



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

POSGRADO EN CIENCIAS  
BIOLÓGICAS

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *MYRTILLOCACTUS*  
*SCHENCKII* (J.PURPUS) BACKEB. (CACTACEAE) EN  
POBLACIONES SILVESTRES Y MANEJADAS  
DEL VALLE DE TEHUACÁN-CUICATLÁN, MÉXICO.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE

MESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

BIOLOGÍA AMBIENTAL

PRESENTA

BIOL. FERNANDO ORTIZ AGUILAR

DIRECTOR DE TESIS

DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ

MORELIA MICHOACÁN.

JUNIO 2009.



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.

## RECONOCIMIENTOS A LOS APOYOS RECIBIDOS.

Al posgrado en Ciencias Biológicas, el Consejo Nacional para la Ciencia y la Tecnología (CONACyT) y a la Dirección General de estudios de Posgrado DGEP por el apoyo económico otorgado a través de las becas para la realización de mis estudios de posgrado.

A las siguientes instituciones y programas por el financiamiento otorgado para la realización de este proyecto. Programa de apoyo a proyectos de Investigación e innovación Tecnológica (PAPIIT), por medio de los proyectos “Bases ecológicas para el Aprovechamiento y Conservación de Recursos Vegetales en las zonas Áridas del Valle de Tehuacan-Cuicatlán” (IN220005) y “Manejo y Conservación *in situ* de los recursos vegetales de zonas áridas de México; un enfoque ecológico y etnobotánico” (IN219608). Fondos Sectoriales SEMARNAT-CONACyT por apoyar el proyecto “Recursos Genéticos de México: manejo *in situ* y Bioseguridad” (2002-C1-0544). El Royal Botanic Gardens, Kew, que apoyo el proyecto “Integral Study of the columnar cato of the Tehuacan-Cuicatlán biosphere Reserve”.

Agradezco a mi tutor Dr. Alejandro Casas Fernández, a la Dra. Kathryn Elizabeth Stoner Smith, y el Dr. Alfonso Valiente Banuet, miembros de mi comité tutorial por sus comentarios y aportaciones. Al Dr. Pedro Luis Valverde Padilla y el Dr. Erick de la Barrera Montpellier, miembros del jurado por sus valiosas aportaciones en el desarrollo final de este trabajo.

## AGADECIMIENTOS

Al Dr. Alejandro Casas por su apoyo y comprensión gracias.

Al técnico Edgar Pérez-Negrón Souza. Por su invaluable apoyo en el trabajo de campo y asistencia en el laboratorio.

A mis compañeros de laboratorio y campo y compartieron largas jornadas de trabajo. Muchas gracias: América Delgado, Eva Ruiz, José Blancas, Susana Guillén, Ignacio Torres, Ana Isabel Moreno, Fabiola Parra, Selene Rangel.

A mis padres y hermanos por el apoyo recibido.

A los Ingenieros Heberto Ferreira Medina, Alberto Valencia y su equipo de trabajo por su apoyo para resolver los problemas de computo y las telecomunicaciones.

A la comunidad de San Luis Atolotitlán, autoridades ejidales y municipales.

## ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
CAPITULO I	
Introducción general	5
Literatura citada	14
CAPITULO II	
Pollination biology of <i>Myrtillocactus schenckii</i> (J.Purpus) Backeb. (Cactaceae) in wild and managed populations of the Tehuacán- Cuicatlán Valley, central México.	19
CAPITULO III	
Discusión General	51
Conclusiones	56
Bibliografía	57

## ÍNDICE DE TABLAS

Table 1. Timing of flower anthesis of *M. schenkii* in spring and winter 41

Table 2. Fruit set and seed production in experimental treatments  
of pollination among wild, silviculture and cultivated populations  
of *M. schenkii*. 42

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figure. 1. Location of San Luis Atolotitlán within the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve and the wild, silviculture, and cultivated populations of *Myrtillocactus schenckii* studied. 45
- Figure. 2. Blooming and fruit production of the populations of *M. schenckii* studied. (a) proportion of open flowers with respect to the total number of phenological parts, (b) average number of fruits per individual plant per population. 46
- Figure. 3. Nectar production over time during anthesis of flowers of *M. schenckii*. 47
- Figure. 4. Average number of visits in the populations studied. 48
- Figure. 5. Frequency of insect visits over time to flowers of *M. schenckii* 49
- Figure. 6. Duration of insect visits recorded in the populations studied. 50

## Resumen

*Myrtillocactus schenckii* es un cactus columnar que se distribuye en las zonas semiáridas del centro de México, particularmente el Valle de Tehuacán y los Valles Centrales de Oaxaca. Es dominante en bosques de cactáceas columnares denominados “garambullales”. En el Valle de Tehuacán la gente cosecha los frutos de *M. schenckii* en poblaciones silvestres, pero también la cultiva junto con otras siete especies de cactus en los traspatios de sus casas. Los pobladores practican además un manejo silvícola, dejando en pie a individuos de esta especie en sistemas agroforestales. El cultivo y el manejo silvícola involucran selección artificial, pues dejan en pie selectivamente individuos con características deseables como mayor tamaño y producción de los frutos. Se estudiaron de manera comparativa poblaciones silvestres, cultivadas y bajo manejo silvícola de *M. schenckii* con el fin de analizar si el manejo humano ha determinado cambios en la fenología, en la biología floral, en los sistemas de cruzamiento y en la afluencia de visitantes florales. Se contaron mensualmente los números de flores y frutos en muestras de individuos por población; se filmaron y observaron directamente muestras de flores para analizar los horarios de los eventos durante la antésis, así como el número y duración de visitas de visitantes florales; se analizaron los sistemas de cruzamiento (autopolinización y polinización cruzada) en muestras de flores por población, analizando su eficacia en la producción de frutos y semillas. El estudio fenológico reveló que las tres poblaciones traslapan su temporada de floración, pero el pico de floración de las poblaciones cultivadas y manejadas *in situ* se presenta en diciembre, mientras que en las poblaciones silvestres en febrero. La duración de la antésis fue similar en todas las poblaciones, cerca de



11 h en primavera, y de 11 a 29 h en invierno. Mediante observaciones directas y videofilmaciones se encontraron diferencias en las visitas de los visitantes florales en las tres poblaciones. *Xilocapa mexicanorum* es el visitante más frecuente de las flores de la población cultivada, mientras que *Plabeia mexicana* lo es en las poblaciones silvestre, mientras que la población bajo manejo silvícola recibe sobre todo visitas de *Apis mellifera* y de *Tabanus* sp. La polinización natural fue más exitosa en la población cultivada (83.33% de frutos,  $87.2 \pm 7.75$  semillas por fruto) que en la silvestre (40% de frutos,  $68.6 \pm 13.9$  semillas por fruto) y poco exitosa en la población bajo manejo silvícola (26.66% de frutos,  $65.7 \pm 16.5$  semillas por fruto), posiblemente debido al mayor número de visitas de *X. mexicanorum*, que fueron significativamente más abundantes en las áreas cultivadas. La autopolinización fue más frecuente en la población cultivada (23.33% frutos,  $53 \pm 13.1$  semillas por fruto), en comparación con las otras poblaciones (3.33% frutos en la población silvestre y 10% en la población bajo manejo silvícola, pero sólo de 1 a 5 semillas por fruto). Los resultados sugieren que la selección artificial ha influido modificaciones al sistema de cruzamiento, posiblemente debido al favorecimiento de individuos más productivos. Posiblemente el grado de perturbación de los ambientes ha influido en las diferencias fenológicas y en los tipos de visitantes y frecuencias de visita de éstos a las flores de las distintas poblaciones que se registraron en este estudio. Estas diferencias, así como el éxito distintivo de la autopolinización en la población cultivada podrían limitar el flujo de polen entre las poblaciones silvestres y cultivadas de *M. schenckii*.

**Palabras clave:** Biología de la polinización; cactáceas columnares; domesticación; *Myrtillocactus schenckii*; Valle de Tehuacán.

## **Abstract**

*Myrtillocactus schenckii* is a columnar cactus that occurs wild in thorn-scrub forests of central Mexico. In the Tehuacán-Cuicatlán Valley this species is dominant in the vegetation called “garambulla”. People of this region gather fruits of *M. schenckii* in wild populations, but it is also cultivated along with other seven species of columnar cacti in home gardens. In addition, local people practice silvicultural management by let standing individual plants of this species when wild vegetation is cleared for establishing traditional agricultural fields. Both cultivation and silvicultural management involve artificial selection favoring survival of individual plants showing desirable features such as size, flavor and productivity of fruits. Aspects of reproductive biology of wild, silvicultural managed and cultivated populations were studied comparatively in order to analyze whether the human management has determined changes in phenology, floral biology, pollination and breeding systems. The phenological study revealed an overlap in blooming seasons of all populations. Blooming seasons of all populations overlap but flowering peak of managed populations occurs in December whereas in the wild it occurs in February. Flower and fruit production was markedly higher in cultivated population. Anthesis duration was similar in all populations, but it was found that it was completed in nearly 11 hours in spring, but in 11 to 29 hours in winter. Direct observations and video films allowed identifying differences in patterns of flower visiting and visitors among populations. *Plabeia mexicana* was the most frequent visitor of flowers in the wild population and partially also in the silvicultural managed population, which was mainly visited by *Apis mellifera* and a horsefly species (Diptera). *Xilocapa mexicanorum* was the most frequent visitor of flowers of cultivated

individual plants. The unmanaged natural pollination treatments were more successful in cultivated plants (83.33% of fruits and  $87.2 \pm 7.75$  seeds per fruit) than in wild (40% of fruits and  $68.6 \pm 13.9$  seeds per fruit) and silvicultural managed (26.66% of fruits and  $65.7 \pm 16.5$  seeds per fruit) populations, possibly due to the higher frequency of visits of *Xilocapa mexicanorum* to flowers of cultivated individual plants. *X. mexicanorum* was the most effective pollinator of flowers of *M. schenckii* recorded in this study. Out-crossing was the most successful breeding system in all populations, the highest success having been recorded in the wild population (80%), but differences with the managed and cultivated populations could be due to experimental deficiencies. However, self-pollination was detected in all populations with the highest levels occurring in cultivated plants (23.33% fruits and  $53 \pm 13.1$  seeds per fruit), compared with the other populations (3.33% fruits in the wild population and 10% in the population under silvicultural management, but producing only 1 to 5 seeds per fruit). These results suggest that artificial selection has influenced modifications to the breeding system of cultivated individual plants, possibly due to selection favoring more productive individual plants. The human perturbation of environments has apparently influenced the differences in phenology and frequency and type of flower visitors among populations documented in this study. These differences, along with the distinctive success of self-pollination in the cultivated population could be limiting pollen flow between wild and cultivated populations of *M. schenckii*.

**Key words:** columnar cacti; domestication; garambullo, *Myrtillocactus schenckii*; pollination biology; Tehuacán Valley.



# CAPITULO I

## Introducción General

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán es una de las regiones áridas y semiáridas con mayor diversidad florística y riqueza de especies de cactáceas en México (Valiente-Banuet *et al.*, 2000). Es además un área con una historia cultural de más de 10,000 años (MacNeish, 1967), donde coexisten en la actualidad siete grupos étnicos indígenas (nahuas, popolocas, mixtecos, ixcatecos, mazatecos, cuicatecos y chinantecos), los cuales constituyen cerca de 30% de los 650,000 habitantes de esa región (Casas *et al.*, 2001).

Estudios arqueológicos durante la década de los 60's documentaron en el Valle de Tehuacán una larga historia de interacción entre plantas y humanos, encontrando evidencia de prácticas de manejo y de domesticación de plantas, de las más antiguas del Continente Americano (MacNeish, 1967). Estos estudios sugieren que en el Valle de Tehuacán las cactáceas columnares junto con varias especies de nopales, biznagas, agaves y pochotes fueron algunos de los principales recursos utilizados por los humanos durante la prehistoria. En excavaciones realizadas en cuevas, Smith (1967) encontró numerosos restos de cactáceas columnares, en tanto que Callen (1967) reportó semillas de nopales y otras cactáceas en coprolitos humanos, indicando que estas plantas fueron parte de la dieta de la gente desde la fase El Riego (8 500-7 000 años A. P.).

De manera complementaria, diversos estudios etnobiológicos indican que en el presente esta región también es una de las áreas con mayor riqueza de conocimientos y tecnologías indígenas para el manejo de los recursos

bióticos de México (Casas *et al.*, 2001, 2008; Lira *et al.* 2009). Se han documentado más de 1600 especies de plantas utilizadas, de las cuales cerca de 500 reciben algún tipo de manejo. Casas *et al.* (2008) encontraron que cerca de 120 especies nativas coexisten con variantes cultivadas o manejadas bajo distintos sistemas, entre ellas 14 especies de cactáceas columnares, las cuales continúan siendo un importante grupo de recursos para la subsistencia campesina (Casas *et al.* 1999).

Diversos estudios indican que en Valle de Tehuacán la gente aprovecha las 20 especies cactáceas columnares que se encuentran presentes, que existen formas de manejo silvícola en 14 de ellas y que se cultivan 8 de éstas (Casas *et al.* 1999a; Casas y Barbera 2002). Tanto el manejo silvícola como el cultivo involucran selección artificial y en algunas especies esta selección ha tenido impacto sobre patrones morfológicos, diversidad y estructura genética, germinación y biología reproductiva, por lo que se ha hipotetizado que estas plantas se encuentran en un proceso de domesticación (Casas *et al.* 1999b, 1999c, 2006, Otero-Arnaiz *et al.* 2005a, 2005b).

La domesticación es un proceso evolutivo en el que la selección artificial es la principal fuerza que determina cambios (Darwin 1859). Ésta opera favoreciendo diferencialmente parte de la variabilidad morfológica y fisiológica que existe en las poblaciones de organismos que manejan los seres humanos de acuerdo con sus preferencias culturales, tecnológicas y socio-económicas. Bajo selección artificial generalmente se favorecen características de los organismos que son deseables para los seres humanos, buscando mejorar las cualidades de las plantas utilizadas (Zohary 1984; Harlan 1992). Y este proceso artificial puede involucrar cambios en las frecuencias de los genotipos

en las poblaciones de organismos sobre las que opera y determinar así divergencias entre poblaciones silvestres y manejadas (Harlan 1992).

Las 20 especies de cactáceas columnares mencionadas se usan en el Valle de Tehuacán como leña, forraje, material de construcción y cercas vivientes, pero sobre todo son importantes recursos alimenticios (Casas *et al.* 1999a). Con las cactáceas columnares la gente lleva a cabo las siguientes prácticas de manejo: (1) recolectan los frutos y otras partes útiles de las poblaciones silvestres, (2) cuando abren nuevos campos de cultivo o perturban la vegetación con algún propósito, toleran los individuos con características deseables (principalmente el sabor y tamaño del fruto, el grosor de la cáscara y la cantidad de espinas), y (3) cultivan en los huertos y solares a ocho de estas especies (Casas *et al.* 1999). Entre las especies más aprovechadas y que presentan las tres formas de manejo mencionadas se encuentra *Myrtillocactus schenckii* (J.A. Purpus) Britton y Rose (Casas *et al.* 1999a, 2001; Blancas, 2007), y esta información constituye un indicador de la importancia cultural que tiene esta planta para la gente que la aprovecha.

El estudio de la biología reproductiva en plantas domesticadas y sus parientes silvestres es de gran importancia para evaluar si existe flujo de genes entre poblaciones silvestres y manejadas y, en su caso, determinar si existen barreras de aislamiento reproductivo entre las poblaciones (Ellstrand 2003; Otero-Arnaiz *et al.* 2005b). En cactáceas columnares los estudios de Casas *et al.* (1999c), Cruz y Casas (2003), Otero-Arnaiz *et al.* (2003) y Oaxaca-Villa *et al.* (2006) han estado dirigidos a analizar cómo es la reproducción en poblaciones silvestres y manejadas y analizar si ocurre flujo de polen entre éstas, así como a identificar limitantes en la producción de frutos o semillas en



tales contextos ambientales. Estos estudios también pueden ser de utilidad para planear estrategias de conservación. En el caso de las cactáceas este tema es particularmente importante ya que la mayoría de las especies presenta flores que están íntimamente relacionadas con animales como abejas, esfíngidos, colibríes y murciélagos (Grant y Grant, 1979; Gibson y Nobel, 1986, Valiente-Banuet *et al.*, 1996) y en los programas de conservación es imprescindible tomar en cuenta el mantenimiento de los mutualismos polinizador-planta. Asimismo, ya que la polinización y los sistemas de cruzamiento influyen en la estructura genética de las poblaciones, es necesario realizar los estudios que permitan abordar los aspectos de la genética de las poblaciones y al mismo tiempo su impacto sobre los procesos evolutivos que operan en los procesos de domesticación (Casas *et al.* 2007).

Estudios previos (Casas *et al.*, 1999a, 2003, 2007) indican que no todas las especies de cactáceas columnares son igualmente manejadas, sino que algunas lo son más o menos intensamente dependiendo de su ciclo de vida, la viabilidad y facilidad de su manejo, así como de su abundancia en poblaciones naturales (Casas *et al.* 1999a). Estos estudios sugieren que existe un gradiente de intensidad de manejo, siendo las especies más intensamente manejadas en Tehuacán *Stenocereus stellatus* y *S. pruinosus*, las cuales tienen un crecimiento relativamente más rápido, fáciles de manejar mediante propagación vegetativa y en general son más fácilmente manipulables en comparación con otras especies de cactáceas columnares de la región. En un nivel intermedio de intensidad de manejo se encuentran *Polaskia chichipe* y *Myrtillocactus schenckii*, las cuales crecen más lentamente y presentan mayor dificultad de propagación vegetativa y manipulación que las especies de

*Stenocereus*. No obstante, junto a las poblaciones silvestres se encuentran poblaciones cultivadas en huertos o en solares, así como poblaciones manejadas *in situ* en los campos de cultivo de maíz formando sistemas agroforestales (Carmona y Casas 2006, Blancas, 2007). Entre las especies menos intensamente manejadas se pueden mencionar *Polaskia chende* (Cruz y Casas, 2001), *Escontria chiotilla* (Arellano y Casas, 2003) y *Myrtillocactus geometrizans*, las cuales presentan mayor dificultad de manipulación debido a la difícil propagación vegetativa, y no se encuentran bajo cultivo, solamente bajo manejo *in situ*, y sus poblaciones silvestres son intensamente cosechadas. Finalmente, otras especies, principalmente las de mayor tamaño y más lento crecimiento como *Cephalocereus columna-trajani*, *Neobuxbaumia* spp. *Mitrocereus fulviceps* o *Pachycereus weberi* son especies silvestres, y aunque suelen tolerarse en los campos en los que se perturba la vegetación, no se practica un manejo selectivo.

Estudios morfológicos llevados a cabo previamente por Blancas (2007) revelaron que se practica selección artificial en *Myrtillocactus schenckii*, y que ésta ha favorecido fenotipos con mayor tamaño y dulzor del fruto, así como mayor número de frutos producidos por rama y a nivel de individuo. La constante selección a favor de fenotipos con frutos de mejor calidad, de acuerdo con la percepción campesina, puede accionar procesos de divergencia entre poblaciones silvestres y manejadas. Estos procesos se han documentado en *Stenocereus stellatus* por Casas *et al.* (1999a, 2007), en *Polaskia chichipe* por Carmona y Casas (2005) y Otero-Arnaiz *et al.* (2003), *P. chende* por Cruz y Casas (2002) y en *Escontria chiotilla* por Arellano y Casas (2003) y Tinoco *et al.* (2006) en los cuales, en general, se han encontrado diferencias

morfológicas significativas entre poblaciones sometidas a diferentes tipos de manejo. En esas especies se ha analizado también de manera comparativa la biología de la polinización de poblaciones silvestres y manipuladas, con la finalidad de determinar si los patrones de reproducción sexual han sido afectados por influencia de la manipulación humana y si tales modificaciones han determinado barreras al flujo de polen entre las poblaciones manejadas *in situ* y cultivadas que ayuden a explicar las divergencias morfológicas y genéticas documentadas. A este respecto se ha encontrado que los sistemas de cruzamiento en cactáceas columnares son predominantemente autoincompatibles y para los casos de *Stenocereus stellatus*, *Polaskia chende* y *Escontria chiotilla* la autoincompatibilidad es el único sistema identificado (Casas *et al.* 1999b; Cruz y Casas 2002; Oaxaca-Villa *et al.* 2006). También se han encontrado traslapes en las temporadas de producción de flores, similares tiempos de duración de la antésis y visitantes florales que se mueven en distancias dentro de los rangos que separan espacialmente las poblaciones bajo distinto manejo. Todo ello sugiere que no existen barreras temporales o espaciales al flujo de polen entre poblaciones silvestres y manejadas, lo que determina que, no obstante la existencia de procesos de selección artificial, los estados de domesticación en las especies estudiadas son incipientes y que dependen principalmente de la intensidad con la que opera la selección artificial (Casas *et al.* 2007).

Sin embargo, en las diferentes especies esta información amerita llevar a cabo investigaciones más profundas, sobre todo en relación con el tema de las barreras reproductivas entre poblaciones. Por ejemplo, en los estudios con *Stenocereus stellatus*, Arias-Cóyotl *et al.* (2006) encontraron que si bien las

poblaciones silvestres, manejadas *in situ* y cultivadas florecen al mismo tiempo, las flores de las poblaciones silvestres son visitadas principalmente por murciélagos de la especie *Choeronycteris mexicana*, mientras que las flores de las poblaciones cultivadas son visitadas principalmente por los de la especie *Leptonycteris curasoae*. En este caso, la afluencia diferencial de visitas parece obedecer a diferentes capacidades de las especies de murciélagos para tolerar la perturbación, pero en todo caso estos patrones pueden determinar barreras parciales al flujo de polen entre poblaciones. En *Polaskia chende* y en *P. chichipe* se registró la presencia de autopolinización (Cruz y Casas 2002, Otero-Arnaiz *et al.* 2003), y en particular en *P. chichipe* Otero-Arnaiz *et al.*, (2003) encontraron que la frecuencia de individuos autocompatibles es significativamente más alta en poblaciones manejadas que en poblaciones silvestres. En *Polaskia chichipe* observaron que los tres tipos de poblaciones producen flores de enero a marzo; sin embargo, los valores máximos de floración difieren en las poblaciones silvestres y manejadas, y lo anterior permite suponer que el manejo humano (ya sea como resultado de la perturbación de las poblaciones o como consecuencia de la selección artificial) ha incidido en cambios fenológicos que podrían determinar barreras parciales al flujo de polen. En el estudio mencionado Otero-Arnaiz *et al.* (2003) observaron también que las distancias de vuelo de los polinizadores posibilitan el flujo de polen entre poblaciones y sugirieron que las barreras espaciales son poco probables; sin embargo, en ese mismo trabajo Otero-Arnaiz *et al.* (2003) encontraron que las cruas manipuladas fueron más exitosas entre individuos de una misma población que entre individuos de otras poblaciones. Además, en un trabajo posterior, Otero Arnaiz *et al.* (2005b) encontraron que si bien las

estimaciones indirectas de flujo génico entre poblaciones silvestres, manejadas *in situ* y cultivadas de *Polaskia chichipe* arrojaban cifras sumamente elevadas, al realizar estudios de paternidad con microsatélites, pudieron identificar que las interacciones genéticas vía polen más frecuentes ocurrían a corta distancia (en promedio 43 m). Por ello, la caracterización de los procesos que intervienen en la reproducción sexual, continúan siendo de gran importancia para entender los factores que determinan el flujo génico entre poblaciones.

Igualmente importante en relación con el flujo génico, es el estudio de cómo se lleva a cabo la dispersión de semillas y el establecimiento de plántulas. En algunas especies como *Stenocereus pruinosus* la germinación de semillas es marcadamente más susceptible a la disponibilidad de agua que las semillas de otras especies como *Polaskia* spp. (Guillén *et al.* 2009). En *Stenocereus* el flujo de semillas entre poblaciones parece ser más limitado que en las especies más resistentes a la sequía. Y en contraparte, en las especies de *Stenocereus* la propagación vegetativa es más activa que en las especies de *Polaskia* y *Escontria chiotilla*. Qué tan intenso es el flujo de propágulos sexuales y asexuales entre poblaciones silvestres y manejadas continúa siendo una pregunta muy importante para entender cómo es el flujo génico y la estructura genética que han documentado estudios de genética de poblaciones.

En general se ha considerado que las cactáceas columnares bajo manejo humano se encuentran en un estado incipiente de domesticación. Esto se debe a que los estudios de genética de poblaciones invariablemente han detectado altos niveles de flujo génico que conducen a visualizar a las poblaciones silvestres y manejadas como parte de metapoblaciones de las

especies analizadas (Otero-Arnaiz *et al.* 2005 a, 2005b, Casas *et al.* 2006, Tinoco *et al.* 2006, Parra *et al.* 2008). Debido a ello, los efectos de la selección artificial son significativamente contrarestados por el flujo de polen que determinan los visitantes florales, al movimiento de semillas que determinan las aves y murciélagos frugívoros, así como a la influencia de los seres humanos que mueven semillas y propágulos vegetativos de manera muy dinámica. Estos procesos se ven favorecidos por la presencia de parches de vegetación entre poblaciones que contienen individuos que sirven como conexión entre las poblaciones con diferente manejo (Casas *et al.* 1998, Otero-Arnaiz *et al.*, 2003)

Considerando que *M. schenkii* se encuentra en un grado intermedio de intensidad de manejo, comparada con otras especies manejadas en la región, en el presente estudio se planteó la hipótesis de que el manejo humano podría haber ocasionado cambios en la biología de la polinización. Así, por ejemplo, de manera similar a lo reportado para *Stenocereus stellatus* por Arias-Cóyotl *et al.* (2006), se consideró factible que la perturbación determinara una afluencia diferencial de especies de visitantes florales en poblaciones silvestres y manejadas. También, de manera similar a lo encontrado en *Polaskia chichipe* por Otero-Arnaiz *et al.* (2003) se consideró factible encontrar autocompatibilidad y mayor frecuencia de este sistema en las poblaciones manejadas. Y, también de igual manera a esta última especie, se consideró factible encontrar diferencias en los picos de floración entre especies silvestres y manejadas. De ser así, estos cambios podrían estar influyendo en determinar importantes barreras al flujo de polen entre poblaciones. El objetivo de este estudio fue poner a prueba tales hipótesis, documentando de manera comparativa la fenología, la biología floral, los visitantes florales, el sistema de

cruzamiento y la biología de la polinización en poblaciones silvestres, manejadas *in situ* y cultivadas de *Myrtillocactus schenckii*.

Para probar tales hipótesis, en el presente estudio se analizaron poblaciones silvestres, bajo manejo silvícola y cultivadas de *Myrtillocactus schenckii* en el Valle de Tehuacán, una región del sureste de Puebla y noroeste de Oaxaca que, debido a su extraordinaria diversidad biológica, desde 1998 es una Reserva de la Biosfera.

En particular el presente estudio se llevó a cabo dentro del territorio de comunidad de San Luis Atolotitlán (Figura 1), cuya cabecera municipal es la comunidad de Caltepec. Esta zona presenta un clima semicálido, con un promedio anual de temperatura superior a los 18°C con estación seca en invierno y lluvias en verano, y con una precipitación anual de 546 mm (García 1981).

#### *MYRTILLOCACTUS SCHENCKII*

*Myrtillocactus schenckii* es una especie endémica del centro de México, en los estados de Puebla y Oaxaca. Crece en el bosque tropical caducifolio y en el matorral xerófilo, en elevaciones de 1300 a 1900 m. Mide de 3 a 5 m. de alto, presenta ramas 10 cm de ancho, frutos 0.8 a 1.5 cm. de largo, 0.6 a 1.5 cm de ancho, globosos o elipsoide, florece de nov.-abril y fructifica de mayo-julio, generalmente se le reportada con antésis diurna (Bravo-Hollis, 1978). Sus frutos son comestibles de buena calidad, sus tallos se utilizan como forraje y cercas vivas (Blancas 2007) y es parte de las plantas recolectadas para uso ornamental en altares. Además de ser un recurso alimenticio para los

pobladores locales lo es para un gran número de especies de animales como hormigas y aves.

### **Literatura Citada Capítulo I**

Arellano, E. y Casas. A. 2003. Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in the Tehuacán Valley, Central Mexico. Genetic Resources and Crop Evolution 50: 439-453.

Arias-Cóyotl, E., Stoner, K. E. y Casas A. 2006. Effectiveness of bats as pollinators of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in wild, managed *in situ*, and cultivated populations in La Mixteca Baja, central Mexico. American Journal of Botany. 93:1675-1683.

Blancas, J. J. 2007. Manejo tradicional y variación morfológica de *Myrtillocactus schenkii* (J. A Purpus) Britton & Rose en el Valle de Tehuacan, Puebla. Tesis de maestría. Centro de Investigaciones en ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Bravo-Hollis, H. 1978. Las cactáceas de México, vol.1. Universidad Nacional Autónoma de México. México. DF., México.

Callen, E.O. 1967. Analysis of the Tehuacán coprolites. En: Prehistory of the Tehuacan Valley. Vol. 1. Environment and Subsistence (D.S. Byers, ed.). The University of Texas Press, Austin. 261-289.

Carmona A, y Casas A. 2005. Management, phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. Journal of Arid Environments 60: 115-132.

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 cactus in south central México: a historical perspective. Journal of Ethnobiology 19:71-95.
- Casas, A., Caballero J. Valiente-Banuet A., Rojas-Martinez A. y Dávila P. 1999b. 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.; A. Valiente-Banuet; J.L. Viveros; P. Dávila; R. Lira; J. Caballero; L. Cortés y I. Rodríguez 2001. Plant resources of the Tehuacan Valley, Mexico. Economic Botany 55(1): 129-166.
- Casas, A. y G. Barbera. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion. In: Nobel, P.S. (Ed.). *Cacti: Biology and Uses*. California University Press. California, USA. pp. 143-162.
- Casas, A., A. Otero-Arnaiz, E. Pérez-Negrón y A. Valiente-Banuet. 2003. Manejo y domesticación de cactáceas en Mesoamérica. Zonas Áridas 7: 75-104
- Casas A., Cruse J., Morales E., Otero-Arnaiz A., y Valiente-Banuet A. 2006. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. Biodiversity and Conservation 15: 879–898.
- Casas, A., A. Otero-Arnaiz, E. Pérez-Negrón, y A. Valiente-Banuet. 2007. *In situ* management and domestication of plants in Mesoamerica. Annals of Botany 100(5): 1101-1115.

- Casas, A., S. Rangel-Landa, I. Torres-García, E. Pérez-Negrón, L. Solís, F. Parra, A. Delgado, J.J. Blancas, B. Farfán y A. I. Moreno. 2008. *In situ* management and conservation of plant resources in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico: An ethnobotanical and ecological perspective. En De Albuquerque, U. P. y M. Alves-Ramos (Eds.) Current topics in Ethnobotany.
- Cruz, M. y A. Casas. 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 Favoured Races in the Struggle for Life*, London: John Murray, (The Origin of Species) Retrieved on 2006-12-15
- Ellstrand N.C. 2003. *Dangerous Liaisons? When Cultivated Plants Mate with Their Wild Relatives*. John Hopkins University Press, Baltimore, MD.  
[online] URL:
- García, E. 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Copen para adaptarlo a las condiciones de la Republica Mexicana. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Gibson, A.C. y P.S. Nobel 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Grant, V. y K.A. Grant 1979. The pollination spectrum in the Southern American cactus flora. *Plant Systematics and Evolution* 133: 29–37.
- Harlan, J. R. 1992. Origins and processes of domestication. In G. P. Chapman [ed.], *Grass evolution and domestication*, 159–175. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

MacNeish, R. S. 1967. A summary of subsistence. En: The Prehistory of the Tehuacan Valley. D. S. Byers. University of Texas, Press. Austin, Texas. Chapter 15, pp.

Oaxaca-Villa, B., A. Casas, y A. Valiente-Banuet. 2006. Reproductive Biology in wild and silvicultural manager populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central México. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53:277-287.

Otero-Arnaiz, A., A. Casas, C. Bartolo, E. Pérez-Negrón y Valiente-Banuet. 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, y Hamrick JL 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: 3313-4322.

Otero-Arnaiz A, Casas A, Hamrick JL, y Cruse J 2005b. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central Mexico analyzed by microsatellite polymorphism. *Molecular Ecology* 14: 1603-1611.

Parra, F., N. Pérez-Nasser, D. Pérez-Salicrup, R. Lira y A. Casas. 2008. Population genetics and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 72: 1997-2010.

- Smith, C. E. 1967. Plant remains. En: The Prehistory of the Tehuacán Valley. S. Byers (ed.). University of Texas Press, Austin, pp. 220-225.
- Tinoco A., Casas A., Luna R., y Oyama K. 2006. Population genetics of wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* in the Tehuacán Valley, Central Mexico. Genetic Resources and Crop Evolution 52:525–538.
- Valiente- Banuet, A., M. Coro-Arizmendi, y A. Rojas-Martínez 1996. Nectar-feeding bats in the columnar cacti forest of Central Mexico. Bats 14: 12-15.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, y P., ortega, J., 2000. La vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Boletín de la sociedad botánica de México. 67: 25-74.
- Zohary, D. 1984. Modest of evolution in plants under domestication. Plant biosystematics (eds Grant W F), Academic Press Canada, Montreal.

## CAPITULO II

Pollination biology of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in wild and managed populations of the Tehuacán Valley, México

Fernando Ortíz, Kathryn E. Stoner, Edgar Pérez-Negrón, and Alejandro

Casas\*

*Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM, Campus Morelia, Apartado Postal 27-3 (Santa María de Guido), Morelia, Michoacán 58190, México*

[acasas@oikos.unam.mx](mailto:acasas@oikos.unam.mx)

### ABSTRACT

The columnar cactus *Myrtillocactus schenckii* occurs in thorn-scrub forests of central Mexico. In the Tehuacán Valley people gather its edible fruits in wild populations, but it is also silviculturally managed and cultivated in homegardens. Since people favor plants with larger fruits and higher fruit production, pollination biology and breeding systems of wild, silviculture and cultivated populations were compared to analyze whether humans have influenced changes in reproduction. Number of open flowers and fruits were counted monthly in samples of plants per population. Flowers were filmed to determine anthesis timing, number, duration, and effectiveness of visits of flower visitors. Breeding systems were analyzed testing fruit and seed-set in natural, self, and cross-pollination among populations. Blooming seasons of all populations overlap but flowering peak of managed populations occurs in December whereas in the wild it

occurs in February. Flower and fruit production was markedly higher in cultivated population. Anthesis was diurnal, *Plabeia mexicana* (stingless bee) being the most frequent flowers visitor in the wild, *Apis mellifera* and *Tabanus* sp. the most frequent in silvicultural populations, and *Xylocopa mexicanorum* (carpenter bee) in cultivated populations. Natural pollination was more successful in cultivated plants (83.3% fruits,  $87.2 \pm 7.8$  seeds/fruit) than in wild (40% fruits,  $68.60 \pm 13.90$  seeds/fruit) and silvicultural (26.66% fruits,  $65.7 \pm 16.50$  seeds/fruit) populations. Out-crossing was the most successful breeding system in all populations. Self-pollination was higher in cultivated plants (23.3% fruits,  $53 \pm 13.1$  seeds/fruit) than in other populations (3.3% fruits, 1 seed/fruit in the wild; and 10.0% fruits,  $4.6 \pm 2.7$  seeds/fruit in silviculture population). Human management of *M. schenckii* and perturbation of environments influence differences in phenology, frequency and type of flower visitors, and frequencies of breeding systems among the populations studied. Such differences limit pollen flow between wild and managed populations and help to explain differences in fruit production influenced by artificial selection.

**Key words:** columnar cacti; domestication; garambullo, *Myrtillocactus schenckii*; non-timber forest products, pollination biology; Tehuacán Valley.

## **1. Introduction**

The Tehuacán Valley located in southeastern Puebla and northwestern Oaxaca, central Mexico, represents one of the main reservoirs of biological diversity of arid and semiarid areas of Mexico (Dávila et al., 1993) and for this reason it was decreed as a Biosphere Reserve in 1998. Archaeological studies have revealed that interactions between people and plants in this region are probably more than 10,000 years old

(MacNeish, 1967), and that several species of flat-padded prickly pear, spherical, barrel, and columnar cacti were among the main plant resources used by humans since prehistory (Smith, 1967). Ethnobotanical studies have documented that currently people of the region still know and use nearly 1600 plant species (Lira et al., in press), among them more than 50 species of cacti some of which (24) also receive management (Casas et al., 2001). This is in particular the case of columnar cacti, including 20 native species which are all used by people, mainly for their edible fruits (Casas et al., 1999a). A total of 14 species of columnar cacti are managed through silvicultural techniques—vegetation is cleared to establish agricultural fields and individual plants are left standing, particularly those with desirable features. Eight of these species also have been documented to be under cultivation (Casas et al., 1999a).

Both silvicultural management and cultivation may involve artificial selection in favor of morphological types desirable to humans according to their use quality. For instance, people generally prefer more productive individual plants producing larger and sweeter fruits, with fewer spines and thinner peels. In some species this selection has caused changes in phenotype frequencies of managed populations compared with the wild ones (Casas et al., 1999b; Arellano and Casas, 2003; Carmona and Casas, 2005). Likewise, some studies have documented differences in genetic variation, germination and reproductive biology in managed and unmanaged populations, which suggests that artificial selection is causing processes of domestication (Casas et al., 1999b, 2007; Otero-Arnaiz et al., 2003, 2005a; Parra et al., 2008).

*Myrtillocactus schenckii* is appreciated for its edible fruits (Casas et al., 1999a, 2001; Blancas, 2007), and it has been documented to be under silvicultural management and cultivation. Blancas (2007) studied how artificial selection operates on this species under silvicultural management by leaving individuals with favorable phenotypes

standing and by planting branches and young plants of desirable individuals from wild populations and cultivated stands into the managed stands. This author found that in cultivated populations fruit size is significantly larger and number of fruits per branch is much higher than in wild and silvicultural managed populations, suggesting that an incipient process of domestication could be operating. However, the question of how such differences could be maintained in coexisting populations are yet to be answered since no information on pollination biology, seed dispersal and gene flow is available.

This study was therefore directed to investigate aspects of reproductive biology in order to analyze whether humans have influenced changes in reproduction of *M. schenckii* to explain differences in fruit production and to identify possible reproductive barriers between wild and managed populations (silviculture and cultivated). Previous studies with a similar approach among columnar cacti were conducted by Casas et al. (1999b) with *Stenocereus stellatus*, Cruz and Casas (2002) with *Polaskia chende*, Otero-Arnaiz et al. (2003) with *P. chichipe*, and Oaxaca-Villa et al. (2006) with *Escontria chiotilla*. In these species phenology, pollination biology and breeding systems were analyzed comparatively in wild and managed populations to examine whether human management has determined changes in reproduction patterns and if such changes limit pollen flow between managed and unmanaged populations. It was generally found that breeding systems of these species are predominantly self-incompatible, and in the cases of *S. stellatus*, *P. chende* and *E. chiotilla* (Casas et al., 1999b; Cruz and Casas, 2002; Oaxaca-Villa et al., 2006, respectively) the information suggests that temporal and spatial barriers to pollen flow among the studied populations are unlikely. This consideration has been confirmed by population genetics studies by Casas et al. (2006), Ruíz-Durán (2006), and Tinoco et al. (2006) conducted in the same populations of the same species mentioned above, respectively, and which revealed the



occurrence of high levels of gene flow between populations. It has been suggested that in these cases the high gene flow continually counteracts the effects of artificial selection which is therefore the main force responsible for maintaining the morphological, physiological and genetic divergences identified. This argument also has been used to explain why the divergence between managed and unmanaged populations is slight and the process of domestication should be characterized as incipient (Casas et al., 2007).

However, in all these species additional studies have recorded information suggesting that the problem requires deeper understanding of reproductive biology. For instance, in the case of *Stenocereus stellatus*, Arias-Cóyotl et al. (2006) found that even when wild, silvicultural managed and cultivated populations overlap their blooming season, flowers of wild populations are mainly visited by the bat species *Choeronycteris mexicana*, whereas flowers of cultivated individual plants are mainly visited by bats of the genus *Leptonycteris*. In this case the differential affluence of species of flower visitors is related to their different ability to tolerate perturbation, but such differences may influence at least partial barriers to pollen flow.

In the cases of *Polaskia chende* and *P. chichi*pe Cruz and Casas (2002) and Otero-Arnaiz et al. (2003) reported the occurrence of self-pollination. Otero-Arnaiz et al. (2003) found that the number of individual plants showing self-pollination was significantly higher in cultivated populations. In addition, these last authors found that in *P. chichi*pe flowering peaks differ between populations, which suggests that human management (because of either perturbation or artificial selection) has influenced phenological changes which add other partial barriers to pollen flow. Also, in their study Otero-Arnaiz et al. (2003) found that manipulated crosses between individuals of a population were more successful than between individuals of different populations.

And finally, in later studies of direct estimations of gene flow among wild and cultivated populations of *P. chichipe* through paternity studies using microsatellites, Otero-Arnaiz *et al.* (2005a, b) found that gene interactions via pollen more frequently occur at short distances (43 m in average). In sum all of these studies show that a detailed understanding of the reproductive biology of each species is crucial to understanding factors influencing gene flow between populations.

Compared with species like *Stenocereus pruinosus* and *S. stellatus* which are widely cultivated in the region and whose relatively fast growth allows rapid replacement and intense artificial selection, and compared also with species like *P. chende* and *E. chiotilla* which have shown slow growth, difficult management, and relatively little artificial selection, *M. schenkii* can be considered to be under intermediate degree of management and selection intensity. Therefore, we hypothesize that human management will result in changes in phenology, pollination biology and/or breeding systems of *M. schenkii* similar to those caused in other species of columnar cacti. For instance, the larger fruits and higher fruit production of cultivated populations compared to wild and silviculture populations (Blancas, 2007) could be associated to differences in phenology, breeding systems and pollination biology, and the maintenance of differences in such features could involve reproductive barriers operating along with artificial selection. But also, such differences could be associated with environmental conditions associated to perturbation. For instance, in the case of *S. stellatus* (Arias-Cóyotl *et al.*, 2006) it was concluded that human perturbation likely affected the differential affluence of flower visitors observed in managed and wild populations. Similarly in *P. chichipe*, a higher frequency of self-compatibility in managed populations, as well as different flowering peaks in wild and managed populations was attributed to human perturbation (Otero-Arnaiz *et al.*, 2003). The

purpose of our study was to test these hypotheses documenting the phenology, the flower and pollination biology and breeding system of wild, silvicultural management and cultivated populations of *M. schenckii*. This information is important in determining reproductive factors associated with phenotypical differences between wild, silviculture and cultivated populations, and limitations to pollen flow between populations. Also, this information will help in understanding processes influencing divergence between managed and unmanaged plant populations, as well as processes determining introgression between coexisting wild and cultivated plant populations.

## **2. Materials and Methods**

### *2.1. Species studied*

*Myrtillocactus schenckii* is a species endemic to semiarid areas of Puebla and Oaxaca in central Mexico, growing wild in tropical deciduous and thorn-scrub forests in areas of soils derived from volcanic rocks at elevations of 1300 to 1900 m. It is commonly called “garambullo”, having 3 to 5 m height, with branches dark green averaging 10 cm diameter. Blooming season was previously reported to occur (Bravo-Hollis, 1978, Blancas, 2007) from November to April and fruit production from May to July. Flowers are small (an open corolla nearly 2.5 cm diameter), white, with diurnal anthesis; pollination has not been described. Fruits are 0.8 to 1.5 cm length and 0.6 to 1.5 cm width, spherical or ellipsoid (Bravo-Hollis, 1978) and highly consumed by birds and ants. Local people consume fruits of this species as food and its stems and branches are used as fodder and for establishing living fences (Blancas, 2007).

### *2.2 Populations studied*

The study was conducted in the territory and the village of San Luis Atlotitlán (Fig. 1) municipality of Caltepec, Puebla in Central Mexico, located at an elevation of 1900 m with a semiarid climate with a mean annual temperature of 18°C and mean annual precipitation of 546 mm (García, 1981). The wild population is located approximately 5 km southeast of the village of San Luis Atlotitlán (18°10'28'' N and 97°27'16'' W), in a thorn-scrub forest where *M. schenckii* and *P. chichipe* are dominant species. Other cacti occurring in the area are *Stenocereus stellatus*, *Marginatocereus marginatus*, *Ferocactus latispinus*, *Coryphanta pallida*, *Mamillaria haageana*, *Opuntia pillifera*, and *O. tomentosa*, and trees and shrubs such as *Pittocaulon praecox*, *Agave salmiana*, *Mimosa luisana*, *Eyinsenhardtia polisthachya*, *Acacia cochlyacantha*, *Ipomoea arborescens*, *I. murucoides*, among the more abundant.

The silvicultural managed population is located approximately 6 km southeast of the village of San Luis Atlotitlán (18°10'41'' N and 97°26'46'' W), and nearly 2.5 km southwest from the wild population described above. It forms part of the vegetation of a fallow agricultural field which has not been cultivated for ten years. *Polaskia chichipe*, *P. chende*, *M. marginatus*, *P. praecox*, *F. latispinus*, *O. pilifera*, *I. arborescens*, and *A. salmiana* also occur in the fallow field because they were left standing when the field was cleared for cultivation.

The cultivated population is formed by individual plants cultivated within homegardens in the village of San Luis Atlotitlán (18°11'12'' N and 97°27'15'' W). A typical homegarden in this village consists of approximately 200 m<sup>2</sup> and frequently contains as many as 60 species of edible, medicinal and ornamental plant species (Torres, 2004). Other columnar cacti are cultivated in homegardens, the most common being *S. pruinosus* (11 individual plants per plot on average) and *S. stellatus* (7

individual plants per plot on average), followed by *P. chichipe* (5 individual plants per plot on average) and *M. schenckii* (3 individual plants per plot on average).

### 2.3. Phenology

A total of 10 individual plants were sampled per population and 20 branches per individual plant were labeled (5 of them oriented to the north, 5 to the south, 5 to the east and 5 to the west). Total number of open flowers and fruits were counted monthly throughout one year, and averaged per individual plant per population per month. The proportions of flowers with respect the total number of phenological were calculated per individual plant and averaged per population per month.

### 2.4. Flower visitors and pollinators

In order to elaborate an inventory of flower visitors of *M. schenckii*, flowers were filmed with video cameras (Sony DCR-TRV27). Six days of filming were conducted in each population with two fixed cameras filming 4 to 5 flowers continuously during anthesis. For all flower visitors the number and duration of visits at different hours throughout the anthesis were recorded and compared by ANOVA. The occurrence or not of contact with reproductive structures was also recorded. All insects visiting flowers of two individual plants per population throughout three days were captured with entomological nets and fixed in 70% ethanol to facilitate identification.

### 2.5. Floral biology

Events occurring during anthesis were recorded through direct observations and video filming of flowers from the three population types. Direct observations were conducted at one hour intervals during anthesis from a sample of ten flowers from three individual plants per population. Video filming was conducted continually throughout anthesis in 4 to 5 flowers from two individual plants per population. The time of the following events was recorded: initiation of anthesis, flowers completely open, maximum turgidity of stigma, pollen release, flowers begin to close, and flowers completely closed.

### *2.6. Nectar production*

Nectar production was measured hourly from the beginning of anthesis until flowers closed. Thirty flowers from five individual plants from the wild population were covered with exclusion bags prior to anthesis. Total nectar production was measured every hour for 3 flowers using 5  $\mu$ l capillary tubes.

### *2.7. Breeding systems*

Breeding systems were analyzed using samples of 7 to 10 individual plants from wild, silvicultural managed and cultivated populations. Except in the treatment testing efficiency of natural pollination (control), all experimental treatments were preceded by covering samples of flowers (30 flowers per treatment) with exclusion bags; after their manipulation flowers were covered again with exclusion bags. The following treatments were conducted: (1) Non-manipulated self-pollination—Flowers covered with exclusion bags were maintained in this condition until fruits matured. This experiment tested whether self-pollination occurs and whether or not pollination agents are needed. (2)

Manual self-pollination—Flowers were pollinated with their own pollen using brushes and then covered with exclusion bags to prevent external pollination. This treatment tested if self-pollination is prevented by physical mechanisms or mechanisms of self-incompatibility. (3) Manual cross-pollination—Pollen from 3-5 individual plants of a population was collected and used to pollinate flowers of other individual plants whose stamens were previously removed. This treatment was directed to test occurrence of cross-pollination and its efficiency compared to other treatments. (4) Control—Flowers were labeled and left without bags. In all treatments, the total number of successful fruits was recorded and fruit-set was estimated with this data. The number of seeds per successful fruit was counted and compared with an average number of ovules of flowers per population estimated from samples of ten flowers per population. These numbers were used to calculate seed-set per treatment.

### **3. Results**

#### *3.1. Phenology*

In all populations the production of flower buds started in early June and the blooming season started in early September and finished in March. Maximum production of flowers occurred in December in the silvicultural managed and cultivated populations, whereas it occurred in February in the wild population (Fig. 2a). The number of flowers from the cultivated population was significantly higher than in the silviculture population and even higher than in the wild. Fruits were available throughout the year in the cultivated populations whereas they were found between January and June in the wild and silviculture populations (Fig. 2b). The highest availability of fruits in all

populations occurred from February to April and the highest number of fruits was produced in the cultivated population (Fig. 2b).

### *3.2 Floral biology*

In all the populations studied anthesis of *M. schenckii* was predominantly diurnal. In spring average duration of anthesis was 11 h, starting approximately in the interval between 0700 and 0800 h with the separation of the flower tepals. Differences in anthesis starting time appear to be related to the orientation of branches and flowers, anthesis starting first in those flowers receiving solar radiation first. Between 0830 and 0930 h flowers were completely open, and pollen release started about 1200 h and continued until 1330 h; maximum turgidity of stigmas was recorded approximately at 1300 h. Flowers started to close about 1730 h and they were completely closed at 1800 h. Winter anthesis duration was irregular with most flowers being open nearly 11 hours as in spring, but a few (from two of twenty individual plants observed in spring) were open as long as 29 hours. In these last cases anthesis started at 0600 h to 0630 and finished at 1100 to 1130 h the following day, the pollen shedding and stigma turgidity had a similar timing as in spring (Table 1).

### *3.3. Nectar production*

Nectar production started with anthesis but was nominal until approximately 2 h later when production increased markedly. Maximum nectar production occurred between 1200 and 1500 h, and then decreased progressively (Fig. 3).



### 3.4. Flower visitors and pollinators

Flowers of *M. schenckii* were mainly visited by carpenter bees (*Xylocopa mexicanorum*), common honey bees (*Apis mellifera*), stingless bees (*Plabeia mexicana*), and a horsefly species (*Tabanus* sp., Diptera). Occasionally flowers were visited by hummingbirds (*Amazilia violiceps*) and moths (Sphingidae), but in the few visits recorded these animals were observed obtaining nectar without making contact with the reproductive structures of flowers.

The carpenter bee was the most frequent visitor of flowers of *M. schenckii* in the cultivated plants. Its visits started at 0900 h and continued until 1600 h, the highest activity being recorded between 1000 and 1400 h (Fig. 5). Also, it was recorded that these visits occur with high frequency (46.2 visits per flower on average in the cultivated population). Carpenter bees posed completely on the reproductive structures of the flowers in 99% of the visits recorded (N=230), allowing full contact with the stigma and anthers impregnating their bodies with pollen, especially their abdomen and feet. Visits had an average duration of  $1.88 \pm 0.32$  seconds (N=230).

The small stingless bee *Plabeia mexicana* was the most frequent visitor of flowers of the wild population with an average of 33.25 visits per flower and duration of  $15.31 \pm 1.38$  seconds. Its highest activity was recorded between 1100 and 1200 h (Fig. 5). During most of its visits this bee entered the nectary chamber through lateral spaces between the tepals of the flower without making contact with anthers; only in 11.5 times on average (nearly 35% of visits) it made contact with both anthers and stigma. When this bee made contact with anthers, pollen was carried on its legs and abdomen, but because of its' body size only a small amount of pollen was actually removed. The video films clearly showed that pollen loads of *P. mexicana* were markedly lower than

those of carpenter bees. Because of little contact with stigmas and relatively lower pollen load this species is likely not an effective pollinator of *M. schenckii*.

*Apis mellifera* was observed visiting flowers of *M. schenckii* in the three population types, but the highest frequency of visits occurred in flowers of the silvicultural managed population followed by flowers of the cultivated population. In the silvicultural managed population activity of *A. mellifera* started at 0800 h and their maximum activity occurred at 1100 h (Fig. 5). Visits had a duration of  $17.16 \pm 2.67$  seconds (N=84), and in the cultivated plants visits had a duration of  $5.49 \pm 0.75$  seconds (N=43). Honey bees were observed making contact with anthers and stigma in nearly 60% of their visits, whereas in nearly 40% of their visits they only contacted the anthers (Fig. 4).

*Tabanus* sp. and *A. mellifera* were the most frequent species observed visiting flowers in the silvicultural managed population of *M. schenckii* and were observed between 0800 and 1600 h. Horseflies were observed doing nearly 17 visits with a duration of  $25.28 \pm 2.73$  seconds on average per flower (Fig. 4). During all their visits horseflies posed on both anthers and stigma impregnating their bodies with pollen.

### 3.5. Breeding systems

The experimental crosses showed that *M. schenckii* is predominantly outcrossing (Table 2). The cross pollination treatment resulted in 80% fruit set with  $79 \pm 12.9$  seeds per fruit in the wild population, 53% fruit set with  $77.8 \pm 11.6$  seeds per fruit in the silvicultural managed population, and 50% fruit set with  $90.6 \pm 13.4$  seeds per fruit in the cultivated population. Treatments of manipulated self-pollination were generally unsuccessful ranging from 7-17% fruit set, but producing an average of only 4 seeds per

fruit. The cultivated population showed the greatest success for the treatment of non-manipulated self-pollination with 23.3% fruit set with  $53 \pm 13.1$  seeds per fruit.

Nevertheless, this treatment resulted in 3% and 10% fruit set for wild and silvicultural managed populations, respectively, with an average of less than 3 seeds per fruit.

Similar to the cross-pollination treatment, the control treatment was generally successful and varied among populations. Fruit set was 83% in the cultivated population with  $87.2 \pm 7.8$  seeds per fruit, 40% in the wild population with  $68.6 \pm 13.9$  seeds per fruit, and 27% with  $65.7 \pm 16.5$  seeds per fruit in the silvicultural managed population.

#### **4. Discussion**

Blooming season generally overlapped among the wild, cultivated and silvicultural managed populations. In particular January was the month in which estimated flower production was most similar among populations. It is probably during this month when pollen interchange among populations is most likely. Maximum flower production which represents the highest offer of pollen per population, nevertheless, occurred at different times (December in cultivated and silvicultural managed populations, and February in the wild population) increasing the probability that crosses at this moment occur more commonly within a population. This result is similar to that reported for the sympatric species *P. chichipe* (Otero-Arnaiz *et al.*, 2003). The similar behavior exhibited by *M. schenckii* and *P. chichipe*, and the fact that ethnobotanical information by Blancas (2007) does not identify a particular preference or selection in favor of specific interval of blooming time of *M. schenckii*, supports the hypothesis by Otero-Arnaiz *et al.* (2003) that phenological differences are associated with human alteration of the habitat. Fruit production season was longer in the cultivated population, but the

information suggests that phenological differences are associated with fruit productivity per individual plant and probably to fruit maturation time rather than to deliberate artificial selection favoring this feature. The differences in flowering peaks we observed in *M. schenckii* may function as partial barriers to pollen flow among populations.

Anthesis occurred similarly in all populations and approximately at the same time, with variations within and between populations being determined mainly by the incidence of solar radiation. Pollen release, the highest stigma receptivity, and greatest nectar production occurred between 1200 and 1500 h, representing the most crucial time for pollination of *M. schenckii*. This period coincides with the time of highest activity of *Xylocopa mexicanorum*, and also partially with activity of *Plabeia mexicana* and *Tabanus* sp., but not with activity of *A. mellifera* which is more active earlier.

In spring anthesis occurred during 11 h whereas in winter it took as long as 29 h, particularly on cloudy and cold days. Since flowers initiate anthesis asynchronously according to variations in their orientation and the time they start to receive solar radiation, it is possible to hypothesize that differences in anthesis duration between spring and winter have a similar principle (probably differences in light and temperature), but this hypothesis is yet to be tested. A similar pattern is found in *P. chichipe* which opens its flowers 13 hours in spring and 28 hours in winter (Otero-Arnaiz *et al.*, 2003). In *P. chichipe* this pattern allows the possibility of effective nocturnal pollination. The possibility of nocturnal pollination in *M. schenckii* can not be entirely ruled out until further research is conducted.

The study of breeding systems revealed that cross pollination was the more effective system in terms of both fruit set and seed set for all three populations. Additionally, it is interesting that cultivated individual plants had greater fruit set and produced more seeds by self-pollination than the other populations. The relatively

higher success of self-pollination in cultivated plants constitutes an advantage in production of fruits and seeds even in periods of scarcity of pollinators, and probably this has been a character favored by people through artificial selection under cultivation. A similar situation has been reported for *P. chichipe* (Otero-Arnaiz *et al.*, 2003). In the case of *M. schenckii* it is important to point out that the morphometric study by Blancas (2007) found that cultivated populations produce significantly higher number of fruits per branch than wild and silvicultural managed populations. This information reveals that people have favored more productive individual plants and, at least in part, this characteristic could be associated with self-pollination and for this reason these individual plants are more abundant under cultivation.

Natural pollination (control treatment) was significantly more successful in the cultivated individual plants (83.3% fruit set and nearly 90 seeds per fruit). This high success is likely the result of a higher number of visits of *Xylocopa mexicanorum* in this plant population. In the wild population both fruit and seed production were significantly lower than in cultivated population (Table 2) and production was even lower in the silvicultural managed population. In the wild population the visits of *Plabeia mexicana* were the most frequent, whereas in the silvicultural managed population the most frequent visitors were the horsefly and *Apis mellifera*. This information suggests that *P. mexicana* is a better pollinator than *Tabanus* sp. and *A. mellifera*. Although our observations and video filming indicate that *P. mexicana* is less efficient since they do not touch reproductive structures in many of their visits, their significantly higher number of visits could explain their higher effectiveness.

It appears clear that *X. mexicanorum* (apparently the most effective pollinator among the flower visitors recorded in this study) preferably visits the cultivated population with almost no visits to the other populations. This is likely the main cause

explaining the different reproductive success between the populations studied. The number of visits of *X. mexicanorum* is lower in the wild population and even lower in the silvicultural managed population. The density of flowers in the cultivated population is markedly higher than in the wild population and in this population the density of flowers is higher than in the silvicultural managed population. This pattern suggests the hypothesis that *X. mexicanorum* prefers to visit areas with greater resource availability, but this supposition is yet to be tested. However, the relevant aspect to this study is that such differential affluence of flower visitor types among populations could provide partial barriers to pollen flow which, along with self-pollination could influence together important barriers to pollen flow between wild and cultivated populations.

Although this study identifies some factors affecting pollen flow among the populations of *M. schenckii* studied, preliminary data on population genetics has identified high levels of gene flow between these populations (César Maldonado and Alejandro Casas unpublished data). It is still necessary to determine what other factors are affecting genetic structure among these populations and to evaluate the importance of seed dispersal and the movement of vegetative propagules by humans in maintaining connectivity.

Larger fruit size and higher fruit production per branch are main phenotypical features favored by people in cultivated populations. Whether these characters are determined only by environmental factors or also by genetic information is a question still unanswered. According to Blancas (2007), the coexistence of individual plants expressing different fruit size and productivity within a single homegarden could be considered a sign that not only environmental conditions are determinant. In that case, the partial reproductive barriers identified in this study along with artificial selection could be important in explaining the phenotypical divergence characterizing the

incipient domestication process in *M. schenckii*. According to Blancas (2007) people select more productive individual plants to be planted in home gardens, and according to our data these plants produce significantly more flowers that become fruits due to a combination of self-pollination and the more frequent visits of *X. mexicanorum*. Therefore, the main targets of artificial selection in *M. schenckii* appear to be successful in relation to these reproductive aspects.

### **Acknowledgements**

The authors acknowledge support received from the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México (CONACYT project 2002-C1-0544), as well as the Dirección General de Asuntos de Personal Académico, Universidad Nacional Autónoma de México (DGAPA, UNAM projects IN220005 and IN219608). We thank Dr. Alfonso Valiente-Banuet for his criticism to an earlier version of the manuscript, and the people of San Luis Atlotitlán for their support and permission to conduct research on their land. Bees were identified by Dr. Ricardo Ayala from the Instituto de Biología at the Universidad Nacional Autónoma de México. We are grateful for technical support provided by H. Ferreira, and A. Valencia García. A UC MEXUS Visiting Scholar Fellowship provided financial support to KES during the preparation of this manuscript.

## References Capitulo II

Arellano, E., Casas A., 2003. Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla*

(Cactaceae) under silvicultural management in the Tehuacán Valley, Central Mexico.

Genetic Resources and Crop Evolution 50, 439-453.

Arias-Cóyotl, E. Stoner, K.E., Casas A., 2006. Effectiveness of bats as pollinators of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in wild, managed *in situ*, and cultivated populations in La Mixteca Baja, central Mexico. American Journal of Botany 93,1675-1683.

Blancas, J.J., 2007. Manejo tradicional y variación morfológica de *Myrtillocactus schenkii* (J. A Purpus) Britton & Rose en el Valle de Tehuacan, Puebla. MSc Dissertation, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México

Bravo-Hollis H., 1978. Las cactáceas de México, vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

Carmona, A., Casas, A., 2005. Management, phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. Journal of Arid Environments 60, 115-132.

Casas, A., Caballero, J., Valiente-Banuet A., 1999. Use, management and domestication of columnar cacti in south central México: A historical perspective. Journal of Ethnobiology 19, 71-95.

Casas, A., Caballero, J., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martinez, A., Dávila, P., 1999. 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., Dávila, P., Lira, R., Caballero, J., Cortés, L., Rodríguez, I., 2001. Plant resources of the Tehuacan Valley, Mexico. *Economic Botany* 55, 129-166.
- Casas, A., Barbera, G., 2002. Mesoamerican domestication and diffusion. In: Nobel, P.S. (Ed.), *Cacti: Biology and Use*. California: California University Press, 143-162.
- Casas, A., Cruse, J., Morales, E., Otero-Arnaiz, A., Valiente-Banuet, A., 2006. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15, 879–898.
- Casas, A., Otero-Arnaiz, A., Pérez-Negrón, E., Valiente-Banuet, A., 2007. *In situ* management and domestication of plants in Mesoamerica. *Annals of Botany* 100, 1101-1115.
- Casas, A., Rangel-Landa, S., Torres-García, I., Pérez-Negrón, E., Solís, L., Parra, F., Delgado, A., Blancas, J.J., Farfán, B., Moreno, A.I. 2008. *In situ* management and conservation of plant resources in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico: An ethnobotanical and ecological perspective. In: De Albuquerque, U.P, Alves-Ramos, M. (Ed), *Current topics in Ethnobotany*. Universidade de Pernambuco Recife, Brazil, 1-26.

Cruz, M., Casas, A., 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende*

(Cactaceae) under domestication in Central Mexico. Journal of Arid

Environments 51,

561-576.

Dávila, P., Villaseñor, J.L., Medina, R.L., Ramírez, A., Salinas, A., Sánchez-Ken, J.,

Tenorio P.,

1993. Listados florísticos de México. X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Instituto

de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.

García, E., 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen para adaptarlo a

las condiciones de la Republica Mexicana. Instituto de Geografía, Universidad

Nacional

Autónoma de México. México.

Lira, R., Casas, A., Rosas, R., Paredes, M., Pérez-Negrón, E., Rangel-Landa, S., Solís,

L., Torres,

I., Dávila, P. In press. Traditional knowledge and useful plant richness in the Tehuacán-

Cuicatlán

Valley, Mexico. Economic Botany.

Ruíz-Durán, M.E., 2007. Patrones de diversidad genética y proceso de domesticación de

*Polaskia chende* (Cactaceae) (Glosselin) Backeb., en el Valle de Tehuacán,

Puebla, México. BSc Dissertation. Universidad Michoacana de San Nicolás de

Hidalgo. Mexico.

Oaxaca-Villa, B., Casas, A., Valiente-Banuet, A., 2006. Reproductive Biology in wild and

silvicultural management populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán

Valley, Central México. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53, 277-287.

Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Bartolo, 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* 90, 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, 3313-4322.

Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Hamrick, J.L., Cruse, J., 2005b. Genetic variation and

evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán

Valley, Central Mexico analyzed by microsatellite polymorphism. *Molecular*

*Ecology* 14, 1603-1611.

Parra, F., Pérez-Nasser, N., Pérez-Salicrup, D., Lira, R., Casas, A., 2008. Population

genetics and

process of domestication of *Stenocereus pruinosus* in the Tehuacán Valley,

Mexico.

*Journal of Arid Environments* 72, 1997-2010.

Smith, C.E., 1967. Plant remains. In: Byers, D.S. (Ed). *The Prehistory of the Tehuacán*

Valley.

Volume one: Environmen and Suibsistence. Austin, Texas: University of Texas Press, 220-225.

Tinoco, A., Casas, A., Luna, R., Oyama K., 2005. Population genetics of wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* in the Tehuacán Valley, Central Mexico. Genetic Resources and Crop Evolution 52, 525–538.

**Table 1**

Timing of flower anthesis of *M. schenkii* in spring and winter (N = 28 flowers spring, 6 flowers winter).

Event	Winter (Hour)	Spring (Hour)
Anthesis begins	06:00-06:30	07:00-08:00
Flowers completely open	09:00 - 10:00	08:30 - 09:30
Pollen release	12:00 -13:30	12:00 - 13:30
Maximum turgidity of stigma	13:00 - 14:30	13:00 - 14:30
Starting of flower closing	10:00 - 10:30*	17:30 - 18:00
Flowers completely closed	11:00 - 11:30*	18:00 - 18:30
Total duration of anthesis	29 hours	11 hours

\* Day after anthesis initiates.

**Table 2**

Fruit set (%) and seed production (average number  $\pm$  S. E.) in experimental treatments of pollination among wild, silviculture and cultivated populations of *M. schenkii*. N=30 for each treatment within each type of population.

	Successful fruits (Percentage)		
	(seeds produced $\pm$ S.E.)		
	Population		
	Wild	Silviculture	Cultivated
Control	40%	26.7%	83.3%
	(68.6 $\pm$ 13.9)	(65.7 $\pm$ 16.5)	(87.2 $\pm$ 7.8)
Cross-pollination	80%	53.3%	50%
	(79 $\pm$ 12.9)	(77.8 $\pm$ 11.6)	(90.6 $\pm$ 13.4)
Non-manipulated self-pollination	3.3%	10%	23.3%
	(1 $\pm$ 0)	(4.6 $\pm$ 2.7)	(53 $\pm$ 13.1)
Manipulated self-pollination	16.7%	10%	6.7%
	(2.8 $\pm$ 1.2)	(9 $\pm$ 7.5)	(2 $\pm$ 0)

## Figure legends

**Fig. 1.** Location of San Luis Atolotitlán within the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve and the wild, silviculture, and cultivated populations of *Myrtillocactus schenckii* studied.

**Fig. 2.** Blooming and fruit production of the populations of *M. schenckii* studied. (a) proportion of open flowers with respect to the total number of phenological parts, (b) average number of fruits per individual plant per population.  $\diamond$  Wild population,  $\blacksquare$  Silviculture population,  $\triangle$  cultivated population.

**Fig. 3.** Nectar production over time during anthesis of flowers of *M. schenckii* (average and standard errors, N= 30 flowers, 3 flowers per hour).

**Fig. 4.** Average number of visits in the populations studied. Bars represent confidence intervals according to Tukey multiple range tests to ANOVA.  $\blacksquare$  Total number of visits. In wild population  $F=65.01$ ,  $DF=3$ ,  $p<0.000$ ; in silviculture population  $F=41.99$ ,  $DF=3$ ,  $p<0.000$ ; in cultivated population  $F=68.43$ ,  $DF=3$ ,  $p<0.000$ .  $\square$  Visits in which there were contact with anthers and stigma (effective visits). In wild population  $F=14.54$ ,  $DF=3$ ,  $p<0.000$ ; in silviculture population  $F=44.46$ ,  $DF=3$ ,  $p<0.000$ ; in cultivated population  $F=91.50$ ,  $DF=3$ ,  $p<0.000$ .

Fig. 5. Frequency of insect visits over time to flowers of *M. schenkii*. ■ Common bee (*Apis mellifera*), □ Melliponinae bee (*Plabeia mexicana*), ■ Horsefly (*Tabanus* sp.), □ Carpenter bee (*Xylocopa mexicanorum*). Bars represent standard errors.

Fig. 6. Duration of insect visits recorded in the populations studied. ■ *Apis mellifera*, □ *Plabeia mexicana*, ■ *Tabanus* sp., □ *Xylocopa mexicanorum*. Bars represent confidence intervals according to Tukey multiple range tests for ANOVA performed. In wild population  $F=5.46$ ,  $DF=3$ ,  $p=0.001$ ; in silvicultural population  $F=1.92$ ,  $DF=3$ ,  $p=0.127$ ; in cultivated population  $F=31.28$ ,  $DF=3$ ,  $p<0.000$ .



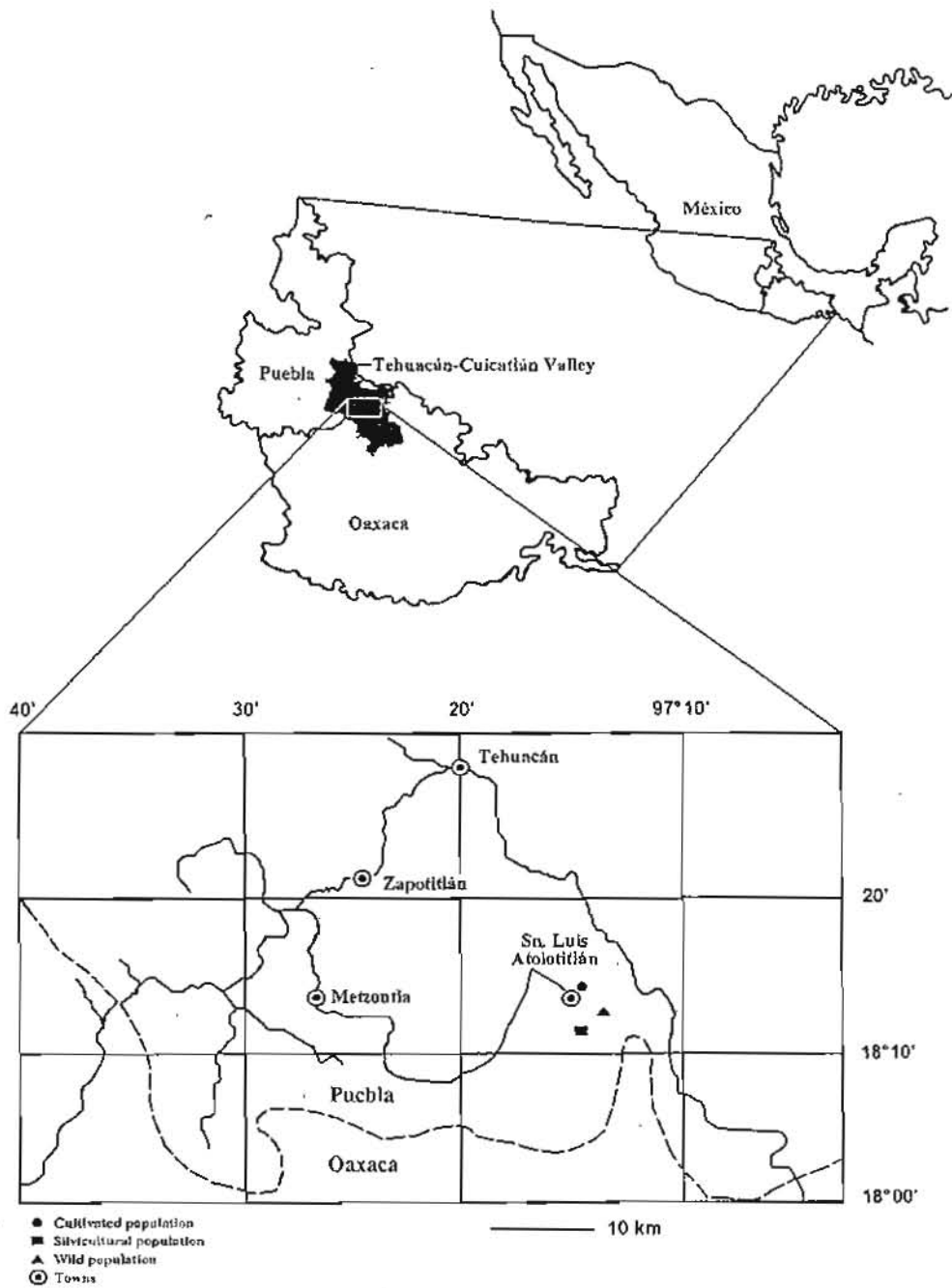
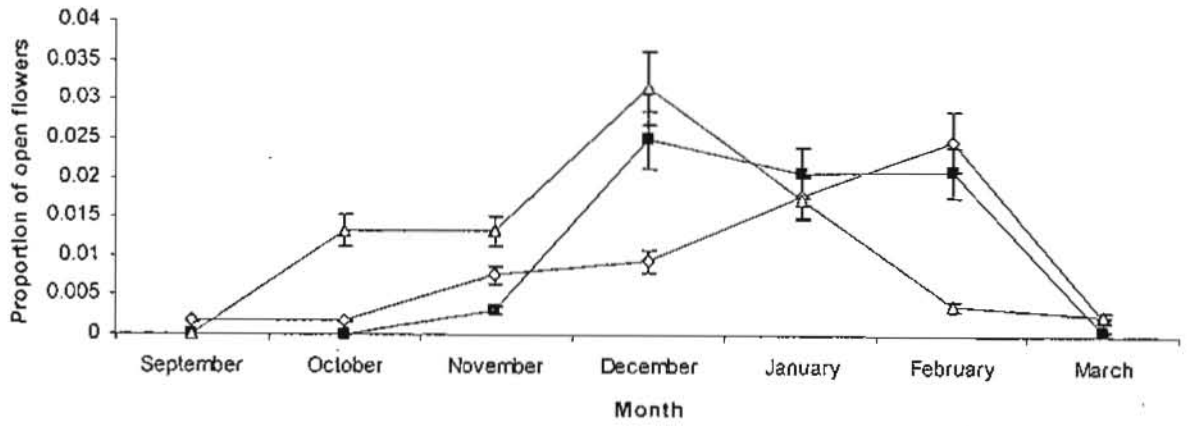
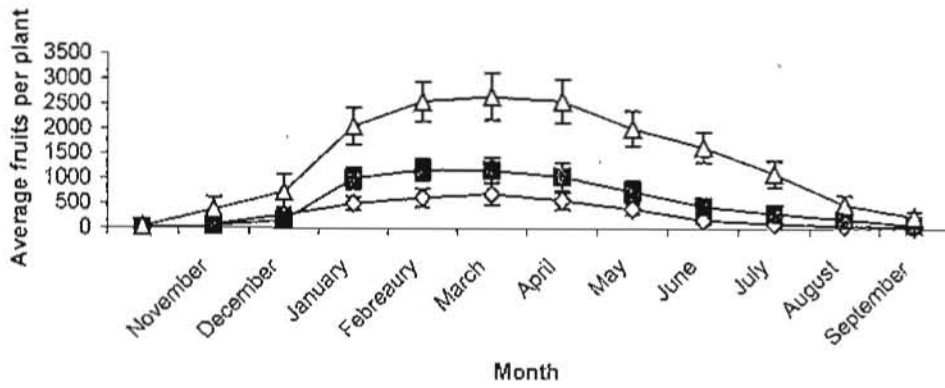


FIGURE 1

a)



b)



FIGURE

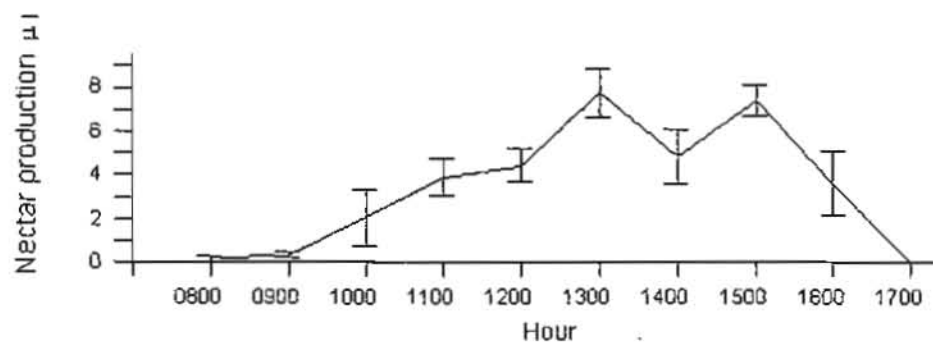
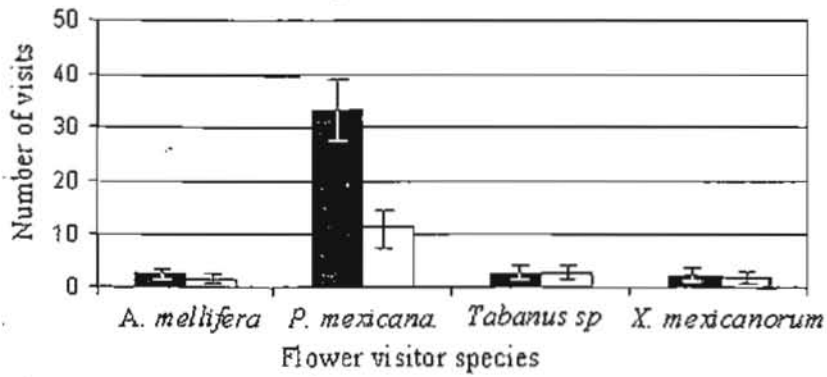
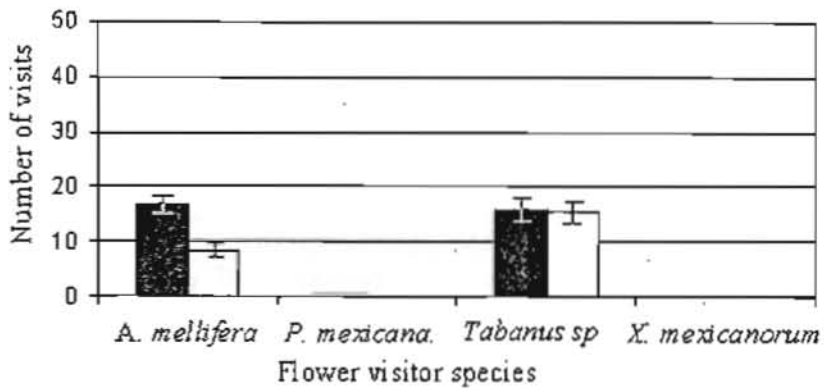


FIGURE 3

A) Wild population. n = 4 flowers



B) Silvicultural managed population. n = 5 flowers



C) Cultivated population. n = 5 flowers

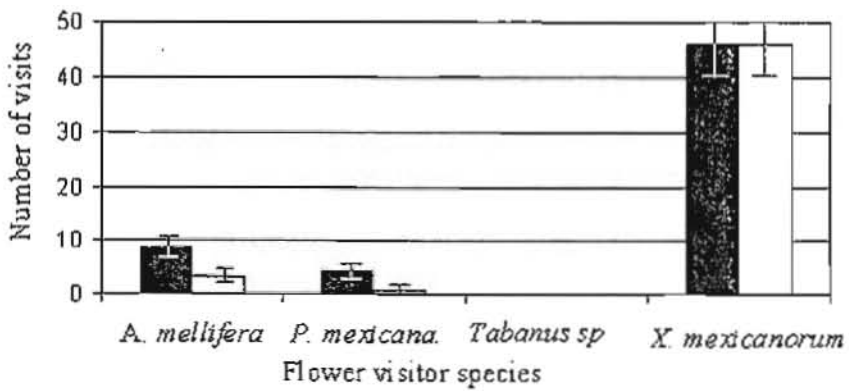
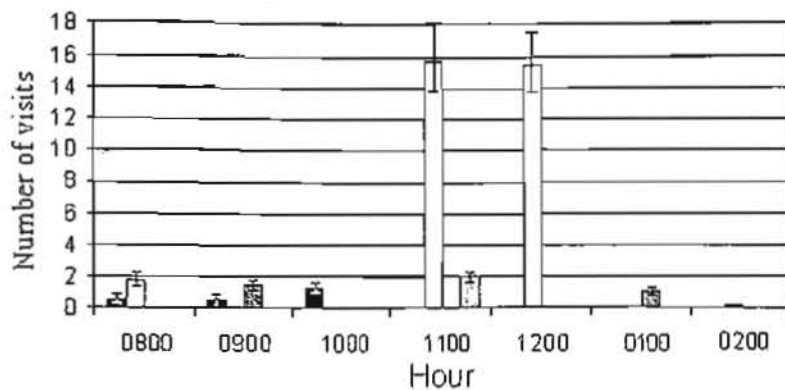
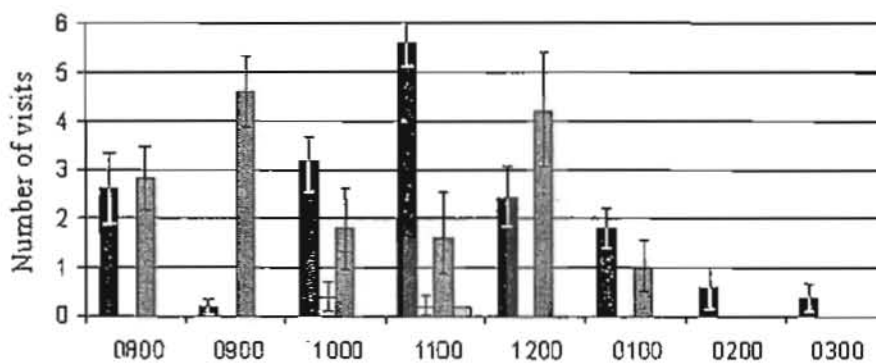


FIGURE 4

a) Wild population



b) Silvicultural managed population



c) Cultivated population

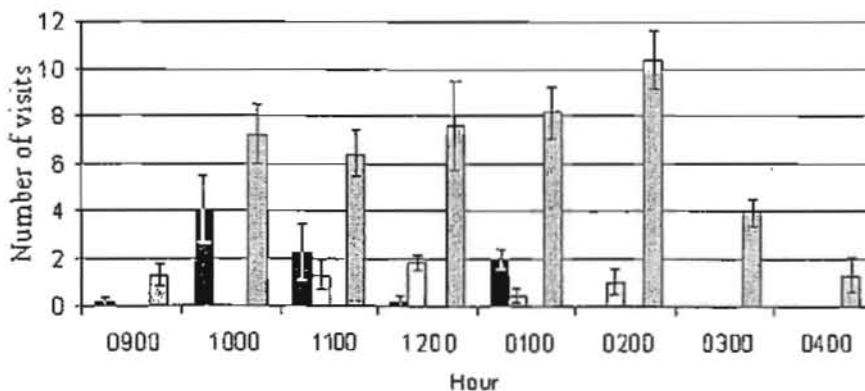


FIGURE 5

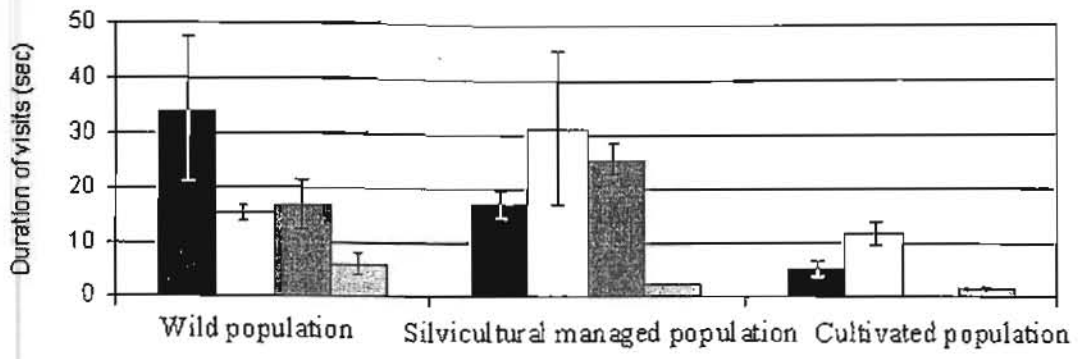


FIGURE 6

## CAPITULO III

### Discusión General

La producción de flores en las tres poblaciones estudiadas en términos generales se traslapa en el tiempo, siendo enero el mes en el cual la producción de flores es similar en las tres poblaciones, lo que sugiere que el flujo de genes entre las tres poblaciones es más probable que ocurra durante ese mes. No obstante, el estudio fenológico también revela que existe un desfase en los periodos de máxima producción de flores en las poblaciones estudiadas; es decir, la mayor oferta de polen entre las poblaciones difiere temporalmente. Este hecho sugiere que durante los picos desfasados de producción de flores (diciembre en las poblaciones cultivada y bajo manejo silvícola y febrero en el caso de la silvestre) existe una mayor probabilidad de que los cruzamientos ocurran entre individuos de una población, más que entre poblaciones. Este es un resultado similar al reportado en *P. chichipe* por Otero-Arnaiz *et al.* (2003), lo que permite apreciar que el manejo o la perturbación determinados por los humanos incide en modificaciones fenológicas similares en ambas especies.

Puede apreciarse en la Figura 2 del capítulo anterior que en la población cultivada el pico de producción de flores es más marcado que en las otras poblaciones, en el mes de diciembre, mientras que en las poblaciones silvestres y manejadas *in situ* la alta producción de flores se prolonga hasta febrero. La información etnobotánica (Blancas 2007) no permite visualizar que en el presente exista una intención deliberada por favorecer bajo cultivo plantas con un comportamiento fenológico particular. Es posible que por diferentes factores

ambientales, más asociados a la perturbación del área en que se encuentran que como resultado de un proceso selectivo, las zonas de traspatio permitan un desarrollo más rápido y sincrónico de las estructuras reproductivas a diferencia de las otras poblaciones, pero esto lo desconocemos aún. El hecho es que la concentración de la producción de flores durante ese intervalo más corto favorece una limitación, por lo menos parcial, al intercambio de polen entre la población cultivada y las otras dos estudiadas.

La biología floral durante la primavera registra un comportamiento de la antésis similar en las tres poblaciones, durando en promedio alrededor de 11 horas. La hora de liberación del polen y la receptividad del estigma ocurre en tiempos similares en los tres tipos de poblaciones, y existen mayores variaciones dentro de cada individuo y dentro de cada población que entre poblaciones. Las variaciones parecen estar asociadas a la incidencia de la radiación solar sobre los individuos y aún más específicamente sobre las ramas de éstos. Debe descartarse, por lo tanto, la existencia de barreras al flujo de polen entre poblaciones asociadas a este tipo de aspectos fisiológicos.

El momento crucial para la polinización ocurre entre las 12:00 h y las 15:00 h, intervalo en el que coinciden la liberación del polen, la mayor receptividad del estigma y la mayor producción de néctar. Este periodo también coincide con el de mayor actividad de los visitantes florales. Durante el invierno los tiempos de apertura, comienzo de liberación de polen y turgencia del estigma se retrasan cerca de una hora con respecto a lo registrado en primavera. En algunos días de invierno se registró un comportamiento atípico de algunas flores que prolongaron sustancialmente el periodo de antésis. Este comportamiento parece ser influenciado por el descenso de la temperatura, pues fue justamente durante días de invierno



particularmente fríos cuando se observó tal comportamiento de las flores; sin embargo, con el aumento de la temperatura en días subsecuentes las flores de los mismos individuos presentaron antésis de corta duración. Durante los días fríos se pudo apreciar que la afluencia de visitantes forales fue notoriamente escasa, por la tarde, alrededor de las 16:00 horas de los días fríos el estigma se observó aún turgente pero las anteras presentan cantidades mínimas de polen. No obstante, al día siguiente del inicio de la antésis la turgencia del estigma se mantuvo, por lo que es posible que la prolongación de la antésis incremente la posibilidad de exocruzamiento con polen fresco de flores que abren al día siguiente.

Algunas de las especies más cercanas a *M. schenckii* en las cuales se ha estudiado la biología floral muestran un comportamiento similar al descrito aquí en cuanto a la duración de la antésis en invierno. En *Polaskia chende*, especie que se reportó con antésis diurna (de las 8:00 hrs. a las 18:00 h) por Cruz y Casas (2002), se pudo observar que al igual que *M. schenckii* en algunos días de invierno la antésis se prolonga hasta la mañana siguiente del inicio de la antésis. El comportamiento invernal más claro y regular, sin embargo, es el reportado para *Polaskia chichipe* por Otero-Arnaiz *et al.* (2003), quienes observaron que la duración de la antésis en primavera es de 13 horas y en invierno de 28 horas. Este comportamiento permite a las flores de *M. schenckii* y *Polaskia* spp. estar disponibles para polinizadores nocturnos (en *P. chichipe* se registraron polinizaciones nocturnas efectivas) en algunos días de invierno. Sin embargo, dada la irregularidad de este comportamiento en *M. schenckii* no fue posible en este estudio hacer un seguimiento de los visitantes nocturnos y su eficacia en la polinización, pero este es sin duda un tema de gran importancia a estudiar en el futuro.

El estudio de los sistemas de cruzamiento reveló que existe autopolinización no manipulada en la población cultivada. Aunque la producción de semillas es notablemente más baja que las producidas naturalmente, es de hacerse notar que en estas poblaciones la producción de semillas por autopolinización fue marcadamente más alta que en cualquier otra población. El relativo éxito de la autopolinización en individuos cultivados constituye una ventaja en la producción de frutos y semillas en periodos de escasez de polinizadores, por lo que es posible que esta sea una característica seleccionada por los cultivadores de *M. schenckii*. Una situación similar fue encontrada en *Polaskia chichipe* por Otero-Arnaiz *et al.* (2003). La polinización cruzada fue la más efectiva en la producción de frutos y semillas. La más alta se registró en la población silvestre 80% siguiendo la manejada con 53% y la cultivada con 50%. Los tratamientos control, de polinización natural, fueron significativamente más exitoso en la población cultivada (83.3% de producción de frutos). Y tan alta eficacia puede ser resultado de la combinación de mayor número de visitas efectivas de *Xilocopa mexicanorum*, así como de autopolinizaciones que, como se indicó arriba son más frecuentes en esa población. Sin embargo, considerando el número de semillas de estos frutos (cerca de 90 en promedio) y los que se producen en los tratamientos de autopolinización (cerca de 70), es más probable atribuir estas diferencias a la participación diferencial de *X. mexicanorum*.

En la población silvestre el número de frutos fue menor a la mitad (40%) que los registrados en la población cultivada y en la población manejada *in situ* el número fue marcadamente más bajo. En el caso de la población silvestre las visitas de *Plabeia mexicana* fueron las más frecuentes, mientras que en las manejadas *in situ* lo fueron las de los tábanos y *Apis mellifera*. Esta información sugiere que *Plabeia mexicana* podría ser mejor polinizador que las dos últimas especies mencionadas,

aunque las observaciones y filmaciones sugieran lo contrario. De cualquier manera, llama la atención la marcada diferencia en el éxito de las polinizaciones naturales entre las poblaciones cultivada por un lado y la manejada y silvestre por otro. Es claro que *Xilocopa mexicana* (aparentemente el visitante más efectivo como polinizador) visita preferentemente la población cultivada, pero muy poco o nada las otras poblaciones. La razón de esta diferencia se desconoce, pero podría ser la causa principal de las diferencias en el éxito reproductivo en las poblaciones estudiadas. En la población cultivada el éxito en la producción de frutos se explica por el elevado número de visitas por flor (59.4), la mayoría de las cuales son efectivas en contactar el androceo y el gineceo. Es posible que los visitantes de esta población sean atraídos por la gran oferta de recursos que se tiene en los solares campesinos, dada la densidad de individuos que puede encontrarse en ellos, a diferencia de las poblaciones silvestres, y más aún de las poblaciones manejadas in situ, en donde los individuos están más espaciados unos de otros. Este es también un importante tema para futuras investigaciones.

Lo relevante en este estudio es que la asimetría en la afluencia de visitas entre las poblaciones cultivadas y las silvestres podría significar en los hechos un segmento adicional de barreras al flujo de polen, el cual, junto con la autopolinización y el desfase en el periodo de mayor producción de flores podrían determinar importantes barreras en el intercambio de polen entre poblaciones cultivadas y silvestres. Queda aún pendiente por responder cuál es entonces la explicación al elevado flujo de genes que se encuentra en esta especie a través de estudios de genética de poblaciones (César Maldonado, comunicación personal). Y al respecto, debe decirse por un lado que las barreras detectadas en este estudio solamente pueden considerarse como barreras parciales y que su eficacia en el aislamiento

reproductivo aún debe estudiarse con mayor detalle. Por otro lado, está aun pendiente por analizarse el proceso de dispersión de semillas, posiblemente el mecanismo más eficaz en el mantenimiento de flujo génico en esta y en otras especies de cactáceas columnares.

## Conclusiones

El periodo de floración de *M. schenkii* ocurre de septiembre a marzo, encontrándose diferencias en los momentos y en la forma en que se presentan los picos máximos de floración entre las poblaciones manejadas y silvestre.

El proceso de antésis es similar en las tres poblaciones y no parece influir en limitar el flujo de polen entre éstas.

El momento crucial para la polinización de *M. schenckii* ocurre entre las 12:00 h y las 15:00h, intervalo en el cual coincide la liberación del polen, turgencia del estigma, máxima producción de néctar y mayor actividad de visitantes florales.

Existe autopolinización en esta especie en una proporción baja y con una mínima cantidad de semillas producidas por fruto; sin embargo, este sistema de cruzamiento es significativamente más efectivo en individuos cultivados.

La polinización natural es menos exitosa en la población silvestre y más exitosa en la población cultivada. La diferencia parece estar relacionada con que en la población cultivada incide mayormente *Xylocopa mexicanorum* que parece ser la especie más eficaz en la polinización de *M. schenckii*.

El ligero desfase en el pico de producción de flores, la autopolinización exitosa en la población cultivada e ineficaz en las otras poblaciones, así como la afluencia diferencial de visitantes florales son factores que contribuyen a limitar el flujo de polen entre poblaciones manejadas y la silvestre. Esta limitación podría limitar el flujo

génico entre poblaciones y la dispersión de semillas ser un factor determinante en tal proceso.

## Bibliografía

- Blancas, J. J. 2007. Manejo tradicional y variación morfológica de *Myrtillocactus schenkii* ( J. A Purpus) Britton & Rose en el Valle de Tehuacan, Puebla. Tesis de maestría. Centro de Investigaciones en ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Cruz, M. and A. Casas. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51: 561-576.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, C. Bartolo, E. Pérez-Negrón y Valiente-Banuet. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacan Valley, Central México: Reproductive Biology. *American Journal of Botany* (4): 593-602.