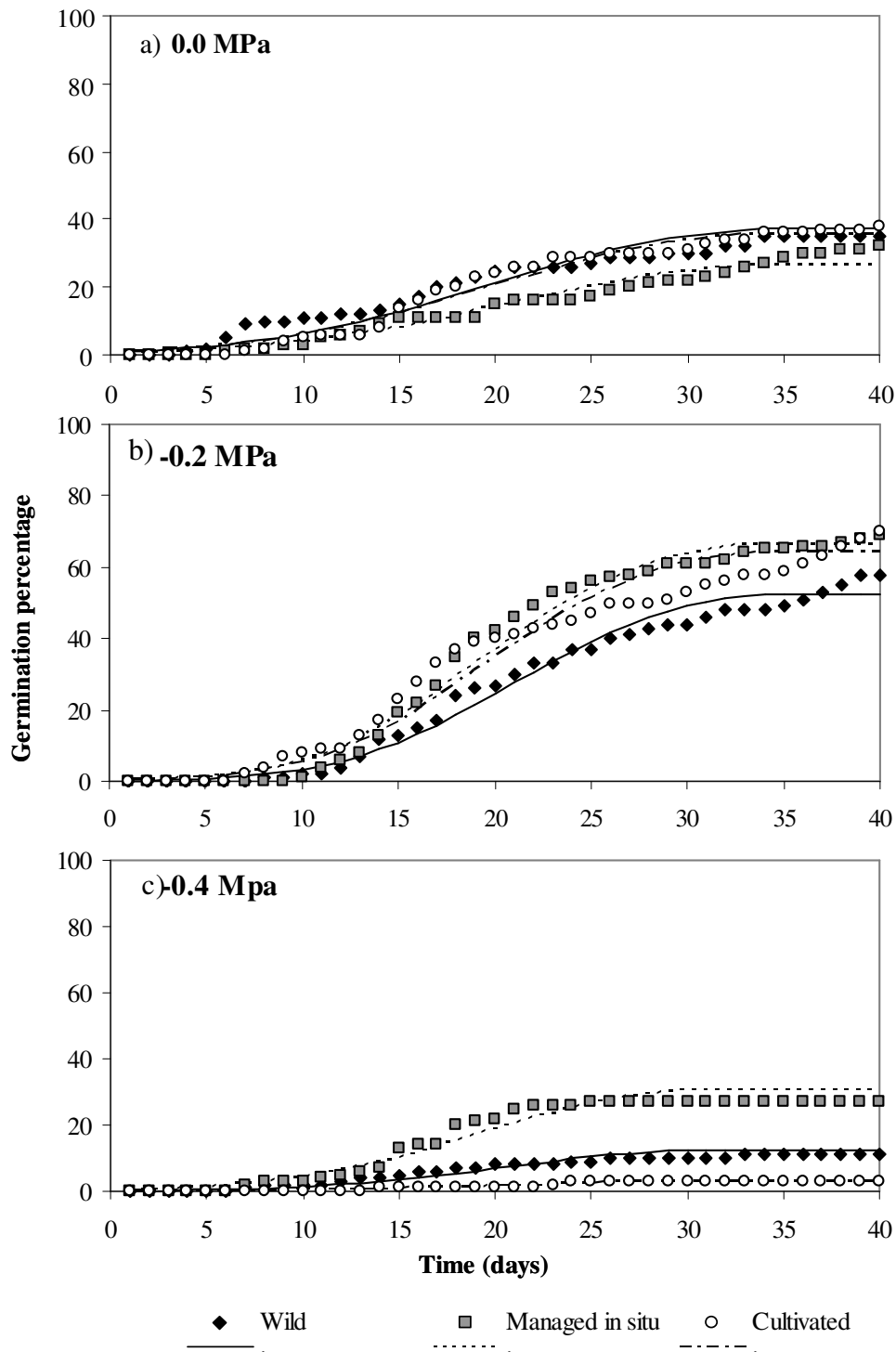


**Figure 2.** Fitted log-lineal models for seed germination of different populations of *S. pruinosus* under different management types and water potential treatments given by [PEG].

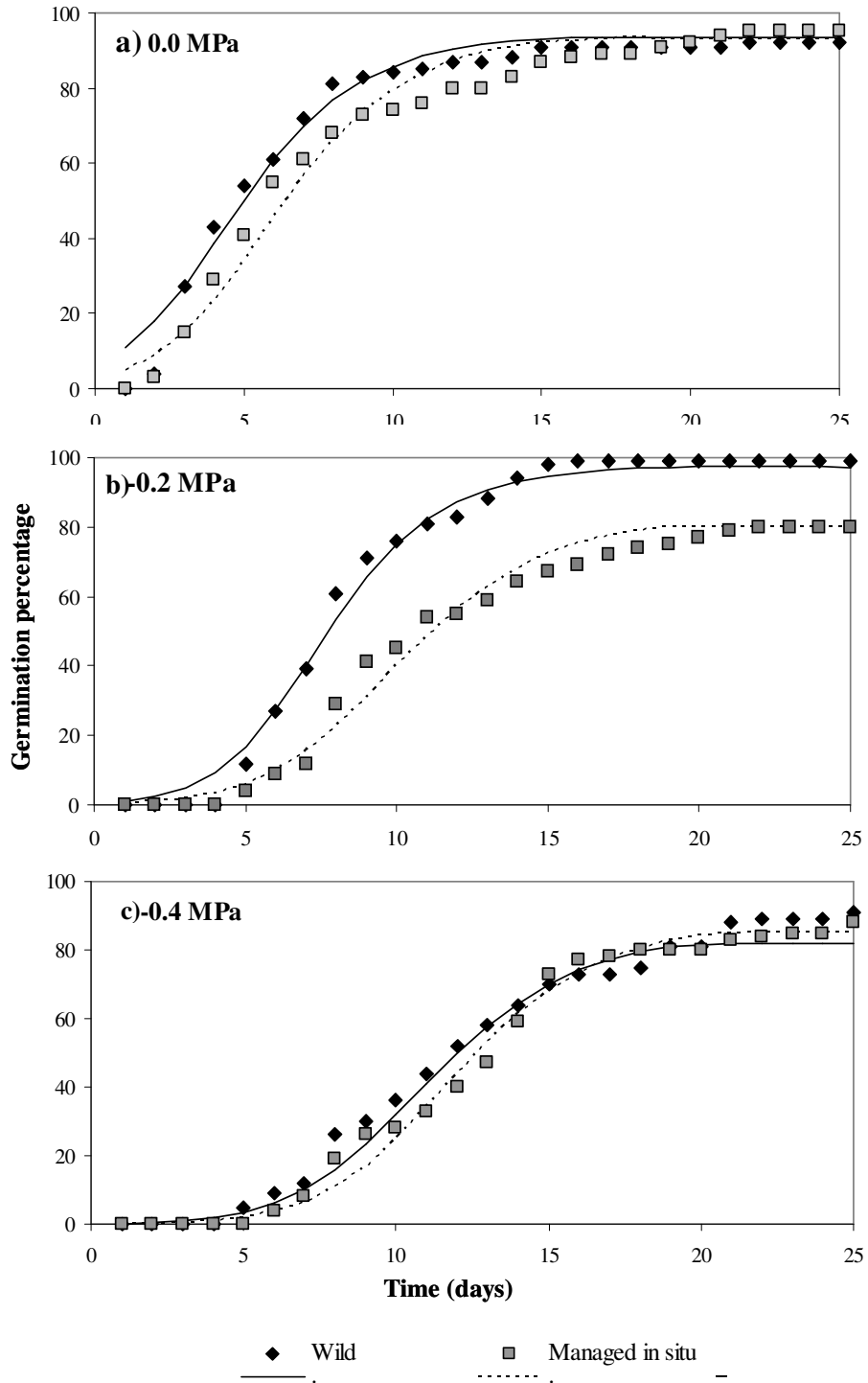


**Figure 3.** Fitted log-linear models for seed germination of different populations of *P. chichipe* under different management types and water potential treatments given by [PEG].

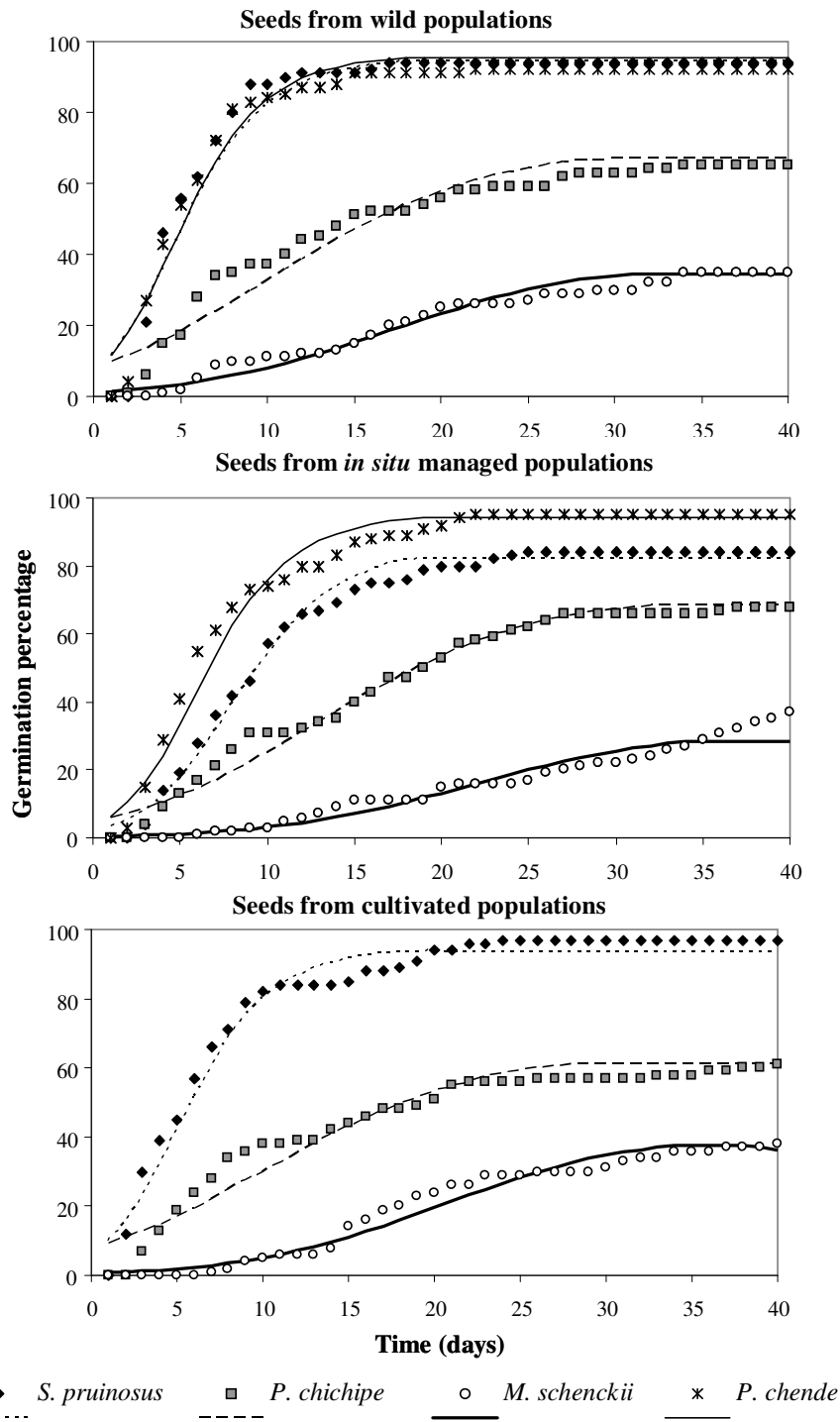




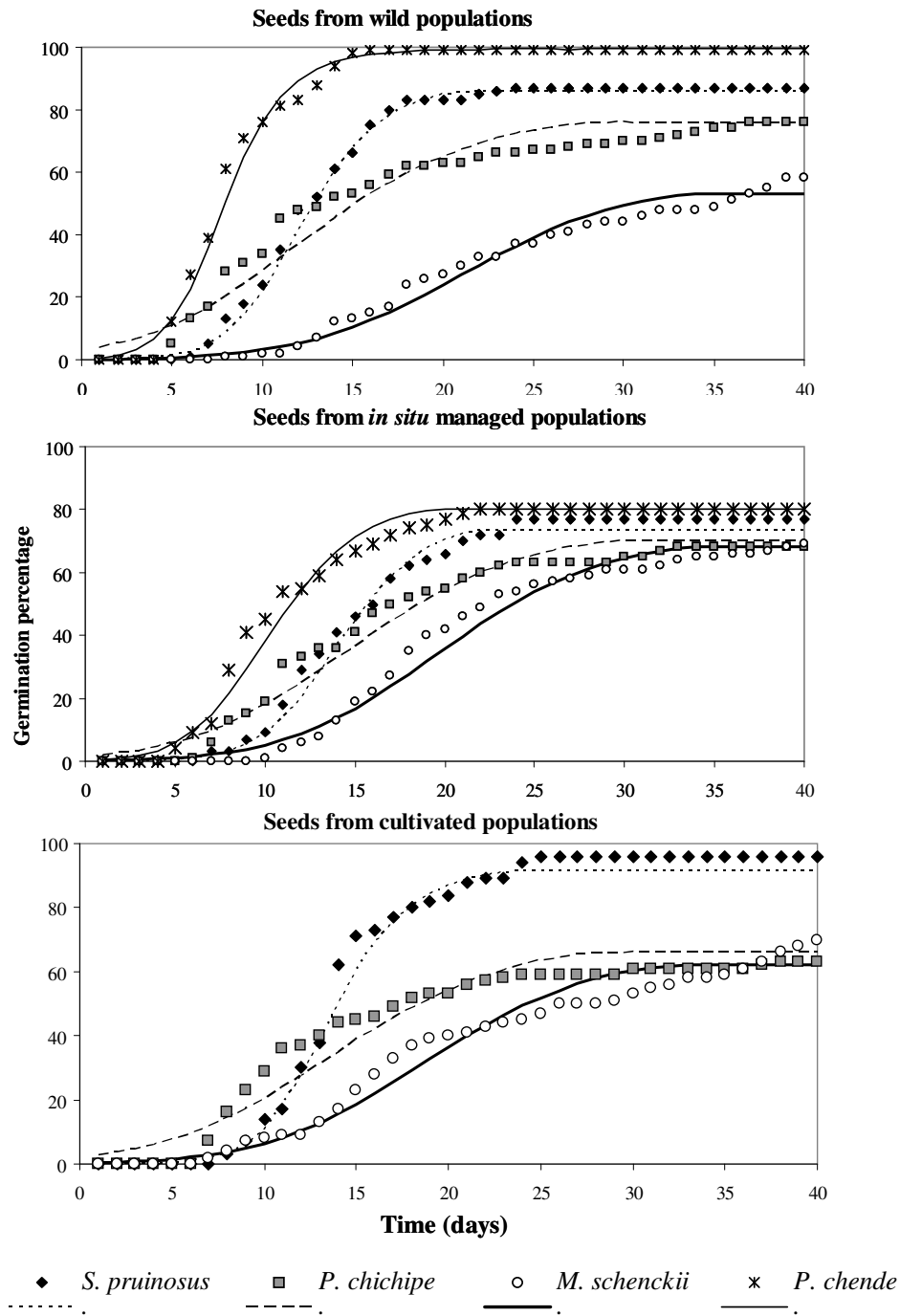
**Figure 4.** Fitted log-lineal models for seed germination of different populations of *M. schenckii* under different management types and water potential treatments given by [PEG].



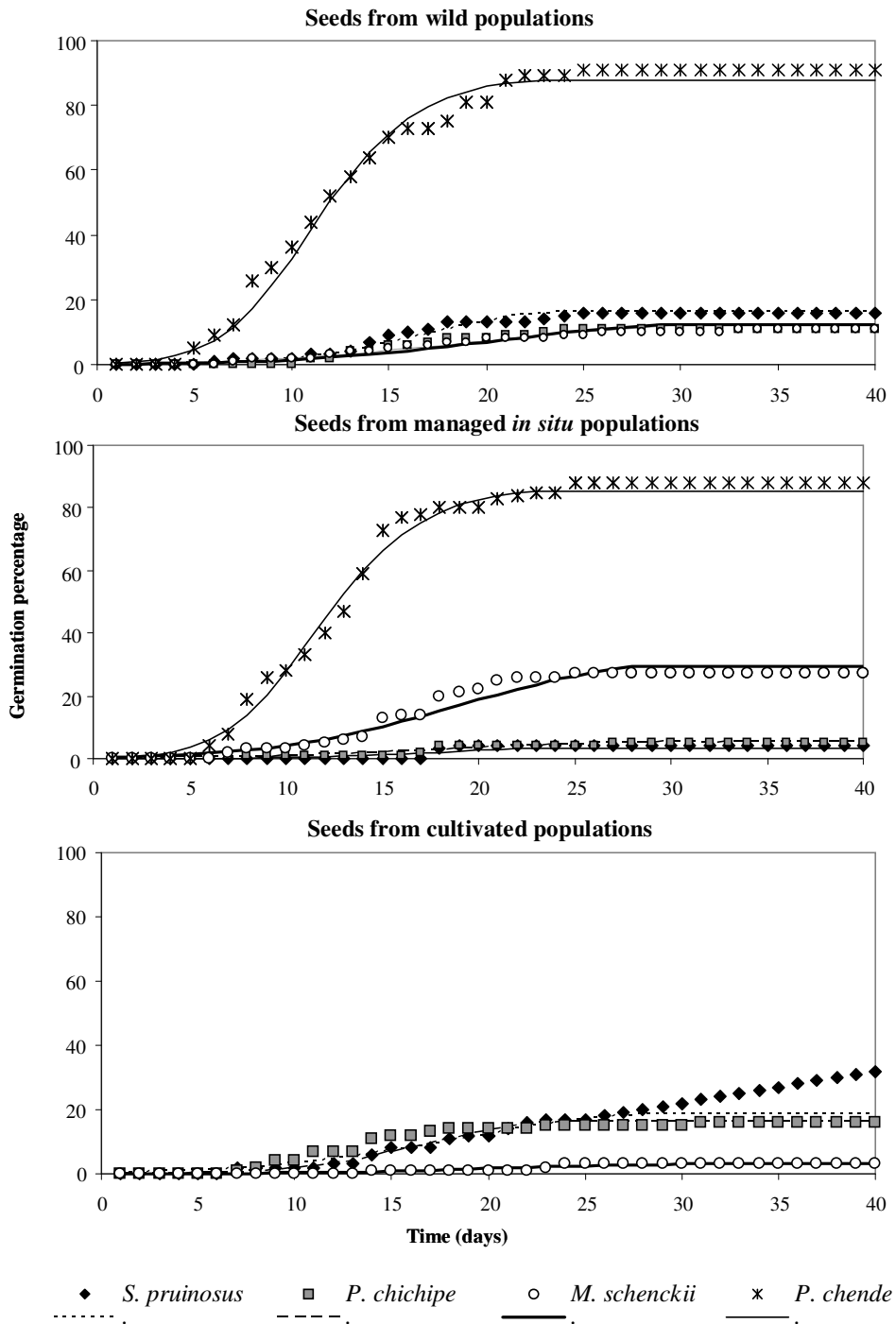
**Figure 5.** Fitted log-lineal models for seed germination of different populations of *P. chende* under different management types and water potential treatments given by [PEG].



**Figure 6.** Fitted log-linear models for seed germination of different columnar cacti species under a management gradient in a water potential 0.0 MPa.



**Figure 7.** Fitted log-lineal models for seed germination of different columnar cacti species under a management gradient in a water potential -0.2 MPa.



**Figure 8.** Fitted log-lineal models for seed germination of different columnar cacti species under a management gradient in a water potential -0.4 MPa.

### III. DISCUSION GENERAL

La hipótesis central de este estudio establecía posibles diferencias germinativas entre poblaciones silvestres, manejadas *in situ*, y cultivadas, con una mayor susceptibilidad de las semillas de plantas de poblaciones cultivadas a la disminución de humedad, en comparación con la que se esperaba en las semillas de plantas manejadas *in situ* y silvestres. Al estudiarse varias especies con diferente intensidad de manejo se esperaba que, si la domesticación está teniendo efecto significativo en la capacidad germinativa, las diferencias en las respuestas germinativas serían más marcadas en las especies más intensamente manejadas. Los resultados del estudio indican que la tasa de germinación fue afectada por el manejo en *S. pruinosus* y *P. chichipe*, pero no en *M. schenckii* y *P. chende*. Este patrón coincide con la predicción inicial en el sentido de que las especies bajo mayor intensidad de manejo presentarían cambios más notorios en el desempeño germinativo. Ciertamente, las especies más intensamente manejadas (*S. pruinosus*, *P. chichipe* y *M. schenckii*) son las más susceptibles a la disminución de humedad, pero esta diferencia parece ser independiente de la intensidad de manejo, pues las semillas de las poblaciones manejadas fueron igualmente afectadas que las semillas provenientes de las poblaciones silvestres en estas especies.

El desempeño germinativo de semillas de plantas cultivadas de *S. pruinosus* parecen reflejar con mayor claridad los cambios que generalmente determina el proceso de domesticación en otras especies cultivadas (Evans, 1993), pero al igual que en *S. stellatus* la reproducción vegetativa es la principal forma de reproducción de esta especie cuando es cultivada. Esto podría explicar por qué la selección artificial en esta especie parece no haber intervenido directamente sobre el desempeño germinativo de la semilla como en otras

especies de plantas cultivadas que son propagadas sexualmente.

En los diferentes tratamientos de potencial hídrico, las semillas de las poblaciones silvestres y cultivadas de *S. pruinosa* y *P. chichipe* germinaron más rápido y en mayor porcentaje que las semillas de las poblaciones manejadas *in situ*. Estos resultados no coinciden con los reportados previamente para *S. stellatus* por Rojas-Aréchiga *et al.* (2001) y para *P. chichipe* por Otero-Arnaiz *et al.* (2003), en los que bajo condiciones óptimas, las semillas de poblaciones cultivadas germinaron en mayor porcentaje y velocidad que las poblaciones silvestres. En estos últimos trabajos referidos, los autores han sugerido que el mayor porcentaje y velocidad de germinación de semillas de plantas cultivadas y manejadas *in situ* puede estar asociado a la selección artificial en favor de un incremento en el tamaño y peso de las semillas, así como a la selección por plántulas más vigorosas que ocasionalmente practican los campesinos (Casas *et al.*, 1999a). Para el caso de *S. pruinosa*, Luna (1999) ha reportado previamente en un estudio morfométrico que las semillas provenientes de poblaciones cultivadas también son significativamente más grandes que las que provienen de poblaciones silvestres. Por lo tanto, en esta especie la selección artificial podría estar determinando también de manera indirecta los patrones de germinación al seleccionar frutos de mayor tamaño con semillas de mayor tamaño y peso. Sin embargo, los resultados del presente estudio no son consistentes con esa explicación al no observarse diferencias en la germinación de semillas silvestres y cultivadas, mientras que las de poblaciones manejadas tuvieron un desempeño relativamente bajo. Este último caso, el de las semillas de poblaciones manejadas *in situ*, podría tener relación con el hecho reportado por Otero-Arnaiz *et al.* (2005a) y Casas *et al.* (2006) en el sentido de que las poblaciones manejadas *in situ* tienen relativamente mayor endogamia que las poblaciones silvestres y cultivadas. En otras palabras, la baja en el desempeño germinativo podría estar asociada a

una depresión por endogamia, pero esta es tan sólo una hipótesis que podría probarse en estudios posteriores.

De las especies estudiadas, *P. chende* es la que alcanzó la mayor tasa de germinación inicial y a través del tiempo, además es la menos afectada por la disminución de humedad. Esta parece ser la especie mejor adaptada a germinar en condiciones de baja disponibilidad de humedad. Adicionalmente, es notorio que no existen diferencias asociadas al manejo. Este resultado era esperado pues *P. chende* es la especie que recibe menos manejo de todas las especies analizadas en este estudio. De manera similar a este resultado, los análisis morfológicos de Cruz y Casas (2002) muestran que en esta especie las diferencias entre las poblaciones silvestres y las manejadas son menos marcadas que en otras especies bajo mayor intensidad de manejo; es decir el proceso de divergencia morfológica así como en el comportamiento germinativo entre poblaciones silvestres y manejadas es incipiente.

Las diferencias morfológicas y genéticas (en un sólo caso) encontradas en *S. pruinosus* (Luna, 1999), *P. chichipe* (Carmona y Casas, 2006; Otero-Arnaíz, 2005) y *P. chende* (Cruz y Casas, 2002) entre las poblaciones silvestres y manejadas, como lo sugieren los autores parece ser el resultado de la continua selección artificial sobre las poblaciones manejadas *in situ* y cultivadas, sin embargo, este efecto está siendo contrarrestado por factores como el elevado flujo génico vía polen existente entre las poblaciones para los casos de *P. chichipe* y *P. chende* (Otero-Arnaíz *et al.*, 2003; 2005; Cruz y Casas, 2002), además de la simpatria de sus poblaciones.

El restringido flujo génico dentro de las poblaciones tiene como resultado la agrupación espacial de genotipos, eso puede ser establecido después de pocas generaciones (Epperson, 1995). En especies de bosques tropicales (Hamrick *et al.*, 1993; Boshier *et al.*, 1995) y templados (Schnabel *et al.*, 1991; Dow y Ashley, 1996; Latta y Mitton, 1997; Ledig, 1998)



se ha reportado que la dispersión vía polen es a menudo el mayor contribuyente al flujo génico; sin embargo, la estructura genética espacial es principalmente el resultado de la limitada dispersión de semillas. En el caso de las cactáceas columnares parece haber una elevada dispersión de semillas al ser éstas dispersadas por pájaros, murciélagos y humanos (Casas *et al.*, 1999b), pero las semillas probablemente sean sometidas a presiones posdispersión, tales como la remoción y la depredación. Otra razón que podría estar determinado las divergencias morfológicas y genéticas podría ser resultado del bajo desempeño germinativo de las semillas de poblaciones manejadas *in situ* y cultivadas en ambientes silvestres en comparación con las semillas provenientes de estos mismos hábitats. Sin embargo, esto último no ha sido estudiado a profundidad, y este estudio no cuenta con los elementos suficientes para probarlo.

En este estudio cada especie tiene respuestas específicas a los diferentes potenciales hídricos probados y diferentes capacidades para soportar las variaciones en esta variable. La selección artificial parece haber afectado muy poco o nada las respuestas germinativas y las diferencias encontradas en las poblaciones manejadas *in situ* podrían asociarse más a una depresión por endogamia que a adaptaciones locales a ambientes alterados.

Los resultados de este estudio constituyen un avance en el entendimiento de los patrones de germinación de las cactáceas columnares y de cómo responden éstos a la intensidad de manejo y de selección artificial. En general, como especies resisten diferencialmente a las condiciones de sequía, pero, de acuerdo con la intensidad de manejo, las poblaciones más intensamente manejadas no difieren claramente con respecto a las poblaciones silvestres. Sin embargo, es necesario aún hacer pruebas de germinación en condiciones de laboratorio controlando otras variables (luz, temperatura, calidad de suelos, entre los más importantes) que podrían ser relevantes para determinar un comportamiento

diferencial de las semillas de acuerdo con su manejo. También son importantes experimentos en campo, dentro de ambientes silvestres, manejados y cultivados reales, pues en estos sitios las condiciones de humedad además de los factores mencionados arriba podrían influir a la germinación. Pero también es de gran importancia analizar comparativamente el desempeño de las plántulas en el establecimiento, pues aunque las diferencias en la germinación no parecen ser claras hasta el presente estudio, sí podrían serlo las capacidades de establecimiento de las plántulas. También sería deseable incluir un mayor número de especies tratando de representar los más posibles las distintas adaptaciones a condiciones naturales y artificiales de este grupo de plantas. Los experimentos de campo permitirían discernir qué tan diferentes pueden ser las respuestas de germinación y del establecimiento de plántulas de las diferentes poblaciones de cactáceas columnares y entender cómo y qué tanto afectan a estos procesos el manejo humano a través de la selección artificial además de poder comprender como se han llevado a cabo los procesos de domesticación.

## BIBLIOGRAFÍA

- Boshier, D. H., Chase, M. R. y Bawa, K.S. 1995. Population genetics of *Cordia alliodora* (Boraginaceae), a neotropical tree. 3. Gene flow, neighbourhood, and population substructure. *American Journal of Botany* 82: 484–490.
- Casas, A., Caballero, J. y Valiente-Banuet, A. 1999a. Use, management and domestication of columnar cacti in south central México: a historical perspective. *Journal of Ethnobiology* 19: 71-95.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A. y Dávila, P. 1999b. Morphological variation and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 522-533.
- Casas, A., Cruse-Sanders, J., Morales, E., Otero-Arnaiz, A. y Valiente-Banuet, A. 2006. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15: 879–898.
- Carmona, A., y Casas, A. 2006. Management, phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 60: 115-132.
- Cruz, M. y Casas, A. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51:561-576.
- Dow, B. y Ashley, M. 1996. Microsatellite analysis of seed dispersal and parentage of saplings in bur oak, *Quercus macrocarpa*. *Molecular Ecology* 5: 615–627
- Epperson, B. K. 1995 Spatial distributions of genotypes under isolation by distance. *Genetics* 140: 1431–1440
- Evans, L.T. 1993. Crop yields and world food supply. En: Evans L (ed) *Evolution, Adaptation and Yield*. Cambridge University Press, USA, pp 32-61.
- Hamrick, J.L., Murawski, D.A. y Nason, J.D. 1993. The influence of seed dispersal mechanisms on the genetic structure of tropical tree populations. *Vegetatio* 107/108:281–297.

- Latta, R.G. y Mitton, J. B. 1997. A comparison of population differentiation across four classes of gene marker in limber pine (*Pinus flexilis* James). *Genetics* 146: 1153–1163.
- Ledig, F. T. 1998. Genetic variation in *Pinus*. En: Richardson DM (ed) *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 251–280.
- Luna, C. 1999. *Etnobotánica de la Pitaya Mixteca (Pachycereae)*. PhD, Colegio de Posgraduados, México.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Bartola, C., Pérez-Negrón, E., Valiente-Banuet, A. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central México: Reproductive Biology. *American Journal of Botany* 4: 593–602.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Hamrick, J.L. 2005. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe* an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* 14: 4313–4322.
- Rojas-Aréchiga, M., Casas, A. y Vázquez.Yañes, C. 2001. Seed germination on wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 49: 279–287.
- Schnabel, A., Laushman, R. H., Hamrick, J.L. 1991 Comparative analysis of population genetic structure of two co-occurring tree species, *Maclura pomifera* (Moraceae) and *Gleditsia triacanthos* (Leguminosae). *Heredity* 67: 357–364.