



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en
Ecosistemas

DOMESTICACIÓN Y DISTRIBUCIÓN DE
LA VARIABILIDAD GENÉTICA DE
Stenocereus pruinosus (CACTACEAE) EN
MÉXICO.

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

FABIOLA ALEXANDRA PARRA RONDINEL

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ

COMITÉ TUTOR: DR. RAFAEL LIRA SAADE
DR. DIEGO PÉREZ SALICRUP

TUTOR INVITADO: DR. ANTONIO GONZÁLEZ RODRÍGUEZ

MORELIA, MICHOACÁN

SEPTIEMBRE, 2012



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de marzo del 2012, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la alumna **PARRA RONDINEL FABIOLA ALEXANDRA** con número de cuenta **506471683**, con la tesis titulada: "**Domesticación y Distribución de la variabilidad genética de *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) en México**", bajo la dirección del Dr. Alejandro Casas Fernández:

Presidente:	Dra. Beatriz Rendón Aguilar
Vocal:	Dr. Antonio González Rodríguez
Secretario:	Dr. Daniel Ignacio Piñero Dalmau
Suplente:	Dr. Salvador Arias Montes
Suplente:	Dra. Rafael Lira Saade

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 14 de junio del 2012.

M. del Coro Arizmendi
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

c.c.p. Expediente de la interesada

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas UNAM (PCBIOL), el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por el apoyo económico otorgado a través de la beca para la realización de mis estudios Doctorado en Ciencias Biológicas.

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 Tehuacán-Cuicatlán” (IN220005) y “Manejo y conservación *in situ* de los recursos vegetales de las zonas áridas de México: un enfoque ecológico y etnobotánico” (IN219608) y “Manejo y domesticación de recursos vegetales en Mesoamérica”(PAPIIT IN205111-3) 2011-2014. Fondos sectoriales SEMARNAT-CONACYT por apoyar el proyecto “Recursos Genéticos de México: manejo *in situ* y Bioseguridad” (2002-C1-0544) 2010-2013, así como al proyecto SEP- CONACYT “Manejo y conservación *in situ* de recursos genéticos de zonas áridas de México: un enfoque etnobotánico, ecológico y evolutivo (2008-103551)”. Al Royal Botanic Gardens Kew, Inglaterra, que apoyo el proyecto “Integral study of the columnar cacti of the Tehuacan-Cuicatlán Biosphere Reserve”. A la Red Latinoamericana de Botánica por la Beca Parcial de Apoyo a la Tesis de Posgrado Convocatoria 2010-2011.

Agradezco a mi tutor el Dr. Alejandro Casas Fernández por sus enseñanzas, confianza y amistad. Al Dr. Rafael Lira Saade, Dr. Diego Pérez Salicrup y Dr. Antonio González Rodríguez, miembros de mi Comité Tutorial por sus comentarios, observaciones y consejos durante el desarrollo de esta investigación. A los miembros del jurado por sus valiosas aportaciones a este trabajo, Dra. Beatriz Rendón Aguilar, Dr. Daniel Ignacio Piñero Dalmau, Dr. Salvador Arias Montes, Dr. Rafael Lira Saade y Dr. Antonio González Rodríguez.

AGRADECIMIENTO PERSONALES

A la Universidad Nacional Autónoma de México, por haber tenido el honor de haberme formado en esta imponente institución, ejemplo para nuestra América Latina.

Quiero agradecer de manera muy especial a mi asesor, el Dr. Alejandro Casas Fernández, quien guió mi camino en este proceso de formación académico y personal durante tantos años e hizo que mi estancia en esta ciudad y en este país se llevara a cabo en un ambiente muy familiar, como en casa. Gracias por las pláticas, por enseñarme, por escucharme, por consolarme, por hacerme reír. Maestro y amigo.

A la Dra. Alicia Castillo, por abrirme las puertas de su casa y por el cariño y fortaleza que me compartió.

Quiero reafirmar también mi profundo agradecimiento a mi comité tutorial, Dr. Rafael Lira Saade, Dr. Diego Pérez Salicrup y Dr. Antonio González Rodríguez, por confiar en que podría sacar adelante este proyecto profesional y apoyarme en aquellos momentos difíciles cuando el panorama era muy incierto.

Al técnico M. en C. Edgar Pérez Negrón por su apoyo en campo y por las facilidades técnicas para que este trabajo pudiera realizarse. Al Ing. Heberto Ferreira Medina e Ing. Alberto Valencia García por su apoyo en las redes y en las telecomunicaciones. A Atzimba López Maldonado por su disposición y apoyo en la Biblioteca. A Dolores Rodríguez Guzmán, Lilia Espinoza, Lilia Jiménez y Armando Rodríguez por su apoyo y facilitación administrativa.

Al Dr. Ken Oyama, por abrirme las puertas de su laboratorio, gracias, y a los muchachos y muchachas del Laboratorio de Ecología Genética y Molecular, amigos y compañeros, cuantos años compartidos.

Al Dr. Víctor Rocha, técnico del Laboratorio de Ecología Genética y Molecular, quien siempre estuvo para socorrerme en el trabajo de Laboratorio y levantarme el ánimo cuando las cosas no salían, y a Dolores Lugo Aquino, doña Lolis, asistente de técnico de laboratorio, por su apoyo en el laboratorio. A ambos gracias por la amistad de todos estos años.

A los investigadores del CIEco, por las enseñanzas y tiempo compartidos.

A todos los compañeros y amigos estudiantes del CIEco, los que aún quedan y a los que ya cambiaron de rumbo. Susana, Margarita, Adri, Gabi, Alicia, Mariana, Julio, Lucy, Yola, Ana, Juan Manuel, René, Paco Beto, Wil, y los que me faltan.

A mis compañeros de laboratorio en Ecología y Evolución de Recursos Vegetales, Selene, José, Nacho, América, Susana, Xitlali, Mariana, Yaaye, Danae, Ana Isabel, Carmen Julia, María del Carmen, Erandi, Alex, Karo, Alejandro, Luz, Leo. Gracias por las vivencias y ayuda en estos años compartidos de salidas de campo, días de laboratorio, estudios y de toda una vida en Morelia.

A mis queridos amigos y amigas Selene, Erandi, José Luis, Erika, Lety, Xitlali, Lupita, Jonathan, Pavka, Jorge, Mabe, Paulina, Reyna, Barby. Algunos estuvieron desde el principio, otros llegaron en el momento justo. Por ese corazón que les caracteriza y por estar cuando más los necesité. Las y los quiero.

A la familia Rivera Lozoya, por abrirme las puertas de su casa.

A mi carnalita y compatriota Pachi, que habría sido de mí en el cierre de esta etapa sin tu cariño y apoyo. Y a Natalia, por llegar como refuerzo de la peruanidad. Gracias amigas.

A mis queridos amigos de Perú, Gisella, Neto, Kathy, Jeff, Maru, Marcos, Cinthia, quienes me apoyaron siempre a la distancia. Allí les voy. A mi querido maestro y amigo Juan Torres, quien me impulsó a llegar a México. Ahora voy de regreso a cumplir lo prometido.

A mis queridos amigos de la Casa del Pueblo, Barranco, Alejo, Mel, Jorge, Franco, Erika, Mirtha, todos. Por Uds. sé que este mundo realmente tiene oportunidades.

A mi familia, cuyo amor y fuerza hizo que pudiera retornar a este país con más tranquilidad sabiendo que cuidarían de los míos. A mi Abuela Marina, ejemplo de fortaleza. A mis tías y tíos, primas y primos. A todos. Sin Uds. no se que hubiéramos hecho.

A mis padres Circe y Eloy, por creer en mí, por impulsarme a emprender vuelo a pesar del dolor y por continuar por los que nos quedamos. A mi hermana Ximena, por que te veo crecer cada día más y me enorgullece. Al ya no tan pequeño Sebastián, lunares de tu madre, porque tu corazón representa lo que ella nos dejó para recordarla, además de lo que ya eres en esencia, una personita hermosa.

A mi hermana Gabriela, por todo lo que nos tocó vivir juntas, por compartir la pasión por la Biología desde nuestros años de estudio en nuestra querida Universidad Agraria. Porque fue la primera en promover que yo continuara con este proyecto profesional y tan lejos de casa, aún en medio de su enfermedad. Porque con su partida reaprendí a vivir, a vivir por dos, por ella y por mí. Tu fuerza es ahora la mía.

A la memoria de mi hermana Gabriela,
cuya sonrisa y fortaleza siempre me acompañan.

A México, mi segundo hogar, país hermano de mi Perú.

ÍNDICE

RESUMEN	8
ABSTRACT.....	10
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	12
CAPÍTULO I	
Parra, F., J.J. Blancas y A. Casas. 2012. Landscape management and domestication of <i>Stenocereus pruinosus</i> (Cactaceae) in the Tehuacán Valley: Human guided selection and gene flow. <i>Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine</i> 8: 32	27
CAPÍTULO II	
Parra F., N. Pérez-Nasser, R. Lira, D. Pérez-Salicrup y A. Casas. 2008 Population genetics and process of domestication of <i>Stenocereus pruinosus</i> (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, México. <i>Journal of Arid Environments</i> 72: 1997–2010.	57
CAPÍTULO III	
Parra F., A. Casas, J.M. Peñaloza-Ramírez, A. Cortés- Palomec, V. Rocha-Ramírez y A. González-Rodríguez. 2010. Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed <i>Stenocereus pruinosus</i> (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico. <i>Annals of Botany</i> 106:483-496.	72
CAPÍTULO IV	
Distribución espacial de la variabilidad genética y origen de la domesticación de <i>Stenocereus pruinosus</i> (Cactaceae) en México.	87
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES.	123

RESUMEN

El uso de recursos vegetales y ecosistemas practicado por grupos étnicos indígenas de Mesoamérica ha implicado la domesticación de poblaciones de plantas y paisajes. En la región central de México, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán es una de las principales áreas de domesticación de plantas en Mesoamérica, siendo un excelente escenario para estudiar mecanismos vigentes de evolución bajo domesticación. En esta región, una de las especies que se encuentra en tal condición es *Stenocereus pruinosus*, la cactácea columnar bajo mayor intensidad de manejo en la región debido a la alta calidad de sus frutos comestibles. En el Valle de Tehuacán *S. pruinosus* se encuentra en selvas bajas caducifolias, así como tolerada, promovida y cultivada en sistemas agroforestales asociados a milpa y es cultivada en huertas. Se estudiaron los mecanismos y criterios de selección artificial campesina tradicional a través de entrevistas etnobotánicas semi-estructuradas, las consecuencias del proceso de domesticación sobre la genética de poblaciones mediante isoenzimas y microsatélites nucleares, así como sobre la diversidad y diferenciación morfológica en caracteres vegetativos y reproductivos. Asimismo, se evaluó la distribución de la variabilidad genética de *S. pruinosus* a nivel nacional. Los pobladores reconocen y favorecen tamaños grandes de frutos y sabores dulces, cáscaras delgadas sin espinas, y colores de pulpas rojas, naranjas y amarillas mayormente, identificando así 15 variedades. Las poblaciones silvícolas tienen 1.58 ± 0.77 variedades por parcelas, y en las huertas familiares 2.19 ± 1.12 variedades por huerta. La selección artificial se practica en huertas familiares y también en sistemas agroforestales, donde toleran y/o siembran ramas seleccionadas de fenotipos preferidos. Los pobladores obtienen fruta y ramas de las diferentes poblaciones y mueven propágulos (ramas) entre poblaciones o dentro de los mismos pueblos. Los análisis multivariados mostraron diferencias morfológicas entre poblaciones silvestres y cultivadas, mayormente debido a los caracteres reproductivos, pero los índices de diferenciación morfológica entre todas las poblaciones resultaron relativamente bajos. La diversidad morfológica de *S. pruinosus* ($DM = 0.600$) en promedio es mayor a otras cactáceas columnares previamente analizadas. La diversidad genética encontrada con isoenzimas para poblaciones manejadas y cultivadas fue de $H_E = 0.578$ y $H_E = 0.584$ respectivamente, mientras que en silvestres fue de $H_E = 0.583$. Para microsatélites en poblaciones manejadas y cultivadas la diversidad registrada fue $H_E = 0.743$ y $H_E = 0.700$ respectivamente, y en las silvestres fue de $H_E = 0.726$; no obstante, las diferencias no fueron significativas en ninguno de los casos. Las isoenzimas revelaron similitudes genéticas entre poblaciones con respecto al tipo de manejo, y los microsatélites nucleares revelaron grupos genéticos por tipo de manejo y de acuerdo con el origen de los individuos de las diferentes poblaciones. En ambos casos la estructura genética ($F_{ST} = 0.064$ para isoenzimas, $F_{ST} = 0.094$ para microsatélites) es moderada pero significativa, y los niveles de flujo génico son altos ($Nm_{FST} \gg 2$). La diversidad genética de *S. pruinosus* se concentra en la región Centro-Occidente del país, principalmente en el Istmo de Tehuantepec (mayor valor de $H_E = 0.841$) reduciéndose hacia los extremos ($H_E = 0.242$ en Tamaulipas). La estructura genética es significativamente alta tanto entre poblaciones como entre grupos regionales revelando que: i) a nivel nacional el grupo formado por poblaciones del norte y sur (Huasteca y Chiapas) diverge genéticamente del grupo formado por las poblaciones de la región Centro-Occidente (Valle de Tehuacán-Cuicatlán e Istmo de Tehuantepec) siendo posible que las poblaciones de la Huasteca incluyan material de la especie *S. griseus*; y ii) a nivel regional las poblaciones de Valles Centrales e Istmo de Tehuantepec divergen genéticamente de las del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. El flujo génico más alto ocurre entre las poblaciones del centro a norte y viceversa revelando que no existen barreras genéticas. Existen separaciones poblacionales finas significativas sobre todo en la región Centro-Occidente, las cuales serían

resultado de un efecto combinado de barreras genéticas, geográficas y otras asociadas al manejo humano. La domesticación de esta especie está generando diversidad y divergencias genéticas y morfológicas, promovidas por la selección artificial, el recambio e introducción de propágulos a las huertas desde poblaciones silvestres, silvícolas, otros pueblos o regiones, pero las diferencias continuamente se contrarrestan por el flujo natural de genes y el promovido por los humanos. El Istmo de Tehuantepec es un reservorio importante de diversidad genética en poblaciones silvestres de *S. pruinosus*, donde la reproducción sexual contribuiría mayormente debido a las óptimas condiciones de humedad de la región que favorecen el establecimiento de plántulas. En el Valle de Tehuacán el manejo es más activo que en otras regiones y, no obstante las limitaciones regionales para la reproducción sexual, sus poblaciones mantienen altos niveles de diversidad genética. Se propone que esta región pudo ser un área donde se originó la domesticación de *S. pruinosus*. Existen dificultades para diferenciar taxonómicamente a *S. pruinosus* de *S. griseus* debido a similitudes morfológicas; sin embargo, las diferencias genéticas identificadas sugieren que las poblaciones de la Huasteca podrían incluir material de un taxón distinto, probablemente *S. griseus*. La información acerca de cuáles son las consecuencias de la domesticación de *S. pruinosus* y dónde se originaron dichos procesos aporta más elementos para la reconstrucción de los procesos históricos del origen de la agricultura en Mesoamérica mediante el entendimiento de procesos actuales. Asimismo, es de destacarse la importancia de los conocimientos, prácticas y tecnologías tradicionales en el manejo de recursos vegetales, así como el intenso movimiento de germoplasma entre sitios, para la conservación de agroecosistemas tradicionales y su agrobiodiversidad. Se considera crucial incluir tales procesos en el diseño de estrategias de conservación de recursos genéticos de esta y otras especies nativas de la región Centro-Occidente y otras áreas de México.

Palabras clave: Mesoamérica, *Stenocereus pruinosus*, cactáceas columnares, evolución de cultivos, domesticación, manejo tradicional, manejo de germoplasma, conservación de recursos genéticos, reservorios de diversidad genética, Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

ABSTRACT

Utilization of plant resources and ecosystems practiced by indigenous ethnic groups of Mesoamerica has involved domestication of plants and landscapes. In the south-central region of México, the Tehuacán-Cuicatlán Valley is recognized as one of the most important areas of plant domestication in Mesoamerica, being an ideal setting for studying ongoing mechanisms of evolution under domestication. One species from this region under such process is *Stenocereus pruinosus*, a columnar cactus under high intensity of management due to the high quality of its fruits. In the Tehuacán Valley, *S. pruinosus* grows wild in tropical deciduous forest, it is tolerated, enhanced and cultivated in agroforestry systems, and it is cultivated in home gardens. This study documented the mechanisms and criteria of artificial selection by farmers using semi-structured ethnobotanical interviews; also, the morphological diversity and divergences of vegetative and reproductive characters resulting from selection on phenotypes. In addition, we investigated the consequences of the process of domestication on the population genetics of this species (with allozymes and nuclear microsatellites). Finally, the distribution of genetic variability of *S. pruinosus* at the national level was evaluated. Traditional farmers recognize and favor fruits of big size and sweet flavors, thicker peel without spines and mainly pulp colors as red, orange and yellow, recognizing a total of 15 varieties. Silvicultural populations have 1.58 ± 0.77 varieties per plot, and home-gardens have 2.19 ± 1.12 varieties. Artificial selection is practiced in home-gardens and also in silvicultural populations in agroforestry systems, where people tolerate and/or plants selected branches of preferred phenotypes. Traditional farmers obtain fruit and branches from different populations and move propagules (branches) between and within populations or within the same villages. Multivariate analysis showed morphological differences between wild and cultivated populations mainly for the reproductive characters but the mean morphological differentiation index resulted relatively low compared with other columnar cacti of the region. Mean morphological diversity of *S. pruinosus* ($DM = 0.600$) is higher than other columnar cacti previously studied. The genetic diversity found with allozymes for managed and cultivated populations were $H_E = 0.578$ and $H_E = 0.584$ respectively, while in wild populations it was $H_E = 0.583$. With microsatellites, genetic diversity in managed and cultivated populations were $H_E = 0.743$ and $H_E = 0.700$ respectively, while in wild ones was $H_E = 0.726$, but without significant differences for both markers. Allozymes revealed genetic similarities between populations related to management type, whereas microsatellites revealed genetic groups related to type of management and origin of individuals. In both cases the genetic structure is moderated ($F_{ST} = 0.064$ for allozymes, $F_{ST} = 0.094$ for microsatellites) but significant and the levels of gene flow very high ($Nm_{FST} \gg 2$). Genetic diversity of *S. pruinosus* concentrates in the south-central region of México, mainly in the Isthmus of Tehuantepec (higher value of $H_E = 0.841$), and decreases toward the extremes of the distribution ($H_E = 0.242$ in Tamaulipas). Genetic structure is significantly high both between populations and between regional groups, revealing: i) that at the national scale the group formed by northern and southern populations (Huasteca and Chiapas, respectively) genetically diverges from the south-central region (Valle de Tehuacán-Cuicatlán and Valles Centrales and Isthmus of Tehuantepec), which suggests being possible that populations from the Huasteca region includes material of *S. griseus*; and ii) at the regional level populations from Tehuacán-Cuicatlán Valley genetically diverges from Valles Centrales and Isthmus of Tehuantepec. The highest levels of gene flow were recorded between south-central and northern populations and viceversa revealing the absence of genetic barriers. There are specific and significant barriers mainly between populations from south-central México, probably resulting from the combined effect of genetic, geographic and human management barriers. Domestication of *S.*

pruinus generates diversity and genetic and morphological divergences, mainly promoted by artificial selection, renewal and introduction of propagules to home-gardens from wild, silvicultural populations and other villages and regions. However, human promoted and natural gene flow contributes to dilute those differences. The Isthmus of Tehuantepec is an important reservoir of genetic diversity of wild populations of *S. pruinus*, on one hand, since there sexual reproduction contributes finds favorable conditions of humidity to make successful seedling establishment. On the other hand, the management is more active in the Tehuacán Valley and populations maintain high levels of genetic diversity despite regional limitations to sexual reproduction. We therefore propose the Tehuacán Vallesy as a possible center of origin of domestication of *S. pruinus*. Some difficulties exist in the taxonomic differentiation of *S. pruinus* from *S. griseus* due to morphological similarities among thewse taxa, but the genetic differences identified in this study suggest that populations from Huasteca may include material from a different taxon, most probably *S. griseus*. Information from this study looking for understanding of an actual ongoing process of domestication of *S. pruinus* may help to reconstructing historical processes of the origins of agriculture in Mesoamerica. Likewise, this study highlights the importance of traditional knowledge, technologies and practices such as the high movement of germoplasm, for the maintaining of agroecosystems and of the agrobiodiversity within these systems. We consider that including such cultural background is crucial for designing strategies of conservation of genetic resources of this and other native species of the south-central region and other areas of México

Key words: Mesoamerica, *Stenocereus pruinus*, columnar cacti, crop evolution, domestication, traditional management, management of germoplasm, conservation of genetic resources, reservoirs of genetic diversity, Tehuacan-Cuicatlán Valley.

INTRODUCCIÓN GENERAL

INTRODUCCIÓN GENERAL

DOMESTICACIÓN

La domesticación es un proceso evolutivo que actúa en recursos específicos, guiado por los humanos a través de selección artificial, el cual permite a dichos recursos su adaptación a condiciones de cultivo o manejo humano (Darwin, 1859; Gepts, 2004). Mediante la selección artificial el hombre aumenta directamente la frecuencia de aquellos fenotipos deseables, promueve su crecimiento y cuidado y, en contraparte, puede incluso remover fenotipos no deseables (Casas *et al.* 2007). Al hacerlo, altera las frecuencias de caracteres tanto fenotípicos como genotípicos de las poblaciones manejadas y genera divergencias con respecto a sus ancestros silvestres (Pickersgill, 2007). Tales divergencias operan lo mismo en organismos bajo estadios incipientes o intermedios de domesticación, así como en aquellos que se encuentran en estadios más avanzados (Casas *et al.* 2007; Pickersgill, 2007). La domesticación involucra una pérdida gradual de adaptaciones al ambiente natural, debido a la disminución en la capacidad de reproducción y dispersión natural de la especie (Gepts, 2004). En los estadios más avanzados de domesticación, los organismos presentan una total dependencia con respecto al hombre para sobrevivir y reproducirse (Harlan, 1975; Hawkes, 1983; Gross y Olsen, 2010).

Comúnmente se ha estudiado a la domesticación como un proceso que ocurre en plantas asociadas a la agricultura, mientras que se tiene información escasa de si ocurre y cómo ocurre bajo otras formas de manejo, por ejemplo en sistemas silvícolas. Estudios en diferentes partes del mundo revelan que la domesticación asociada a la silvicultura es más común de lo que se pensaba (Colunga-GarcíaMarín *et al.*, 1986; Deneva, 1992;

Casas *et al.*, 1997, 2007; Erickson, 2008; Vargas-Ponce *et al.*, 2009; Ekué *et al.*, 2010; Machado de Freitas *et al.*, 2010, 2011; Vodouhè *et al.*, 2011). Además, la domesticación también puede ocurrir asociada al manejo de paisajes o ecosistemas (Rindos, 1984; Harris, 1989; Terrel *et al.*, 2003), mediante el cual los humanos modifican tanto los componentes físicos como biológicos de los ecosistemas naturales y agroecosistemas. Es decir, se puede analizar cómo opera la domesticación en especies particulares, así como en el contexto de las estrategias generales de manejo de paisajes (Casas *et al.*, 1997, 2007; Blancas *et al.* 2010; Parra *et al.*, 2012).

Los mecanismos mediante los cuales opera la domesticación son muy diversos, pero han sido relativamente poco documentados. De cerca de 3,000 especies de plantas domesticadas en el mundo se tiene información sobre cómo ha ocurrido el proceso para alrededor de 100 especies (Casas *et al.* 2007). Por ello, regiones como Mesoamérica y la región Andina, así como otros centros de origen de la agricultura (Harlan 1975), donde los procesos de domesticación son muy activos y diversos, constituyen áreas de gran valor para comprenderlos.

MESOAMÉRICA COMO CENTRO DE ORIGEN DE PLANTAS CULTIVADAS Y AGROBIODIVERSIDAD

Mesoamérica es uno de los principales centros de domesticación de plantas en el mundo (Vavilov, 1951; Harlan, 1975; Pickersgill, 2007). Más de 200 especies de plantas se domesticaron en esta región, alrededor de 20 de las cuales son de importancia económica global. Entre éstas destacan el maíz, frijoles, cacao, chiles, calabazas, algodón entre

otros (Lira *et al.*, 2009), cuya gran variabilidad intraespecífica y poblaciones silvestres que se encuentran en la región representan fuentes importantes de recursos genéticos.

Así mismo, en esta región se han identificado alrededor de 700 especies de plantas bajo manejo silvícola o *in situ* o cultivo de baja intensidad que tienen algún tipo de importancia regional como por ejemplo *Agave*, *Opuntia*, *Leucaena*, cactus columnares, *Chenopodium* y *Amaranthus*, o de importancia local como los “quelites”, del género *Amaranthus*, *Chenopodium*, *Porophyllum*, *Portulaca*, *Crotalaria*, *Anoda*, entre otros (Bye, 1993; Caballero, 1994; Zarate, 1997; Caballero *et al.*, 1998; Casas y Caballero, 1996; Casas *et al.*, 1996, 1999, 2006, 2007; Zárate *et al.*, 2005; Casas y Parra, 2007; Blancas *et al.*, 2010). Del manejo y domesticación de estas especies de plantas aun existe muy poca información, pero documentar estos temas es de gran interés debido a que representan fuentes de recursos genéticos de valor potencial.

El manejo silvícola involucra el manejo de recursos en poblaciones silvestres y es, en efecto, una práctica muy común entre las culturas mesoamericanas (Blancas *et al.*, 2010). Lo poco que se ha documentado de estas prácticas demuestra que la recolección es más compleja de lo que comúnmente se pensaba, y que existe una amplia gama de formas de manejo y expresiones de intensidad de procesos de domesticación asociados a este tipo de prácticas (Casas *et al.*, 1996, 2008; González-Insuasti y Caballero 2007, Blancas *et al.*, 2010). Estas incluyen la **recolección sistemática** de partes o fenotipos útiles de especies de importancia económica o cultural; **tolerancia** de plantas con características preferidas por el hombre, sobre todo en sistemas perturbados como los agroforestales; **promoción**, dirigida a aumentar la densidad de población de especies o fenotipos útiles de una

especie y/o la **protección** de plantas que son utilizadas por los humanos en áreas de vegetación natural o manejada (Casas, 2001; Casas y Parra, 2007; Blancas *et al.*, 2010).

Aunque son todavía pocos los estudios al respecto, hoy es posible afirmar que la domesticación también puede ocurrir bajo formas de manejo *in situ* porque éstas pueden involucrar procesos de selección artificial favoreciendo la frecuencia de fenotipos deseables por el hombre (Casas *et al.*, 2007, 2008; Parra *et al.*, 2010). Por lo tanto, es posible encontrar un gradiente de formas de manejo que va desde las formas más simples de recolección o “forrajeo” *sensu* Harris (1989), hasta las formas más complejas de manejo agrícola (Blancas *et al.*, 2010), pasando por diversas formas de manejo incipiente.

Existe evidencia arqueobotánica con signos tempranos de domesticación que indican que Mesoamérica (especialmente las zonas áridas de México) es uno de los centros de domesticación de plantas más antiguos de América y del Mundo (Vavilov, 1951; Harlan 1975; Hawkes 1983). Flannery (1986), MacNeish (1967, 1992) y Smith (1967) encontraron restos de más de 80 especies de plantas asociadas a restos humanos en varias cuevas del Valle de Tehuacán, Puebla, así como en la de Guilá Naquitz, Oaxaca. Entre éstas se incluyen especies como *Cucurbita pepo*, *C. moschata*, *C. argyrosperma*, *Phaseolus vulgaris*, *Zea mays* y *Lagenaria siceraria*, las cuales son particularmente relevantes para entender el origen de la agricultura y las civilizaciones del Nuevo Mundo hace cerca de 10,000 años.

La región centro occidente de México: el Valle de Tehuacan-Cuicatlán

Las zonas áridas y semi-áridas constituyen aproximadamente la mitad del territorio mexicano (Toledo y Ordóñez, 1993), y poseen una gran

diversidad vegetal (más de 6000 especies de plantas de un total de 20,000 a 30,000 existentes en el país) así como una tasa de endemismos del 60% (Rzedowski, 1993; Toledo y Ordóñez, 1993; Villaseñor, 2003). Dentro de esta área megadiversa, la región centro-occidente de México, que incluye la cuenca del río Balsas, el Valle de Tehuacán y Oaxaca, incluye una alta diversidad de ambientes que incluyen tipos de vegetación como los arbustos espinosos y el bosque tropical caducifolio propios de las zonas áridas (Casas *et al.*, 1999a). El Valle de Tehuacán-Cuicatlán es la parte más sureña de las zonas áridas y corresponde al llamado desierto Poblano-Oaxaqueño (Rzedowski, 1993; Toledo y Ordóñez, 1993) y es considerada la zona de mayor riqueza biológica de Norteamérica debido a la alta riqueza y diversidad de especies vegetales (más de 3000 especies de plantas vasculares) que varían mucho entre los tipos de vegetación reconocidos (Valiente-Banuet *et al.*, 2000, 2009), asociados a la gran heterogeneidad ambiental producto de la complejidad fisiográfica, climática y edafológica de la región (Dávila *et al.*, 2002).

En esta región se distribuyen 8 grupos étnicos indígenas (nahuas, popolocas, mixtecos, ixcatecos, chochos, mazatecos, cuicatecos, y chinantecos) los cuales representan cerca del 30% de la población humana que actualmente habita en la región (Casas *et al.*, 2001). La historia cultural de la región tiene de 12,000 a 14,000 años de antigüedad según los estudios arqueológicos de MacNeish (1967, 1992), representando una de las áreas de Mesoamérica donde la historia de uso de las plantas ha sido de las mejor documentadas de México (Casas *et al.*, 2008; Blancas *et al.*, 2010).

En la actualidad los grupos indígenas de la región practican diversas formas de interacción y manejo de sus recursos, incluyendo una variedad de prácticas agrícolas y silvícolas documentadas por

estudios etnobotánicos (Casas *et al.*, 2001, 2008; Lira *et al.*, 2009). Se han registrado poco más de 1600 especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Lira *et al.*, 2009), y por ello también se considera a ésta como una de las regiones más ricas de México en cuanto a conocimientos etnobiológicos.

PROCESOS VIGENTES DE MANEJO Y DOMESTICACIÓN DE PLANTAS EN EL VALLE DE TEHUACAN-CUICATLÁN Y EL CASO DE LAS CACTACEAS COLUMNARES

En el Valle de Tehuacán se han documentado cerca de 600 especies plantas útiles que reciben algún tipo de manejo, de las cuales alrededor del 58% son nativas; es decir, que coexisten con poblaciones silvestres (Blancas *et al.*, 2010).

Esta información plantea que en la región es posible documentar numerosos casos de especies en proceso de domesticación bajo manejo *in situ* o silvícola, y/o bajo manejo *ex situ*. Se han identificado 123 especies que forman parte de diferentes sistemas agroforestales (Casas *et al.*, 2008, Lira *et al.*, 2009; Blancas *et al.*, 2010). En éstos comúnmente se practica la **tolerancia** de individuos de especies de las que se consumen los frutos, semillas o botones (e.g *Agave marmorata*, *A. potatorum*); plantas usadas como combustible (e.g *Quercus* spp., *Lysiloma* spp., *Prosopis laevigata*); plantas arvenses que son toleradas en los campos de cultivo como el “chimalacate” (*Viguiera dentata*), quelites (e.g *Amaranthus hybridus*, *Crotalaria pumila*). Así mismo, hay especies bajo **promoción** o incremento de la densidad poblaciones de especies como “palmas” (*Brahea dulcis*) o bajo **protección** (e.g *Bursera copalifera*, *A. potatorum*) (Blancas *et al.*, 2010).

Es común encontrar gran diversidad de plantas útiles bajo múltiples prácticas de manejo simultáneamente (manejo *in situ* y *ex situ*), como

son los casos de *Ceiba aesculifolia* (Avendaño *et al.*, 2006), *Sideroxylon palmeri* (González-Soberanis y Casas, 2004) y *Leucaena esculenta* y diversas especies de cactáceas columnares (Blancas *et al.*, 2010). Se ha identificado que varias de estas especies se encuentran bajo procesos incipientes de domesticación, y que el patrón diversificado de usos en sistemas agrícolas y no agrícolas, forma parte de una cultura regional de uso múltiple de recursos y ecosistemas (Blancas *et al.*, 2010; Moreno-Calles *et al.*, 2010).

Cactáceas columnares en el Valle de Tehuacán

Las cactáceas columnares han llamado la atención de los estudios sobre domesticación en México (Casas *et al.* 2006), donde se encuentra la mayor diversidad de tales plantas como componentes dominantes de la vegetación de zonas áridas y han sido ampliamente utilizadas por los diferentes grupos étnicos indígenas del país durante miles de años.

La región centro-occidente de México es la zona de mayor diversidad y endemismo de especies de cactáceas columnares de México (Valiente-Banuet *et al.* 1996; Dávila-Aranda *et al.*, 2002), y es una de las áreas más representativas de la cultura de su uso y domesticación (Casas *et al.* 1999). El Valle de Tehuacán es la zona de mayor diversidad de este grupo debido a que ahí se encuentran 20 especies (Valiente-Banuet *et al.*, 2009), varias de las cuales fueron usadas desde las primeras etapas de ocupación humana (Callen, 1967; MacNeish 1967; Smith 1967). En la actualidad son usadas ampliamente como alimento, forraje, medicina, leña, materiales para construcción, y barreras de protección de suelos (Casas *et al.* 1999a; Casas y Barbera 2002; Casas *et al.* 2002). Todas las especies producen frutos comestibles, de diferentes calidades, y de algunas se aprovechan las semillas que son usadas para preparar guisos y salsas,

mientras que los botones florales y ramas jóvenes que se consumen como verduras (Casas *et al.*, 2008).

Manejo in situ y ex situ de cactáceas columnares

La práctica de manejo más común de estas cactáceas en la región es la recolección de las partes útiles en poblaciones silvestres. Sin embargo, también se realiza la cosecha de productos en poblaciones bajo manejo silvícola de 17 especies (*Mitrocereus fulviceps*, *Neobuxbaumia* spp., *Pachycereus weberi*, *Polaskia* spp.) y de 7 que se encuentran bajo cultivo *ex situ* en huertas familiares (*Stenocereus* spp., *Lemaireocereus hollianus*, *Polaskia chichipe*, *Myrtillocactus schenckii*, *Lophocereus marginatus*). Por lo tanto, es posible encontrar coexistiendo poblaciones silvestres, manejadas y cultivadas de una misma especie (Casas *et al.*, 1997, 1999a, 2007, 2008; Casas y Barbera 2002; Blancas *et al.*, 2010; Parra *et al.*, 2010).

Las poblaciones manejadas *in situ* forman parte de sistemas agroforestales asociados al tradicional cultivo de milpa en bosques transformados dominados por cactáceas columnares como los “bosques de chichipera” dominados por *Polaskia chichipe* (Moreno-Calles *et al.*, 2010, 2012), “bosque de garambullos” dominado por *Myrtillocactus schenckii* (Blancas *et al.*, 2010; Moreno-Calles *et al.*, 2010), y “jiotillales”, dominados por *Escontria chiotilla* (Moreno-Calles *et al.*, 2010; Parra *et al.*, 2008, 2010). En estos sistemas los individuos de las diferentes especies son mantenidos en pie al momento de limpiar el terreno para abrir milpas nuevas, pero adicionalmente los campesinos pueden sembrar propágulos vegetativos obtenidos en poblaciones silvestres o en las huertas de los pueblos (Casas *et al.*, 1997, 2007; Moreno-Calles *et al.*, 2010; Parra *et al.*, 2010). Por otro lado, el cultivo en huertas y

solares se realiza principalmente mediante la propagación vegetativa de ramas de fenotipos silvestres u otros previamente cultivados y seleccionados, así como mediante la siembra de semillas o el trasplante de individuos juveniles completos entre poblaciones, y/o tolerancia y cuidado de individuos deseables establecidos a través de semillas dispersadas por aves, murciélagos y humanos (Casas *et al.*, 1997, 1999, 2008; Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006; Blancas *et al.*, 2009; Parra *et al.*, 2010, 2012).

En el Valle de Tehuacán es posible encontrar un gradiente de manejo y domesticación de especies de cactáceas columnares. Tal gradiente se encuentra influido por la calidad de los productos de la especie útil, su papel en la subsistencia humana (importancia económica y cultural), la disponibilidad de poblaciones silvestres y la viabilidad de manipulación (Casas *et al.*, 1999). Especies con limitada o nula propagación vegetativa y lento crecimiento como *Escontria chiotilla* se encuentran entre las de menor intensidad de manejo, mientras que las especies del género *Stenocereus* como *S. stellatus* y *S. prinosus* (Casas *et al.*, 1997, 1999a, b; Parra *et al.*, 2008, 2010) se encuentran bajo mayor intensidad de manejo debido a su fácil y rápida propagación vegetativa y el gran interés de los pobladores en sus frutos.

CONSECUENCIAS DE LOS PROCESOS DE DOMESTICACIÓN EN LA VARIABILIDAD MORFOLÓGICA Y GENÉTICA.

En los procesos de domesticación el hombre generalmente toma sólo una fracción de los fenotipos y genotipos existentes en poblaciones silvestres de una especie cultivada, por lo que la diversidad genética de las poblaciones domesticadas generalmente es menor debido a efectos de cuello de botella (Hawkes, 1983;

Doebley *et al.*, 1992, 2006; Gross y Olsen, 2010). Estos procesos determinan diferencias en las frecuencias fenotípicas y genotípicas entre la población manejada y silvestre (Doebley *et al.*, 2006; Casas *et al.*, 2007; Pickersgill, 2007).

Las diferencias en los niveles de diversidad se pueden cuantificar haciendo uso de marcadores moleculares neutrales los cuales reflejan al menos parcialmente la historia evolutiva de genes que se encuentran o han estado bajo selección (Doebley *et al.*, 2006). Por ello, los marcadores moleculares son de gran utilidad para cuantificar la diversidad e intensidad de la diferenciación genética entre la especie cultivada y sus parientes silvestres.

Factores como el tipo de sistema reproductivo y de dispersión de semillas, distribución geográfica, y forma de vida (Hamrick y Godt, 1996) influyen en los niveles de diversidad y estructuración genética en poblaciones de especies vegetales. En el caso de las especies leñosas frutales perennes domesticadas, a su distribución geográfica se suma el origen geográfico de los individuos cultivados, y la capacidad de hibridación intra e inter-específica (Miller y Gross, 2011), un componente importante y frecuente de la evolución y especiación en plantas (Rieseberg y Ellstrand, 1993).

Por otro lado, frecuentemente en poblaciones de plantas manejadas y cultivadas se observa una mayor variabilidad morfológica que en poblaciones silvestres, sobre todo en las partes útiles para el hombre (Pickersgill, 2007). Tal variabilidad sería un resultado, al menos parcialmente, de la selección diferencial, así como del manejo y de la diversidad de preferencias culturales sobre los caracteres seleccionados en los cultivos por los humanos (Boster, 1985; Casas y Parra, 2007; Pickersgill, 2007). Con base en estos principios, el manejo va moldeando la diversidad

intraespecífica y se contribuye a mantener e incluso en algunos casos a incrementar la variabilidad morfológica. Esto, aunado a las características de historia de vida de dichas especies (como aspectos de la biología reproductiva, mecanismos de dispersión de propágulos sexuales y asexuales, requerimientos para la germinación de semillas y establecimiento de plántulas entre otros), y a condiciones ambientales donde se establecen, estarían determinando la diversidad morfológica que podemos encontrar en una amplia gama de plantas domesticadas.

Flujo génico guiado por el hombre

El flujo génico y la endogamia también pueden ser dirigidos deliberadamente por los humanos por lo que estos procesos también son relevantes para analizar la domesticación (Gepts, 1993; Parra *et al.*, 2010). En efecto, la incorporación de diversidad genética de poblaciones silvestres a cultivadas constituye una fuente primaria de la agrobiodiversidad para los campesinos tradicionales, lo que contribuye a incrementar la variabilidad en los agro-ecosistemas por el interés de la gente en mantener gran cantidad de variedades y para lo cual hay una continua introducción de materiales vegetales en las poblaciones manejadas (Casas y Parra 2007; Zimmerer, 2010) cuyo flujo de genes se suma a lo adquirido mediante flujo natural de genes.

En el caso de plantas leñosas perennes, el sistema reproductivo y el síndrome de polinización tienen gran importancia en determinar la variación genética de las poblaciones (Miller y Gross, 2011), siendo crítico para el caso de cultivos. La mayor parte de las especies de árboles domesticados (75%) se propagan mayormente por vía vegetativa, mientras que la proporción de reproducción sexual es baja, siendo frecuente el movimiento desde poblaciones silvestres hacia huertos, y de múltiples

orígenes, lo que enriquece las reservas genéticas bajo cultivo (Miller y Gross, 2011).

Manejo tradicional y conservación de diversidad

El manejo de diferentes escenarios ambientales y organismos generalmente ocasiona una disminución en la diversidad biológica tanto a nivel de comunidades como de poblaciones. Sin embargo, existen excepciones que han sido documentadas entre pueblos indígenas a través del mundo. Este es el caso de los pueblos indígenas de México, los cuales al manejar sus ambientes locales conservan o incluso incrementan su diversidad biológica (Casas *et al.*, 2008). Diferentes estudios a nivel nacional (Nabhan *et al.*, 1982; Reinhart *et al.*, 1994; Toledo *et al.*, 1994; González-Soberanis y Casas, 2004; Zárate *et al.*, 2005) han documentado cómo diversos sistemas agrícolas conservan porciones importantes de su diversidad o superan la diversidad de los no agrícolas al ser enriquecidos con germoplasma introducido de múltiples orígenes. Esto indica que los procesos culturales contribuyen al mantenimiento de la biodiversidad (Bellón y Brush, 1994; Bellón, 1996) por lo que la supervivencia de tales culturas es crucial para la conservación de la diversidad biológica (Gadgil *et al.*, 1993), siendo sus conocimientos y tecnologías tradicionales elementos clave para el desarrollo de estrategias de conservación.

Los pueblos mesoamericanos generalmente se basan en estrategias tradicionales que buscan maximizar la obtención de recursos para cubrir las diferentes necesidades de una comunidad (Casas *et al.*, 2008). Simultáneamente buscan minimizar riesgos mediante el manejo de diferentes recursos, especies o de su diversidad intraespecífica en el caso de plantas cultivadas (véanse ejemplos en Zizumbo y Colunga, 1982; Alcorn, 1984; Caballero, 1991; Casas *et al.*, 1994) así como de ecosistemas o unidades ambientales. A

esta forma de aprovechamiento se le ha denominado uso múltiple de recursos naturales y ecosistemas, el cual involucra tanto elementos naturales como ecosistemas artificiales o manejados por el hombre (Altieri *et al.*, 1987; Toledo *et al.*, 2003; Blancas *et al.* 2010). Sin embargo, son pocos los estudios que registran y comparan la variación existente en poblaciones silvestres y manejadas, así como la interacción genética entre las mismas en un contexto de manejo tradicional. Por ello, es necesario promover mayor investigación en estos temas con la finalidad de desarrollar estrategias de conservación *in situ*. Tal meta es particularmente importante en el actual contexto de transformaciones culturales y de degradación de ecosistemas naturales y artificiales asociados a dichos grupos culturales, los cuales generan procesos irreversibles de erosión genética y cultural (Toledo, 2008).

Consecuencias de procesos de domesticación en cactáceas columnares

Previamente al presente estudio, los efectos de la selección artificial sobre la genética de poblaciones de cactáceas columnares habían sido documentado para *Polaskia chichipe* (Otero-Arnaiz *et al.* 2005 a, b), *Escontria chiotilla* (Tinoco *et al.* 2006), *P. chende* (Ruíz-Durán 2007) y *Stenocereus stellatus* (Casas *et al.*, 2006, 2007), encontrando que el manejo tradicional de estas especies generalmente mantiene altos niveles de diversidad genética, similares a los encontrados en poblaciones silvestres, siendo incluso superior en el caso de *S. stellatus*. Según los autores referidos, este patrón se debe probablemente a que el manejo tradicional comúnmente involucra el continuo recambio de plantas dentro de los terrenos manejados, introduciendo generalmente germoplasma desde otros pueblos o regiones. También, debido a la práctica de protección de plántulas establecidas a

partir de semillas en sus huertas, lo que favorece el flujo génico entre poblaciones silvestres y manejadas. Así mismo, los estudios referidos identificaron que las huertas tradicionales y los sistemas agroforestales son importantes reservorios de diversidad genética por lo que son clave para programas de conservación de recursos genéticos.

En estas cactáceas columnares se han encontrado bajos niveles de diferenciación genética y alto niveles de flujo génico entre poblaciones silvestres y manejadas (Casas *et al.* 2007). En el caso del género *Stenocereus* el flujo génico es influenciado por sus principales polinizadores, especies de murciélagos como *Leptonycteris yerbabuena* y *Choeronycteris mexicana* (Cortés-Díaz, 1996; Casas *et al.*, 1999c; Arias-Cóyotl *et al.*, 2006), así como por sus dispersores de semillas, entre los cuales se cuentan aves, murciélagos y humanos (Casas *et al.*, 2007).

En las mismas especies se han registrado divergencias morfológicas significativas entre las poblaciones silvestres y las manejadas, y estas últimas poseen mayores frecuencias de los fenotipos preferidos, que suelen ser frutos grandes y dulces, con piel delgada y pocas espinas y pulpa de diferentes colores (Casas *et al.*, 1999; Cruz y Casas, 2002; Arellano y Casas, 2003; Carmona y Casas, 2005; Blancas *et al.*, 2009). Por otro lado, los patrones de diversidad genética parecen estar influenciados tanto por el manejo humano como por la historia natural de cada especie. Por ejemplo, para *Myrtillocactus schenkii* Blancas *et al.* (2009) reportaron que su reproducción mixta (clonal y sexual) favorece una alta frecuencia de establecimiento de plántulas, las que a su vez son cuidadas por el hombre en las huertas, y también son introducidas desde poblaciones silvestres a los poblados. Aspectos como adaptaciones particulares a la aridez (Guillén *et al.*, 2011), así como la biología reproductiva (Casas *et al.*, 1999c; Otero-

Arnaiz *et al.*, 2003; Oaxaca-Villa *et al.*, 2006; Ortiz *et al.*, 2010) entre otros, deben ser analizados de manera integral para comprender mejor los patrones de diversidad y diferenciación dentro de gradientes de intensidad de manejo en los que se encuentran.

Las cactáceas columnares son un grupo biológico ideal para el estudio de procesos vigentes de domesticación debido a que la coexistencia de sistemas no agrícolas con agrícolas permite entender tanto a nivel poblacional como a una escala del paisaje las interacciones y procesos que actúan sobre la diversidad genética y morfológica, así como comprender las motivaciones culturales que generan las prácticas de manejo y uso tradicional (Casas y Parra, 2007) que resultan en procesos de diferenciación así como diversificación genética y morfológica (Gross y Olsen, 2010).

***Stenocereus pruinosus*: “pitaya de mayo”.**

Para analizar cómo operan los procesos de selección artificial y domesticación tanto a nivel poblacional como a nivel de paisaje, se estudió *Stenocereus pruinosus*. Esta es una especie que se distribuye ampliamente en zonas semi-áridas de los estados de Oaxaca, Puebla, Chiapas, Tamaulipas, Veracruz, San Luis Potosí y Yucatán (Bravo-Hollis, 1978). Es una especie de sistema reproductivo auto-incompatible que es polinizada por murciélagos como *Leptonycteris yerbabuena* (Cortés-Díaz, 1996). Es una de las especies de cactus bajo mayor intensidad de manejo en el Centro de México (Casas *et al.*, 1999a; Gonzáles-Insuasti y Caballero, 2007). Sus frutos son comestibles y poseen un gran valor cultural que se refleja en la comercialización intensiva que se puede observar tanto en mercados locales como regionales. En el Valle de Tehuacán *S. pruinosus* se encuentra en poblaciones silvestres como parte del bosque tropical caducifolio asociado a valles aluviales de ríos estacionales (Parra *et al.*, 2010), las cuales coexisten con poblaciones

manejadas *in situ* o silvícolas, y con poblaciones bajo manejo agrícola que corresponden a plantas cultivadas en huertas familiares en pueblos tradicionales (Blancas *et al.*, 2010). En éstos, la selección humana suele favorecer individuos con características como tamaños grandes de frutos, sabores dulces, cáscara con pocas espinas y pulpa de gran variedad de colores (Parra *et al.*, 2008). Debido a estas condiciones, la especie constituye un sistema interesante para estudiar un proceso vigente de domesticación, así como los procesos y motivaciones culturales involucrados en la selección artificial que generan y conservan variabilidad genética y morfológica, dentro de un contexto cultural tradicional.

Con base en la información disponible, la presente investigación se planteó dos grandes preguntas:

- i) ¿Cómo operan los mecanismos de domesticación en poblaciones de *Stenocereus pruinosus* del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y cuales son sus consecuencias sobre la variabilidad y diferenciación morfológica y genética?
- ii) ¿Cómo se distribuye la variabilidad genética de esta especie en su distribución nacional?

HIPÓTESIS GENERALES

- i) La selección artificial opera bajo sistemas *tradicionales* de manejo *in situ* y bajo cultivo, siendo el intercambio de materiales vegetales (propágulos vegetativos y sexuales) entre poblaciones silvestres y manejadas, y la selección artificial los procesos dirigidos que generan diversidad y divergencias morfológicas y genéticas. De esta manera, se espera que en las poblaciones manejadas la selección artificial determine una mayor frecuencia de fenotipos preferidos por la gente

(frutos de mayor tamaño, más dulces, con menos espinas en su piel, entre otras características) y que tales diferencias determinen divergencias en las características morfológicas promedio entre poblaciones silvestres y manejadas. Se espera que la divergencia sea más pronunciada entre poblaciones silvestres y cultivadas, donde se presenta la menor y mayor intensidad de manejo, respectivamente.

- ii) Los estudios de genética de poblaciones en cactáceas columnares han detectado una baja diferenciación genética entre las poblaciones silvestres y manejadas debido a un elevado flujo génico entre ellas y una proporción de variabilidad genética dentro de las poblaciones que se mantiene e incluso se incrementa en especies bajo mayor intensidad de manejo como *S. stellatus* (Casas *et al.*, 2007). Patrones similares en la diversidad y estructura genética son esperables en *S. pruinosus* debido al intenso manejo y al alto flujo génico entre las poblaciones silvestres y manipuladas que coexisten, al menos en la región centro-occidente.
- iii) La alta diversidad biológica y cultural que se encuentra en la región centro-occidente del país, el importante número de endemismos, la coexistencia de poblaciones silvestres, manejadas *in situ* y cultivadas de diversas especies de cactáceas y particularmente de *S. pruinosus*, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, sugieren que esta región sea un probable centro de origen de la domesticación de *Stenocereus pruinosus* a partir del cual se difundió a otros sitios. Si esta hipótesis es cierta, se esperaría encontrar: a) una alta variabilidad genética tanto en poblaciones silvestres como manejadas y b) que ésta disminuya hacia los extremos de distribución de la especie.

OBJETIVOS

1. Documentar los tipos de manejo de *S. pruinosus* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, cómo se lleva a cabo la selección artificial, así como las prácticas dirigidas a conservar la diversidad morfológica y genética.
2. Determinar si existen divergencias morfológicas asociadas a manejo en las poblaciones de *S. pruinosus* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.
3. Comparar la diversidad genética de las poblaciones de *S. pruinosus* en condiciones silvestres, manejadas y cultivadas en el Valle de Tehuacán.
4. Evaluar la distribución y estructura de la variabilidad genética de *S. pruinosus* en su distribución nacional para poder determinar reservorios importantes de diversidad y potenciales sitios de origen de domesticación de esta especie.

El Capítulo I analiza los criterios y mecanismos de selección artificial, así como el movimiento de propágulos guiado por el hombre entre poblaciones silvestres y manejadas que coexisten en un paisaje. Se evalúan con mayor detalle las consecuencias de la selección artificial en los niveles de diversidad morfológica y divergencias fenotípicas entre poblaciones bajo los diferentes tipos de manejo. Este capítulo es un artículo publicado por Parra *et al.* (2012) en la revista **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine**. En el Capítulo II se analizan las consecuencias de la domesticación y selección artificial sobre la genética de poblaciones de *Stenocereus pruinosus* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán mediante isoenzimas. Lo constituye el artículo de Parra *et al.* (2009) publicado en el **Journal of Arid Environments**. En el Capítulo III se documentan los tipos de manejo de *S. pruinosus*, las motivaciones y mecanismos a través de los

cuales opera la selección artificial, sus consecuencias en términos de diferencias morfológicas entre poblaciones silvestres y manejadas, y sobre la diversidad genética, estructura genética y tasas de flujo génico entre poblaciones. Se utilizan como marcadores microsatélites nucleares. Este capítulo es un artículo publicado por Parra *et al.* (2010) en la revista **Annals of Botany**. El Capítulo IV evalúa cómo se distribuye la diversidad genética en poblaciones silvestres y manejadas de *S. pruinosus* en su rango de distribución nacional. Analiza posibles causas antrópicas y/o naturales de los patrones de diversidad y diferenciación genética identificados, discutiendo elementos para proponer a la región centro-occidente del país como un posible centro de domesticación de *S. pruinosus*. Finalmente, en la discusión general de la tesis se presenta una reflexión integral sobre los diferentes tópicos de este estudio. Se analiza también información de otros estudios con el fin de examinar las particularidades del patrón de domesticación de *S. pruinosus* y se plantean algunas nuevas preguntas de investigación a partir de lo encontrado en los diferentes capítulos.

REFERENCIAS

- Alcorn, J.B. 1984. *Huastec Mayan ethnobotany*. Austin, University of Texas Press.
- Altieri, M.A. y L.C. Merrick. 1987. *In situ* conservation of Crop genetic resources through maintenance of traditional farming systems. *Economic Botany* 41:86–96.
- Arias-Cóyotl, E., K. Stoner y A. Casas. 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.
- Arellano, E. y A. Casas. 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.
- Avendaño, A., A. Casas, P. Dávila y R. Lira, 2006. Use forms, management and commercialization of “pochote” *Ceiba aesculifolia* (H.B. & K.) Britten & Baker f. subsp. *Parvifolia* (Rose) P.E. Gibbs & Semir (Bombacaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 67 (1): 15–35
- Blancas, J., A. Casas, R. Lira y J. Caballero. 2009. Traditional management and morphological patterns of *Myrtillocactus schenckii* in the de Tehuacán Valley, Central México. *Economic Botany* 63: 375–387.
- Blancas J., A. Casas, S. Rangel-Landa, A. Moreno-Calles, I. Torres, E. Pérez-Negrón, L. Solís, A. Delgado-Lemus, F. Parra, Y. Arellanes, J. Caballero, L. Cortés y R. Lira. 2010. Plant Management in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany* 64 (4):287–302
- Bellón, M. y S.B Brush. 1994. Keepers of maize in Chiapas, Mexico. *Economic Botany* 48(2): 196–209.
- Bellón, M. 1996. The dynamics of crop infraspecific diversity: a conceptual framework at the farmer level. *Economic Botany* 50(1): 26–39.
- Boster, J.S. 1985. Selection for perceptual distinctiveness: evidence from Aguaruna cultivars of *Manihot esculenta*. *Economic Botany* 39: 310–325.
- Bravo-Hollis, E. 1978. *Las Cactáceas de México. Volumen I*. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Bye, R.A., 1993. The role of humans in the diversification of plants in Mexico. In: T.P Ramamoorthy, R.A. Bye, A. Lot y J Fa. (Eds.). *Biological Diversity of Mexico*. Oxford University Press, New York, 812pp
- Caballero, J. 1991. Maya homegardens: past, present and future. *Etnoecológica* 1(1): 35–56.
- Caballero, J. 1994. *Use and management of Sabal palms among the Maya of Yucatán*. PhD Dissertation, University of California, Berkeley, CA
- Caballero, J., A. Casas, L. Cortés y C. Mapes. 1998. Patrones en el conocimiento, uso y manejo de plantas en pueblos indígenas de México. *Revista de Estudios Atacameños* 16: 181–196.
- Callen, E. 1967. Analysis of the Tehuacán coprolites. En: Byers D.S. (ed.), *The Prehistory of the Tehuacán Valley. Volume One: Environment and Subsistence*. Austin: University of Texas Press. Pp 261–289
- Carmona, A. y A. Casas. 2005. Management, domestication and phenotypic patterns of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 60: 115–132.

- Casas, A. 2001. Silvicultura y domesticación de plantas en Mesoamérica. En: B. Rendón, S. Rebollar, J. Caballero y M.A. Martínez, (Eds.). *Plantas, cultura y sociedad estudio sobre la relación entre seres humanos y plantas en los albores del siglo XXI*. UAM Iztapalapa, Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. México.
- Casas, A. y G. Barbera. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion of cacti. En: Nobel, P. S. (Ed.). *Cacti: Biology and Uses. Capítulo 9*. University of California Press, Los Angeles, California. Pp. 143-162.
- Casas, A., J.L. Viveros, y J. Caballero. 1994. *Etnobotánica Mixteca: Sociedad, Cultura y Recursos Naturales en la Montaña de Guerrero*. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes/Instituto Nacional Indigenista, Mexico
- Casas, A. y J. Caballero. 1996. Traditional management and morphological variation in *Leucaena esculenta* (Moc. et Sesseé ex A.DC.) Benth. (Leguminosae: Mimosoideae) in the Mixtec region of Guerrero, Mexico. *Economic Botany* 50: 167–181
- Casas, A., M.C. Vásquez, J.L. Viveros y J. Caballero. 1996. Plant Management among the Nahuatl and the Mixtec in the Balsas River Basin, Mexico: An ethnobotanical approach to the study of plant domestication. *Human Ecology* 24: 455-478.
- Casas, A., B. Pickersgill, J. Caballero y A. Valiente-Banuet. 1997. Ethnobotany and domestication in xoconochtili, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and la Mixteca Baja, México. *Economic Botany* 51: 279-292.
- Casas, A., J. Caballero, y A. Valiente-Banuet., 1999a. Use, management and domestication of columnar cacti in the South-Central México: A historical perspective. *Journal of Ethnobiology* 19 (1): 71-95.
- Casas, A., J. Caballero, A. Valiente-Banuet, J.A. Soriano y P. Dávila. 1999b. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 522-533.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez y P. Dávila. 1999c. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 534-542.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, J. L. Viveros, J. Caballero, L. Cortés, P. Dávila, R. Lira, y I. Rodríguez. 2001. Plant resources of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany* 55(1): 129-166.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet y J. Caballero. 2002. Evolutionary trends in columnar cacti under domestication in south-central Mexico. Pp. 137-163. En: T.H. Fleming and A. Valiente-Banuet (Eds.). *Columnar cacti and their mutualists. evolution, ecology, and conservation*. Arizona, The University of Arizona Press.
- Casas, A., E. Pérez-Negrón, A. Otero, J. D. Lucio, M. E. Ruíz, F. Parra y J.J. Blancas. 2006. Manejo tradicional y conservación de la diversidad biológica de cactáceas columnares. En: De Albuquerque, U., J. F. Andrade-Marins y C. F. Castelo-Branco (Coord.). *Tópicos em Conservação e Etnobotânica de Plantas Comestíveis*. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Recife, Pernambuco, Brasil. Pp. 74-92.
- Casas, A., J. Cruse, E. Morales, A. Otero-Arnaiz, y A. Valiente-Banuet. 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: 1101–1115.
- Casas, A., S. Rangel, I. Torres, E. Pérez-Negrón, L. Solís, F. Parra, A. Delgado, J. Blancas, B. Farfán, A. Moreno. 2008. *In situ* management and conservation of plant resources in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico: An ethnobotanical and ecological approach. Pages 1–25 En: U.P. De Albuquerque y M. Alves-Ramos, (Eds.). *Current topics in Ethnobotany*. Research Signpost, Kerala, India.
- Casas, A y F. Parra 2007. Agrobiodiversidad, parientes silvestres y cultura. *LEISA Revista de Agroecología* 23(2): 5-8
- Colunga-GarcíaMarín, P., E. Hernández-Xolocotzi y A. Castillo-Morales. 1986. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia spp.* en el Bajío Guanajuatense. *Agrociencia* 65:7–49.
- Cortés-Díaz, V. 1996. *Biología de la polinización de Stenocereus pruinosus en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México*. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Iztacala, México. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cruz, M. y A. Casas. 2002. Reproductive biology and morphological variation of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51: 561-576.
- Darwin, C. 1859. *The origins of species by means in natural selection or the preservation of*

- favoured races in the struggle for life*. Londres. Inglaterra.
- Dávila, P., M. C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J. L. Villaseñor, A. Casas, y R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11:421–442.
- Dávila-Aranda, P., S. Arias-Montes, R. Lira-Saade, J.L. Villaseñor, y A. Valiente-Banuet. 2002. Phytogeography of the columnar cacti (Tribe Pachycereeae) in México: A Cladistic Approach. En: Fleming, T. and A. Valiente-Banuet (Eds.). *Columnar Cacti and their mutualists*. *Evolution, Ecology and Conservation*. The University of Arizona Press. USA.
- Denevan, W.M. 1992. The pristine Myth: The landscape of the Americas in 1492. *Annals of the Association of American Geographers* 82(3):369–385.
- Doebly, J. 1992. Molecular systematics and crop evolution. En: P.S. Soltis, D. Soltis, y J.J. Doyle, (Eds.). *Molecular Systematics of plants*. Chapman and Hall. London. Pp. 202–222.
- Doebly, J., B. Gaut y B. Smith. 2006. The Molecular Genetics of Crop Domestication. *Cell*: 1309–1321.
- Ekúé, M.R.M, B. Sinsin O. Eyog-Matig y R. Finkeldey. 2011. Uses, traditional management, perception of variation and preferences in ackee (*Blighia sapida* K.D. Koenig) fruit traits in Benin: implications for domestication and conservation. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 6: 2–14.
- Erickson, C.L. 2008 Amazonia: The Historical Ecology of a domesticated landscape. En: Silverman H and W.H. Isbell, (Eds). *Handbook of the South American Archaeology*. Springer. New york. Pp 157–183.
- Flannery, K. V., ed. 1986. *Guilá Naquitz*. Academic Press, New York
- Gadgil, M., F. Berkes y C. Folke. 1993. Indigenous knowledge for biodiversity conservation. *Ambio* 22: 151–156.
- Gepts, P. 1993. The use of molecular and biochemical markers in crop evolution studies. *Evolutionary Biology* 27:51–94.
- Gepts, P. 2004. Crop Domestication as a Long-term Selection Experiment. *Plant Breeding Reviews, Volume 24, Part 2*, Edited by Jules Janick. John Wiley & Sons, Inc
- Gonzales-Insuasti, M. y J. Caballero. 2007. Managing plant resources: How intensive can it be? *Human Ecology* 35: 303–314.
- Gonzalez-Soberanis, C. y A. Casas. 2004. Traditional Management and domestication of tempesquistle, *Sideroxylon palmeri* (Sapotaceae) in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central México. *Journal of Arid Environments* 59: 245–258.
- Gross, B. y K. Olsen. 2010. Genetic perspectives on crop domestication. *Trends in Plant Science* 15: 529–537.
- Guillén, S., T. Terrazas, E. De la Barrera y A. Casas. 2011. Germination differentiation patterns of wild and domesticated columnar cacti in a gradient of artificial selection intensity. *Genetic Resources and Crop Evolution* 58: 409–423.
- Hamrick, J. L. y M. J. W. Godt. 1996. Effects of Life History Traits on Genetic Diversity in Plant Species Philosophical Transactions. *Biological Sciences* 351: 1291–1298
- Harlan, J. 1975. *Crops and man*. Madison. Wisconsin: Foundation for modern crop science series. American Society of Agronomy.
- Harris, D. 1989. An evolutionary continuum of people-plant interaction. En: D.R. Harris and G.C. Hillman (Eds.). *Foraging and Farming. The evolution of Plant Exploitation*. Unwin Hyman Ltd. London
- Hawkes, J.G. 1983. *The diversity of crop plants*. Londres, Harvard University Press.
- Lira, R., A. Casas, R. Rosas-López, M. Paredes-Flores, E. Pérez-Negrón, S. Rangel-Landa, L. Solís, I. Torres, y P. Dávila. 2009. Traditional knowledge and useful plant richness in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany* 63(3):271– 287.
- Machado de Freitas, E., N. Peroni y U. de Albuquerque. 2010. Traditional knowledge and Management of umbu (*Spondias tuberosa*, Anacardiaceae): An endemic species from the semi-arid region of Northeastern Brazil. *Economic Botany*, 64(1):11–21.
- Machado-De Freitas, E., N. Peroni, C.M.C. Maranhão., M.I.S. Maciel. y U.P De Albuquerque. 2012. Analysis of umbu (*Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae)) in different landscape management regimes. A process of incipient domestication? *Environmental Monitoring and Assessment* 184(7): 4489–4499
- MacNeish, R. S. 1967. A summary of the subsistence. Pages 290– 331. En D.S. Byers (Ed.). *The prehistory of the Tehuacán Valley. Vol. 1. Environment and subsistence*. University of Texas Press, Austin.
- Macneish, R.S. 1992. *The origins of agriculture and settled life*. University of Oklahoma Press, Norman.
- Miller, A. y B. Gross. 2011. From forest to field: perennial fruit crop domestication. *American Journal of Botany* 98(9): 1389–1414

- Moreno-Calles, A., A. Casas, E. García-Frapolli y I. Torres. 2010. Traditional agroforestry systems in the arid Tehuacán Valley: their management and role in people's livelihoods. *Agricultural Systems* 80: 315–331.
- Moreno-Calles, A., A. Casas, E. García-Frapolli y I. Torres-García. 2012. Traditional agroforestry systems of multi-crop “milpa” and “chichipera” cactus forest in the arid Tehuacán Valley, Mexico: their management and role in people's subsistence. *Agroforestry Systems* 84(2):207–226.
- Nabhan, G.P., A. Rea, K. Reichhardt, E. Mellink y C.F. Hutchinson. 1982. Papago influences on habitat and biotic diversity: Quitobac oasis ethnoecology. *Journal of Ethnobiology* 2: 124-143.
- Oaxaca-Villa, B., A. Casas y A. Valiente-Banuet. 2006. Reproductive biology in wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53: 277-287.
- Ortíz, F., K. Stoner, E. Pérez-Negrón, y A. Casas. 2010. Pollination Biology of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in Wild and Managed Populations of the Tehuacan Valley, México. *Journal of Arid Environments* 74: 897–904
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, C. Bartolo, E. Pérez-Negrón, y A. Valiente-Banuet. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico: reproductive biology. *American Journal of Botany* 90(4): 593–602.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, J.L. Hamrick y J. Cruse-Sanders. 2005a. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Molecular Ecology* 14: 1603–1611.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas y J.L. Hamrick. 2005b. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe* an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* 14: 4313-4322.
- Parra, F., N. Pérez-Nasser, R. Lira, D. Pérez-Salicrup y A. Casas. 2008. Population genetics and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments* 72: 1997–2010.
- Parra, F., A. Casas, J.M. Peñaloza-Ramírez, A. Cortés- Palomec, V. Rocha-Ramírez y A. González-Rodríguez. 2010. Process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Annals of Botany*, 106:483-496.
- Parra, F., J.J. Blancas y A. Casas. 2012. Landscape management and domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley: Human guided selection and gene flow. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 8: 32.
- Pickersgill, B. 2007. Domestication of plants in the Americas: Insights from mendelian and molecular genetics. *Annals of Botany* 100: 925-940.
- Reichhardt, K., E. Mellink, G.P. Nabhan y A. Rea. 1994. Habitat heterogeneity and biodiversity associated with indigenous agriculture in the Sonoran desert. *Etnoecológica* 2(3): 21-34.
- Rieseberg, L.H. y N.C. Ellstrand. 1993. What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization?. *Critical Reviews in Plant Sciences* 12(3): 213-241.
- Rindos, D. 1984. *The origins of agriculture. An evolutionary perspective*. Academic Press, Inc.
- Rzedowski, J. 1993. Diversity and origins of phanerogamic flora of Mexico. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot and A. Y J. Fa. (Eds.). *Biological Diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press. Oxford: pp. 129-144.
- Rodríguez-Arévalo, I., A. Casas, R. Lira y J. Campos. 2006. Uso, manejo y procesos de domesticación de *Pachycereus hollianus* (F.A.C. Weber) Buxb. (Cactaceae), en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Interciencia* 31(9): 677-685.
- Ruiz-Durán, M.E., 2007. *Patrones de diversidad genética y proceso de domesticación de Polaskia chende (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- Smith, E. C. 1967. Plant remains. Pages 220– 255. In: D. S. Byers, (ed.). *The prehistory of the Tehuacán Valley. Vol. 1. Environment and subsistence*. University of Texas Press, Austin
- Terrel, J.E., J. Hart, S. Barut, N. Cellinese, A. Curet, T. Denham, C. Kusimba, K. Latinis, R. Oka, J. Palka, M.E. Pohl, K. Pope, P.R. Williams, H. Haines y J.E. Staller. 2003. Domesticated Landscapes: The Subsistence Ecology of Plant and Animal Domestication. *Journal of Archaeological Method and Theory* 10 (4): 323-368
- Tinoco, A., A. Casas, R. Luna, y K. Oyama. 2005. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural managed populations in the Tehuacán Valley, Central México. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 52: 525-538.

- Toledo, V.M., y M.J. Ordóñez. 1993. The biodiversity scenario of Mexico: A review of terrestrial habitats. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. (Eds.). *Biological Diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press. Oxford. Pp. 757-777.
- Toledo, V.M., B. Ortiz y S. Medellín-Morales. 1994. Biodiversity islands in a sea of pasturelands: indigenous resource management in the humid tropics of Mexico. *Etnoecológica* 2(3): 37-49.
- Toledo, V.M., B. Ortiz-Espejel, L. Cortés, P. Moguel y M.J. Ordóñez. 2003. The multiple use of tropical forests by indigenous peoples in Mexico: a case of adaptive management. *Conservation Ecology* 7: 9.
- Toledo, V.M. y N. Barrera-Bassols. 2008. *La Memoria Biocultural. La importancia ecológica de las sabidurías tradicionales*. Icaria Editorial, Barcelona.
- Vargas-Ponce, O., D. Zizumbo-Villarreal, J. Martínez-Castillo, J. Coello-Coello y P. Colunga-GarcíaMarín. 2009. Diversity and structure of landraces of agave grown for spirits under traditional agriculture: a comparison with wild populations of *A. angustifolia* (Agavaceae) and commercial plantations of *A. tequilana*. *American Journal of Botany* 96(2):448-457.
- Vodouhè, R., A. Dansi H.T. Avohou1, B. Kpèki y F. Azihou. 2011. Plant domestication and its contributions to *in situ* conservation of genetic resources in Benin. *International Journal of Biodiversity and Conservation* 3(2): 40-56.
- Valiente-Banuet, A., M.C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez y L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological Relationships between Columnar Cacti and Nectar-Feeding Bats in México. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119.
- Valiente-Banuet, A., A. Casas, P. Alcántara, P. Dávila, N. Flores-Hernández, M.C. Arizmendi, J.L. Villaseñor y J. Ortega-Ramírez. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67: 24-74.
- Valiente Banuet, A., L. Solís, P. Dávila, M.C. Arizmendi, C. Silva, J. Ortega-Ramírez, J. Treviño, S. Rangel-Landa y A. Casas. 2009. *Guía de la vegetación del Valle de Tehuacán – Cuicatlán*. México. UNAM, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad 2009. 206pp.
- Vavilov, N.I. 1951. The Origen, variation, immunity and breeding of cultivated plants. *Crónica Botánica* 13: 1-366.
- Villaseñor, J.L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28: 160-167.
- Zárate, S. 1997. Domestication of cultivated *Leucaena* (Leguminosae) in Mexico: The sixteenth century documents. *Economic Botany* 51(3): 238-250.
- Zárate, S., N. Pérez-Nasser y A. Casas. 2005. Genetics of wild and managed populations of *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* (Fabaceae: Mimosoideae) in La Montaña of Guerrero, Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52: 941-957.
- Zimmerer, K.S. 2010. Biological Diversity in agriculture and global change. *The Annual Review of Environment and Resources* 35:137-166.
- Zizumbo, D. y P. Colunga. 1982. *Los Huaves. La apropiación de los Recursos Naturales*. Universidad Autónoma de Chapingo. Departamento de Sociología Rural, Chapingo, México.

CAPÍTULO I

Parra, F., J.J. Blancas y A. Casas. 2012. Landscape management and domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley: Human guided selection and gene flow. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 8:32

This Provisional PDF corresponds to the article as it appeared upon acceptance. Fully formatted PDF and full text (HTML) versions will be made available soon.

Landscape management and domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacan Valley: human guided selection and gene flow

Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine 2012, **8**:32 doi:10.1186/1746-4269-8-32

Fabiola Parra (faparra@oikos.unam.mx)
José Juan Blancas (jblancas@oikos.unam.mx)
Alejandro Casas (acasas@oikos.unam.mx)

ISSN 1746-4269

Article type Research

Submission date 17 March 2012

Acceptance date 9 June 2012

Publication date 14 August 2012

Article URL <http://www.ethnobiomed.com/content/8/1/32>

This peer-reviewed article can be downloaded, printed and distributed freely for any purposes (see copyright notice below).

Articles in *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* are listed in PubMed and archived at PubMed Central.

For information about publishing your research in *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* or any BioMed Central journal, go to

<http://www.ethnobiomed.com/authors/instructions/>

For information about other BioMed Central publications go to

<http://www.biomedcentral.com/>

Landscape management and domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley: human guided selection and gene flow

Fabiola Parra¹
Email: faparra@oikos.unam.mx

José Juan Blancas¹
Email: jblancas@oikos.unam.mx

Alejandro Casas^{1*}
* Corresponding author
Email: acasas@oikos.unam.mx

¹ Centro de Investigaciones en Ecosistemas (CIECO), Universidad Nacional Autónoma de México (campus Morelia), Antigua Carretera a Pátzcuaro 8711 Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta, Morelia, Michoacán 58190, Mexico

Abstract

Background

Use of plant resources and ecosystems practiced by indigenous peoples of Mesoamerica commonly involves domestication of plant populations and landscapes. Our study analyzed interactions of coexisting wild and managed populations of the pitaya *Stenocereus pruinosus*, a columnar cactus used for its edible fruit occurring in natural forests, silviculturally managed in milpa agroforestry systems, and agriculturally managed in homegardens of the Tehuacán Valley, Mexico. We aimed at analyzing criteria of artificial selection and their consequences on phenotypic diversity and differentiation, as well as documenting management of propagules at landscape level and their possible contribution to gene flow among populations.

Methods

Semi-structured interviews were conducted to 83 households of the region to document perception of variation, criteria of artificial selection, and patterns of moving propagules among wild and managed populations. Morphological variation of trees from nine wild, silviculturally and agriculturally managed populations was analyzed for 37 characters through univariate and multivariate statistical methods. In addition, indexes of morphological diversity (MD) per population and phenotypic differentiation (PD) among populations were calculated using character states and frequencies.

Results

People recognized 15 pitaya varieties based on their pulp color, fruit size, form, flavor, and thorniness. On average, in wild populations we recorded one variety per population, in silviculturally managed populations 1.58 ± 0.77 varieties per parcel, and in agriculturally managed populations 2.19 ± 1.12 varieties per homegarden. Farmers select in favor of sweet

flavor (71% of households interviewed) and pulp color (46%) mainly red, orange and yellow. Artificial selection is practiced in homegardens and 65% of people interviewed also do it in agroforestry systems. People obtain fruit and branches from different population types and move propagules from one another. Multivariate analyses showed morphological differentiation of wild and agriculturally managed populations, mainly due to differences in reproductive characters; however, the phenotypic differentiation indexes were relatively low among all populations studied. Morphological diversity of *S. pruinosus* (average MD=0.600) is higher than in other columnar cacti species previously analyzed.

Conclusions

Artificial selection in favor of high quality fruit promotes morphological variation and divergence because of the continual replacement of plant material propagated and introduction of propagules from other villages and regions. This process is counteracted by high gene flow influenced by natural factors (pollinators and seed dispersers) but also by human management (movement of propagules among populations), all of which determines relatively low phenotypic differentiation among populations. Conservation of genetic resources of *S. pruinosus* should be based on the traditional forms of germplasm management by local people.

Keywords

Artificial selection, Columnar cacti, Domestication, Genetic resources conservation, Landscape management, Morphological variation, *Stenocereus pruinosus*

Background

Studies of subsistence patterns among indigenous cultures of Mesoamerica have documented that people commonly manage their territories for agriculture, animal raising, and use of forest products which provide complementary resources to satisfy households' needs. Such subsistence pattern has been called by Toledo and collaborators [1-3] the multiple using of natural resources and ecosystems, and involves use of both components and processes of natural and artificial ecosystems. In such context, particularly relevant are traditional agroforestry systems, which include components of natural vegetation managed through silvicultural practices and domesticated or semi-domesticated components managed through agricultural practices [2-4]. Agroforestry, silvo-pastoral areas, and forest management systems are all interconnected in territories, and processes occurring in one influence those occurring in the others.

Agroforestry systems include a high diversity of production systems; among them, particularly important in rural areas of Mexico are homegardens and the traditional multi-crop fields called "milpa" managed apart from houses. These systems and the surrounding landscape are widely recognized for their high capacity of conservation of natural biodiversity [4-7] and agrobiodiversity [7-9]. And such capacity has been documented in tropical wet areas [6,9] as well as in temperate, arid, and semi-arid zones [3,10-12]. Also, it has been documented that local peoples obtain from these systems a variety of products for complementing their subsistence needs [4,6].

All the managed systems mentioned may involve domestication, an evolutionary process guided by artificial selection *sensu* Darwin [13], determining morphological, physiological and genetic divergences among organisms driven by human purposes. Recently, several authors have recognized that genetic drift and gene flow may also be driven by humans and that these processes are relevant for analyzing domestication [14-16]. Domestication has commonly been analyzed in plants associated to agriculture and more scarcely in plants under silvicultural management, but recent studies throughout the world reveal that this process is more common than previously considered [17-26]. Most studies of domestication have analyzed the process occurring at biological populations' level, but it may also occur at landscape level by modeling both physical and biotic components of territories, as well as their interrelationships and processes in order to satisfy human needs. An integrated approach of analyzing domestication at both population and landscape levels may allow a better understanding of interactions of the processes in both agricultural and non-agricultural systems. Also, such approach may allow analyzing domestication operating on particular species within the context of general management strategies of landscapes and particular resources.

Agricultural and non-agricultural landscapes in territories are dynamic evolving socio-ecological systems [27]. In regions that are centers of origin of domestication, native varieties of crops have coexisted with their wild relatives and human cultures managing them [2], and such coexistence is a main factor favoring generation of agrobiodiversity. Therefore, strategies for conserving native agrobiodiversity need considering maintenance of biological sources of diversity, as well as human cultural motives that generate divergence [28]. For agrobiodiversity conservation, identifying and conserving populations of crop wild relatives and identification of interesting alleles for future breeding efforts is of high priority in order to ensure occurrence of gene flow among wild and domesticated populations [28-30]. For maintaining human cultural motives generating diversity, it is crucial favoring diversified use of crops, interchange of varieties, knowledge and management techniques [28]. Agroforestry systems are important bridges of gene flow among components of a matrix of landscapes [4,31], as well as reservoirs of traditional knowledge, plant management and processes of domestication [3-5,17,18,32,33]. Therefore, these systems are crucial for bio-cultural conservation agendas.

Mesoamerica is one of the areas with higher biological and human cultural diversity [34-36] and one of the main centers of domestication of plants of the World [37-39]. From nearly 7,000 plant species used by the Mesoamerican cultures, Caballero *et al.* [40] identified about 700 native plant species under incipient management and nearly 150 native species domesticated and managed intensively in agricultural systems. Therefore, Mesoamerica is an important area for studying how on-going mechanisms of domestication do operate [16].

In order to analyze processes of artificial selection operating at landscape level, we studied the case of pitaya, the columnar cactus *Stenocereus pruinosis* which can be found in wild, silviculturally and agriculturally managed populations in territories of human communities of the Tehuacán Valley, Central Mexico. Wild populations are groups of pitaya plants forming part of natural vegetation, reproducing and growing independently of humans; silviculturally managed populations are groups of plants originally wild but deliberately let standing, promoted, and cared in areas transformed for the multi-crop milpa agroforestry systems; and agriculturally managed populations are stands of plants propagated and cared in homegardens. Fruits of this cactus species are edible and their cultural value can be appreciated in relation to their intensive commercialization at both communitarian and

regional traditional markets. In the Tehuacán Valley, *S. pruinosus* can be found wild as part of tropical deciduous forests associated to alluvial valleys of seasonal rivers [16]. It also forms part of agroforestry systems cultivating the multicrop milpa in transformed forests of columnar cacti such as “chichipe forest” dominated by *Polaskia chichipe* [4,41], “garambullal forest” dominated by *Myrtillocactus schenkii* [3,4], and “jiotillales”, dominated by *Escontria chiotilla* [4,16,42]. In these systems individual plants of *S. pruinosus* and other species of columnar cacti are let standing when crop fields are open, but in addition people use to plant vegetative propagules from wild and agriculturally managed populations into homegardens [16]. Agriculturally managed populations are formed by plants cultivated in homegardens, which are principal areas of artificial selection of a number of plant species [3,16].

In a previous study [16] we documented that management by local people determines morphological and genetic divergences between wild and managed populations of *S. pruinosus*. Such divergences are caused by artificial selection favoring plants producing larger and sweeter fruits with pulp colors more diverse than the red pulp predominant in wild fruits, as well as fruit peel thicker or thinner than that characterizing fruits of wild plants, among other features. However, in our previous studies we also found that there are high levels of gene flow among all these population types. Gene flow is associated to movement of pollen and seeds by natural agents (mainly bats and birds, respectively), and we have supposed that movement of vegetative propagules by humans may also be relevant. Gene flow continually counteract processes of divergence determined by both natural and artificial selection and contributes to maintain and in some cases even increase genetic diversity in managed populations [16,42].

This study aimed at analyzing criteria and mechanisms of artificial selection and their consequences on morphological diversity and phenotypic divergences among wild and managed populations. Similarly to patterns documented for *Stenocereus stellatus* [3,32] and according to our previous population genetics’ studies in *S. pruinosus* [16,42], we hypothesized that managed populations would have higher morphological diversity than wild populations and that phenotypic divergence between wild and agriculturally managed populations would be higher than that between wild and silviculturally managed populations. Management and artificial selection of *S. pruinosus* is relatively more intense than that occurring in *S. stellatus* [16,42]; therefore, we expected that these trends in *S. pruinosus* would be more marked than in *S. stellatus*. In addition, we aimed at understanding human mechanisms determining spatial movement of propagules among wild and managed populations coexisting in a territory with a mosaic of wild and managed environmental units. In this respect, we hypothesized that along with natural mechanisms influenced by pollinators and seed dispersers, deliberate interchange of sexual and vegetative propagules favored by people could contribute to explain the high levels of gene flow documented previously.

Methods

Study area

Our study was conducted in territories of the villages of San Luis Atolotlán, Coatepec, and Coxcatlán, in the Tehuacán Valley, central Mexico (Figure 1). Three wild, three silviculturally managed and three agriculturally managed populations were studied, sampling 30 trees per wild and agriculturally managed population, but samples in silviculturally

managed populations varied from 15 to 30 plants according to their availability in agroforestry systems. Wild populations are located in the sites Santa Lucía and Fiscal within the territory of Coatepec, and in the site Cueva del Maíz (Maize Cave) within the territory of Coxcatlán, as part of natural patches of tropical deciduous forest associated to alluvial valleys of seasonal rivers (Figure 1). In these habitats the columnar cacti *Pachycereus weberi*, *P. hollianus*, *Escontria chiotilla*, *Stenocereus pruinosus*, and *S. stellatus*, are co-dominant with the trees *Prosopis laevigata* (Leguminosae), *Cyrtocarpa procera* (Anacardiaceae), *Ceiba aesculifolia* (Malvaceae), *Bursera morelensis* (Burseraceae), and *Parkinsonia praecox* (Caesalpinaceae). Silviculturally managed populations are located in scattered areas of milpa agroforestry systems used for seasonal agriculture of maize near the villages of San Luis Atolotitlán, Coatepec, and Coxcatlán. In this system people let standing individuals with useful phenotypes when natural vegetation is cleared for agriculture [43]. Finally, the agriculturally managed populations are in homegardens of the villages mentioned.

Figure 1 Study area. The Tehuacán Valley. Location of the villages and populations of *Stenocereus pruinosus* studied. W1 (Wild Santa Lucía); W2 (Wild Fiscal), W3 (Wild Coxcatlán), S1 (Silviculturally Managed San Luis Atolotitlán), S2 (Silviculturally Managed Coatepec) S3 (Silviculturally Managed Coxcatlán), A1 (Agriculturally managed San Luis Atolotitlán), A2 (Agriculturally managed Coatepec), A3 (Agriculturally managed Coxcatlán)

Ethnobotanical studies

After previous assemblies and permission by local authorities, we conducted ethnobotanical studies through semi-structured interviews to women and men of 63 households of the villages of San Luis Atolotitlán, Coatepec, and Coxcatlán, Puebla. Households were selected at random in San Luis Atolotitlán and Coatepec, where practically all homegardens have *S. pruinosus* among their components; but in Coxcatlán we selected the households interviewed according to presence of *S. pruinosus* in their homegardens. Interviews were directed to document perception of variation, nomenclature and classification of traditional varieties, criteria of artificial selection of *S. pruinosus* by local people, and how these criteria operate in different management conditions. Interviews were also directed to document how people select and carry out movement of vegetative propagules among populations coexisting within a territory, and what people do with seedlings and juvenile plants that become naturally established without human interference in parcels and other managed areas. Additional 20 semi-structured interviews were conducted with people of San Luis Atolotitlán and Coatepec who manage agroforestry systems where *S. pruinosus* occur, in order to document how agroforestry systems are connected with forests and homegardens and the importance of the multiple ways of plant and landscape management for conserving local biodiversity. Ethnobotanical information was analyzed through descriptive statistics.

Patterns of morphological variation

A total of 37 morphological characters (Table 1) were measured (three to five measurements per character per tree sampled) in samples of 15 to 30 cactus trees in each of the populations studied. Patterns of morphological similarity and differentiation among individual plants within populations and among populations were analyzed through multivariate statistical methods. We used Principal Components Analysis (PCA), Discriminant Function Analysis (DFA) and Cluster Analysis (CA) [44] to classify the individual plants sampled according to their morphological similarity, in this way exploring whether similarities are related to their management type.

Table 1 Mean values \pm s. e. of morphological characters analyzed in wild, silviculturally and agriculturally managed populations of *S. pruinosis*

Character	Wild populations	Silviculturally managed populations	Agriculturally managed populations	PC1	PC2
Fruit Volume (gr)**	B 56.577 \pm 3.241	B 67.048 \pm 4.188	A 127.882 \pm 4.909	-0.868	-0.182
Total fruit weight (g)**	B 55.913 \pm 3.137	B 67.369 \pm 3.983	A 127.109 \pm 4.634	-0.880	-0.205
Pulp weight (gr)**	B 30.881 \pm 2.019	B 36.447 \pm 2.505	A 80.064 \pm 3.553	-0.851	-0.224
Peel weight (gr)**	C 24.977 \pm 1.473	B 30.588 \pm 1.733	A 46.413 \pm 1.437	-0.783	-0.095
Peel thickness (cm)*	A 0.365 \pm 0.014	AB 0.342 \pm 0.011	B 0.324 \pm 0.011	-0.031	0.020
Number of areoles per peel cm ² **	A 2.007 \pm 0.048	A 2.017 \pm 0.034	B 1.672 \pm 0.045	0.655	0.174
Number of seed per fruit**	B 1212.279 \pm 52.420	B 1176.854 \pm 50.687	A 1597.572 \pm 59.397	-0.480	-0.100
seed weight (gr)**	B 0.00209 \pm 0.00001	B 0.00208 \pm 0.00001	A 0.00224 \pm 0.00001	-0.322	0.228
Sugar content in pulp ($^{\circ}$ Brix)**	B 6.720 \pm 0.251	A 8.140 \pm 0.281	A 8.643 \pm 0.220	-0.318	-0.090
Pulp acidity (pH)**	B 4.302 \pm 0.063	B 4.314 \pm 0.066	A 4.593 \pm 0.060	-0.283	-0.259
Pulp color	A 1.78 \pm 0.166	A 1.89 \pm 0.165	A 2.16 \pm 0.172	0.177	0.0015
Number of stem ribs**	B 5.751 \pm 0.039	A 5.971 \pm 0.039	A 5.938 \pm 0.048	0.082	0.324
Stem rib width (cm)	A 3.783 \pm 0.069	A 3.834 \pm 0.095	A 3.694 \pm 0.067	-0.265	0.517
Stem rib depth (cm)*	B 3.778 \pm 0.039	B 3.851 \pm 0.048	A 4.118 \pm 0.106	-0.325	0.208
Distance among rib areoles (cm)	A 3.167 \pm 0.052	A 3.268 \pm 0.0629	A 3.277 \pm 0.061	-0.179	0.183
Spines/areole	B 8.029 \pm 0.132	A 8.933 \pm 0.137	A 9.185 \pm 0.132	-0.060	-0.006
Size of central spines (cm)**	B 2.630 \pm 0.094	A 3.081 \pm 0.135	C 1.914 \pm 0.068	0.294	-0.076
Branch width (cm)**	C 10.403 \pm 0.099	B 11.119 \pm 0.150	A 11.823 \pm 0.113	-0.416	0.422
Height (m)*	A 4.751 \pm 0.133	B 4.176 \pm 0.139	AB 4.385 \pm 0.172	0.043	0.727
Plant size (m ³)	A 14.328 \pm 1.620	A 13.451 \pm 1.924	A 13.525 \pm 1.612	-0.015	0.736

Branch number**	B	B	A	-0.2240.603
	33.622 ±3.641	33.595 ±3.040	58.611 ±6.475	
Flower tube length (cm)**	C	B	A	-0.710-0.176
	9.240 ±0.136	9.675 ±0.132	10.317 ±0.102	
Corola maximun diameter (cm)**	C	B	A	-0.4070.143
	5.586 ±0.119	6.000 ±0.113	6.474 ±0.127	
Corola maximun intern opening (cm)	A	A	A	-0.3020.357
	3.008 ±0.049	3.067 ±0.048	3.170 ±0.046	
Flower tube minimum diameter(cm)**	C	B	A	-0.6320.239
	1.059 ±0.013	1.116 ±0.015	1.188 ±0.013	
Pericarpel diameter (cm)**	B	B	A	-0.7860.120
	1.461 ± 0.024	1.520 ± 0.024	1.655 ± 0.020	
Pericarpel length (cm)**	B	B	A	-0.806-0.135
	2.117 ±0.046	2.168 ±0.046	2.558 ±0.047	
Nectar chamber length (cm)**	B	B	A	-0.473-0.352
	1.616 ±0.029	1.644 ±0.028	1.796 ±0.033	
Nectar chamber diameter (cm)	A	A	A	-0.2540.466
	0.867 ± 0.021	0.851 ± 0.016	0.860 ± 0.013	
Ovary length (cm)**	B	B	A	-0.795-0.043
	1.057 ±0.027	1.079 ±0.035	1.341 ±0.025	
Ovary diameter (cm)*	B	AB	A	-0.6180.358
	0.706 ± 0.020	0.717 ± 0.175	0.767 ± 0.010	
Stile lengtht (cm)**	B	A	A	-0.111-0.263
	4.804 ±0.073	5.168 ±0.086	5.121 ±0.058	
Maximum stigma length (cm)**	B	B	A	-0.604-0.074
	1.205 ±0.028	1.248 ±0.036	1.377 ±0.030	
Number of stigma lobes**	B	A	A	-0.2680.326
	8.716 ±0.149	9.382 ±0.189	9.357 ±0.163	
Average stigma length (various lobes) (cm)**	C	B	A	-0.563-0.138
	1.010 ±0.036	1.154 ±0.034	1.277 ±0.030	
Anters length (cm)**	B	B	A	-0.2990.056
	0.257 ±0.004	0.263 ±0.004	0.283 ±0.003	
Anters width (cm)	A	A	A	-0.1440.018
	0.092 ± 0.002	0.091 ± 0.001	0.093 ±0.001	

Different capital letters among populations indicate significant differences according to ANOVA and Tukey tests ($*p \leq 0.05$, $**p \leq 0.01$). The last columns show eigenvectors of the first (PC1) and second (PC2) principal components according to PCA

Multivariate analyses PCA and DFA were performed using a data matrix with morphological characters considered as variables and individual trees sampled considered as operative taxonomic units (OTUs). CA was performed considering populations as OTUs. Due to differences associated to character type and measurement units, we standardized the data matrix using the algorithm $Y_0 = (Y-a)/b$; where Y_0 is the standardized value, Y is the real value of character state, a is its average and b its standard deviation [44]. PCA and CA were performed with NTSys 2.02 [45], and DFA using IBM SPSS Statistics 19. CA based on a similarity matrix calculated using the Pearson Correlation Coefficient, clustering by the technique of unweighted arithmetic average (UPGMA). In order to validate the CA we

calculated a cophenetic correlation matrix and the r value [44]. PCA was performed based on a similarity matrix using the coefficient of variance-covariance. Eigen vectors allowed identifying morphological characters with higher meaning to classify morphological patterns. DFA included a multiple analysis of variance (MANOVA) for testing significance of differences among wild, silviculturally and agriculturally managed populations. Tukey tests were also performed to identify the type of management showing significant differences. These tests were performed to identify trends of variation according to management and artificial selection intensity.

One-way ANOVA and Tukey (95% confidence) multiple-range tests were performed through IBM SPSS Statistics 19 to identify how morphological characters studied differed among populations according to their management type.

Morphological diversity and phenotypic differentiation

An index of morphological diversity (MD) was calculated based on the Simpson diversity index following methods for estimating morphological diversity proposed by Casas *et al.* [32] and Blancas *et al.* [46] to summarize information on the amount of variation of all variables. This index was defined as $MD = 1 - \sum_{i=1}^s (p_i)^2$ in which p_i is the proportion of the total number of individual plants sampled in a population showing the i th state of morphological character and s is the number of states of that character [32]. Frequencies of character states were first calculated with previous conversion to qualitative states, which were established based on intervals of values significantly different, according to one-way ANOVA comparing each character among populations studied and Tukey multiple range tests [32,47]. Significance of differences in MD among populations pooled by management type was tested with non parametric Wilcoxon tests (JMP, SAS Institute 1996). Phenotypic differentiation (PD) between pools of wild, silviculturally, and agriculturally managed populations was analyzed using the algorithm of Nei's genetic distance [48], which, considered the types and frequencies of morphological character states in populations as used by Blancas *et al.* [46]. According to this index, $D = -\ln I$, where $I = \sum x_i y_i / (\sum x_i^2 \sum y_i^2)^{0.5}$, x_i and y_i being frequencies of character states of different morphological features. Values of MD and PD of *S. pruinosis* populations were compared with those calculated for *S. stellatus*, *Polaskia chichipe*, *P. chende* and *M. schenckii* based on data by Blancas *et al.* [46], Casas *et al.* [18], and Cruz and Casas [49]. We additionally calculated these indexes for *Escontria chiotilla* based on morphometric data published by Arellano and Casas [50]

Results

Management of multiple ecological and cultural settings

Local people use to obtain fruits of *S. pruinosis* from forests as well as from agroforestry systems and homegardens. Cultivation of this species is mainly destined to consumption of fruit by households but commonly they also obtain incomes from their commercialization. All households interviewed affirmed to have commercialized this species fruit. Most of the households interviewed (65%) cultivate *S. pruinosis* at small scale (one to ten trees in their homegardens); nearly 25% of the households have more than ten trees (homegarden size being $500 \pm 5 \text{ m}^2$ on average) and an exceptional case was recorded managing several plantations ($5000 \pm 10 \text{ m}^2$) with hundreds of trees mainly destined to fruit commercialization. In agroforestry systems *S. pruinosis* may be abundant; for instance, in San Luis Atolotitlán

nearly 45% have more than 15 trees per parcel, but in Coatepec only 10% of households have more than 15 trees (parcel size being $1000 \pm 100 \text{ m}^2$ on average).

Gathering of fruit from wild populations complement requirements of fruits obtained in homegardens and agroforestry systems. It is practiced by nearly 70% of households interviewed. In Coatepec, nearly 90% of households gather fruits from wild populations from the sites Río Hondo and Fiscal, sampled in this study, which are 2 to 3 h away by foot path. People use to gather pitaya fruit while taking care of their goats.

In wild populations people commonly plant *in situ* branches of pitaya found in their walk, and take care of seedlings and juvenile plants. In some wild areas people used to establish seasonal small settlements with pitaya plantations. In these sites people collect fruits and commonly also branches for planting in homegardens.

Management of *S. pruinosus* in homegardens of the Tehuacán Valley is influenced by availability of plants in wild populations and agroforestry systems. In Coxcatlán, for instance according to local people, this cactus species is rare in homegardens since it is abundant in wild populations and agroforestry systems close to the town. There are few pitaya trees in homegardens, which were left standing when houses were constructed. Pitaya is abundant in the wild population of the Maize Cave (nearly 4 km), making unnecessary its cultivation, according to people. In Coatepec, for the contrary, wild populations of *S. pruinosus* are 15 to 20 km away from the town and according to people it is better to have trees of this species in their homegardens.

Morphological variation and artificial selection

Classification of traditional varieties

In the villages studied in the Tehuacán Valley, a total of six main traditional varieties of pitaya are recognized according to their pulp color: red, yellow, orange, pink, purple and white. But each variety in turn may include two or more sub-varieties. In total, we recorded 15 names of pitaya traditional varieties. Characters used by people to classify traditional varieties are pulp color, fruit size (small and large) and form (spherical or ovoid), flavor (sweet and sour), and amount of spines on the fruit peel. The latter characters are used for qualifying sub-varieties of a variety determined by pulp color. For instance, high thorniness is used for naming the sub-varieties “pachona” or “china” of the orange pulp pitaya. Names of animals are used for designating traditional varieties according to their size; for instance, the varieties called “shicanela roja” (“red shicanela”, “shicanela” being the name of an ant species), the “amarilla hormiga” (“yellow ant”) and the “amarilla gorrioncito” (“yellow little sparrow”), are some names making reference to pitaya varieties producing small size fruit.

On average, every household has 2.19 ± 1.12 varieties of pitaya in their homegardens. Nearly 88% of households have 1 to 3 varieties, the most abundant being those of red pulp (occurring in 81% of homegardens sampled), followed by those of yellow pulp (in 56% of homegardens), and orange pulp (in 38% of homegardens sampled). Nearly 13% of households manage 4 to 5 varieties, more commonly in Coatepec (16% of households) and less commonly in San Luis Atlotitlán (8% of households). Varieties with pink and white pulp are scarcer than those with other pulp colors (Table 2).

Table 2 Percentage of the households interviewed in villages of the Tehuacán Valley (n= 55 households) that manage different number of traditional varieties of *Stenocereus pruinosus*

Number of varieties	% of households
1	31
2	31
3	20
4	9
5	4

In Coatepec the most common varieties are those of red, yellow and orange pulp, (which occur in 64%, 64%, 52% of the homegardens sampled, respectively) whereas in San Luis Atlotitlán the red pulp varieties are markedly abundant (in 96% of homegardens), followed by those of yellow pulp (in 50% of homegardens) and those of orange pulp (in 25% of homegardens). In Coxcatlán, varieties of red pulp are also the most abundant in all homegardens. Other varieties with yellow, orange and white pulp were found only in one homegarden which is a relatively large plantation.

In agroforestry systems we recorded on average 1.58 ± 0.77 varieties. Nearly 55% of parcels had one single variety, but 40% had two to three varieties, more in San Luis Atlotitlán than in Coatepec. In these systems some varieties are similar to those found in homegardens (see Table 3), the most common being variants of the red variety (58% of all agroforestry systems sampled), and those of the yellow variety (53% of all plots sampled). The white variety, rare in wild populations and homegardens (e.g. 8% of homegardens) was more abundant in agroforestry systems (21%).

Table 3 Percentage of *S. pruinosus* varieties in different management systems (n= 55 homegardens and 20 agroforestry systems)

Variety	Wild populations	Agriculturally managed systems	Silviculturally managed systems
Red	70	81	58
Yellow	63	56	53
Orange	33	38	16
Purple	32	21	5
White	12	8	21
Pink	0	4	0



People interviewed said to have observed in the wild forests pitaya trees producing fruit of all pulp colors characterizing the main varieties. All interviewees agreed that the most common varieties are those of red pulp (70% of people interviewed) and those of yellow pulp (63% of interviewees). Variants of orange pulp were reported to have been observed in the wild by 33% of interviewees, those of purple pulp by 32%, and those of white pulp only by 12% of people interviewed.

Criteria of artificial selection and characters favored

As indicated in Figure 2, perception of variation of *S. pruinosus* by local people focuses on fruit types and people's preferences guide their criteria of artificial selection. People have special preference for sweet flavor (71% of people interviewed) and pulp color (nearly 46%

of people interviewed). Preference of pulp color varied among villages. In San Luis Atolotitlán people prefer yellow and red varieties, whereas in Coatepec people prefer yellow varieties over the orange and red varieties (Figure 3). Nearly 24% of all people interviewed said to prefer juicy larger fruits. Few people (8%) said to have special preference for fruits with few or smaller seeds. People distinguish varieties according to their peel thickness (thick and thin) and thorniness (low and high). When asked specifically on these characters nearly 75% of people interviewed said to prefer fruits with thinner peel although some few people (3%) said to prefer fruits with thick peel since these are more durable when stored. Most people (73%) said to prefer fruits with fewer spines, but some people (5%) said to prefer high thorniness since it is favorable for long distance transporting of fruits in baskets.

Figure 2 Fruit characters preferred and selected by people interviewed. Values in the plot represent percentage of people interviewed (n=63)

Figure 3 Preference of varieties by  people of San Luis Atolotitlán;  people of Coatepec. (Percentage of households interviewed)

Artificial selection on variation of *S. prinosus* is carried out by all people interviewed, mainly in homegardens and agroforestry systems. In homegardens, nearly 50% of people interviewed said to have planted branches of pitaya trees from other homegardens of their village or from other towns. In agroforestry systems, nearly 65% of people interviewed said to deliberately let standing pitaya trees in their parcels; 77% of them said to do it because of their interest for pitaya fruit. Approximately 15% of people interviewed said to do it with the purpose of establishing living fences for corrals or simply because pitaya trees are appreciated and their presence is not inconvenient. Nearly 54% of people interviewed affirmed to propagate branches of the pitaya trees let standing, particularly those with better fruit.

Patterns of morphological variation

Multivariate analyses of morphological patterns indicate that in PCA the first three principal components explain nearly 40% of variation. Individual trees managed in different forms showed a gradient of morphological similarity (Figure 4). Most of the agriculturally managed trees are well differentiated from wild and silviculturally managed trees occupying mainly the lower area of the plot, whereas the silviculturally managed and wild trees are not well differentiated among themselves and occupy the middle and upper area of the plot. Eigenvectors show that characters with higher contribution to the first principal component are the dimensions of fruits (higher volume in agriculturally managed than in wild and silviculturally managed populations), total weight (heavier in agriculturally managed than in wild and silviculturally managed populations) and pulp amount (higher in agriculturally managed than in wild and silviculturally managed populations). In the second principal component the most relevant characters were plant size (taller in wild than in silviculturally managed, and intermediate in agriculturally managed populations) and number of branches (more in agriculturally managed than in wild and silviculturally managed populations) (Table 1)

Figure 4 Projection of individual of *Stenocereus prinosus* in the space of the first and second principal components. (C = Agriculturally managed, M = Silviculturally managed and W = Wild)

According to DFA, morphological differences among wild, silviculturally and agriculturally managed trees were significant (Table 4). Most individual trees were classified according to their management type, but a high percentage of wild and silviculturally managed trees are similar among themselves, whereas the agriculturally managed trees are well differentiated (Table 5, Figure 5). The Cluster Analysis (CA) is generally consistent with the results described grouping the populations studied into two main clusters (Figure 6). One of them conformed by wild and silviculturally managed populations and the second one conformed by agriculturally managed populations.

Table 4 Significance test of the Multivariate Analysis of Variance (MANOVA)

Discriminant Function	Autovalor	% of variance		Canonic correlation
1	4.263	68		0.9
2	2.006	32		0.817
Contrast of functions	Wilks' Lambda	χ^2	F	df significance
1 to 2	0.063	240.23	5.5525	74 <0.000001
2	0.333	95.754		36 <0.000001

Table 5 Classification of wild, silviculturally and agriculturally managed trees of *S. pruinosus* according to the Discriminant Function Analysis (DFA)

Actual group	Predicted group					
	Wild		Silviculturally Managed		Agriculturally managed	
	N°	%	N°	%	N°	%
Wild	70	77.8	19	21.1	1	1.1
Silviculturally managed	11	13.1	68	81	5	6
Agriculturally managed	4	4.9	8	9.9	69	85.2

Figure 5 Classification of *Stenocereus pruinosus* individuals according type of management using Discriminant Function Analysis (DFA). Δ wild populations; \square silviculturally managed populations, \circ agriculturally managed populations, + centroid group

Figure 6 Classification of *Stenocereus pruinosus* population using Cluster Analysis (CA). (W = wild; M = silviculturally managed; C = agriculturally managed)

Morphological diversity and phenotypic differentiation

The total average of morphological diversity of *S. pruinosus* is MD=0.600, only lower than *Myrtillocactus schenkii* (DM=0.703) (Table 6). Levels of morphological diversity within the species shows that in silviculturally managed populations (MD=0.677) was higher than in agriculturally managed populations of homegardens (MD=0.666), which was in turn higher than in the wild populations (MD=0.647). However, differences were not statistically significant (among wild and agriculturally managed populations: $\chi^2=2.14$, $df=2$, $p=0.352$; among silviculturally managed and wild populations ($\chi^2=2.08$, $df=2$, $p=0.084$) (Table 7).

Table 6 Comparison between the morphological diversity indexes (MD) and phenotypic differentiation (PD) among populations of six species of columnar cacti from the Tehuacán Valley

Species	Average morphological diversity	Phenotypic differentiation wild vs. silviculturally managed populations	Phenotypic differentiation wild vs. agriculturally managed populations
<i>Escontria chiotilla</i>	0.550 ± 0.010 ⁴	0.1549	-
<i>Polaskia chende</i>	0.348 ± 0.0461 ¹	0.009	-
<i>Myrtillocactus schenkii</i>	0.703 ± 0.029 ²	0.069	0.110
<i>Polaskia chichipe</i>	0.590 ± 0.0071 ¹	0.193	0.353
<i>Stenocereus stellatus</i>	0.453 ± 0.0152 ³	0.251	0.379
<i>Stenocereus pruinosus</i>	0.600 ± 0.009 ⁴	0.070	0.277

¹Blancas *et al.* [47], ²Blancas *et al.* [46], ³Casas *et al.* [32] and ⁴this study

Table 7 Average of Morphological Diversity (MD) indexes of *Stenocereus pruinosus* populations per management type

Populations by type of management	Morphological diversity
Wild Group	0.647 ± 0.021
Silviculturally managed Group	0.677 ± 0.020
Agriculturally managed group	0.666 ± 0.016
Total average	0.600 ± 0.009

Phenotypic differentiation between wild and managed populations (PD=0.070) was one of the lowest recorded among columnar cacti species hitherto. PD was significantly higher between wild and agriculturally managed populations (PD =0.2765).

Spatial movement of *S. pruinosus* propagules: management of gene flow

In homegardens

Collecting of branches for planting in homegardens is carried out by 87% of the households interviewed. Most people interviewed said that they collect one to ten branches per year, this practice being more common in Coatepec (79% of households) than in San Luis Atlotitlán (63% of households). Other households interviewed said that they collect ten to twenty branches per year and this practice is more common in San Luis Atlotitlán (33% of the households interviewed) than in Coatepec (13% of the households interviewed). Only 6% of the households interviewed collect 20 to 30 or more branches, and these are households mainly dedicated to produce pitaya for commercialization. One person from Coxcatlán collect and plant annually nearly 120 branches.

In the villages, the branches planted are mainly obtained from other agriculturally managed trees, but according to plants identified in their homegardens by people interviewed, nearly 11% are branches from wild populations. An active interchange of propagules was recorded

among nearly 55% of households interviewed, mainly among neighbors of a village (67% of people interviewed interchange pitaya branches), but also among relatives from the town or from other villages (nearly 20% of people interviewed). Branches interchanged are mainly gifts among people and it is uncommon their commercialization.

Interchange of branches of *S. pruinosa* among villages was recorded on average in nearly 30% of the households interviewed. In San Luis Atlotitlán it is more intense (30%) than in Coatepec (17%). In San Luis Atlotitlán, interchange of branches was documented with the villages of Xochiltepec (7 Km), San Simón Tlahuiltepec (18 Km), San Juan Acatitlán (16 Km), and Zapotitlán (16 Km) (Figure 7). In Coatepec interchange of branches was recorded with the villages of San Luis Atlotitlán (4 Km.) and San José Tilapa (33 Km.). In Coxcatlán, people interviewed said to have interchanged branches of *S. pruinosa* with people from Miahuatlán (14.8 Km), San Luis Atlotitlán (31 Km), San Juan Ixcaquixtla (78 Km) and Calipan (3 Km) (Figure 7).

Figure 7 Location map of the villages mentioned in exchange networks of propagules of *S. pruinosa* in the Tehuacán Valley. The white boxes indicate the smallest villages in the region, including San Luis Atlotitlán and Coatepec

Protection of seedlings and young plants was recorded not to be a common practice in the Tehuacán Valley. However 15% of the households affirmed that they know this kind of propagation based on personal observations of germination of other plants in natural conditions. In contrast, this practice was referred to by people from the Central Valley of Oaxaca, a neighboring region, wetter than the Tehuacán Valley. There, people collect seedlings and young plants from wild populations and then transplant them to their homegardens (data collected by the authors to be published elsewhere).

Introduction of propagules into agroforestry systems

It is common the introduction of branches of trees from homegardens into agroforestry systems, but this practice is much more common in San Luis Atlotitlán (63% of households interviewed) than in Coatepec (37%). In Coxcatlán all households interviewed practice it. Part of the plants occurring in agroforestry systems are let standing but, according to 20% of people interviewed, most plants were already there when they started cultivation of their parcels and supposed that previous people planted them, probably more than one century ago.

Discussion

Morphological variation and artificial selection of *S. pruinosa*

Criteria of artificial selection in the Tehuacán Valley may be different among villages and some differences were identified at regional level compared to those reported for La Mixteca region by Luna-Morales *et al.* [51]. In the Tehuacán Valley the main targets of selection are flavor, pulp color, and fruit size, whereas in La Mixteca are particularly relevant pulp color and characters associated with post-harvest manipulation (peel thickness and thorniness). Such differences are likely related to differences in the degree of commercialization of pitaya fruit, which is higher in La Mixteca than in the Tehuacán Valley.

According to the frequencies recorded in interviews, and corroborated with direct questions, in all villages studied and in both regions it is clear the preference of varieties with red and yellow pulp by local people. In La Mixteca such interest is expressed in the recognition and differential management of varieties with seven tonalities of red and eight of yellow pulp [51], whereas in the Tehuacán Valley such interest is expressed in the higher frequencies of these varieties in the managed areas. Tolerance of pitaya trees in agricultural fields is also practiced near the villages and also used for establishing living fences, as observed by the authors in San Mateo del Mar, Oaxaca where the Huave people cultivate pitaya with this purpose rather than to produce fruit (data collected by the authors).

Consequences of artificial selection on populations of *S. pruinosus*

Our univariate and multivariate morphometric statistical analyses indicate that pitaya trees diverge phenotypically according to management type. In general, phenotypes preferred by people are more abundant in the managed environments and for this reason the average values of some of the characters evaluated differ among population types. The main characters contributing to this pattern are reproductive plant parts, particularly fruit and flower size, and some vegetative parts associated with plant size (plant height and branches number and dimensions). Fruits and flowers size are meaningful for people because of the quality of the main resource provided by the plant, and this fact suggests that artificial selection has favored these features. Although our ethnobotanical interviews did not record artificial selection deliberately favoring robustness of branches, these features may be indirectly selected associated to fruit size. Artificial selection has operated favoring varieties valued by local people and the morphometric study of variation patterns generally confirms ethnobotanical information about use and management. The more frequent phenotypes producing larger fruits with sweeter pulp, thinner peel and less thorniness in agriculturally managed populations (Table 1) illustrate trends in artificial selection similar to those previously documented in *S. pruinosus* [16,51,52] and other columnar cacti species [18,43]. Information derived from these analyses identifies that divergence is higher between wild and agriculturally managed populations than among any other populations; also, that the silviculturally managed populations associated to agroforestry systems are more similar to wild populations (Table 6). This therefore indicates that artificial selection is more significant in homegardens than in agroforestry systems. However, as discussed below, this information is not consistent with that calculated through the phenotypic differentiation index.

Nature of morphological similarities and divergences documented in this study and other columnar cacti remains uncertain [16,18]. Phenotypes are influenced by both genetic and environmental factors and it is particularly relevant to identify the heritability of the characters analyzed in order to identify real evolutionary processes. For the moment it is relevant to say that according to our morphometric studies, some similar phenotypes can be observed in different environments and that variable phenotypes can be observed in similar environments (Table 5). This general observation indicates that morphological features favored by people are not only determined by environmental differences among wild and managed populations but also genetically regulated and therefore, presumably at least partly inherited. Identification of wild phenotypes within agriculturally managed populations is consistent with ethnobotanical information documenting intentional movement of vegetative propagules from wild populations into homegardens and agroforestry systems. Presence of “agriculturally managed phenotypes” in wild populations reveals that these phenotypes naturally occur in the wild but that for some reason they are scarcer there. Hypothetically, since Guillén *et al.* [53] reported differential germination capacity of seeds of wild and

agriculturally managed pitaya associated to water availability, their fitness is relatively lower than that of the “wild phenotypes”. This would mean that domestication has artificially favored abundance of “agriculturally managed phenotypes” in artificial environments of homegardens and, in some degree (but markedly lower) in agroforestry systems. Our previous population genetics studies [16,42] reveal that gene flow among all wild, silviculturally and agriculturally managed populations is high. The two processes could be acting simultaneously.

Morphological diversity and phenotypic differentiation

Average morphological diversity of *S. pruinosus* is relatively high compared with other species of columnar cacti studied in the Tehuacán Valley (Table 6) [46]. It is only lower than that reported for *Myrtillocactus schenkii*, probably as a consequence of both management intensity and natural adaptations [46]. Although *S. pruinosus* is the cactus species of the Tehuacán Valley under the highest management intensity, it is also the species with higher requirements of moisture for seed germination and establishment [53] which therefore determines higher limitations for sexual reproduction than *M. schenkii*. However, sexual reproduction and seedling establishment is possible throughout time during cyclic episodes of higher rainfall. In addition, the Tehuacán Valley is neighbored by other wetter regions where *S. pruinosus* occur, where presumably sexual reproduction is more frequent and from which plant materials are introduced for cultivation into the Tehuacán Valley.

The high morphological variation documented in *S. pruinosus* could also be a result of the differential selection as a consequence of management and diverse criteria of artificial selection [28]. The spatial movement of branches determined by humans and the highly variable sources of origin of previously selected and cultivated propagules are probably the most important practices that contribute to maintain and increase morphological diversity in agroforestry systems and homegardens, where combined practices (tolerance, promotion, protection and introduction of propagules from homegardens) occur.

Information from the phenotypic differentiation index is not consistent with the multivariate and univariate statistical analyses discussed above. According to this index, phenotypic divergence between wild and managed populations of *S. pruinosus* is one of the lowest reported for all columnar cacti studied in the region (Table 6). Such inconsistency requires still deeper analysis in relation to the method of evaluation itself. We hypothesized that phenotypic divergence was the highest in *S. pruinosus* because it is the most intensively managed species in the region, and this hypothesis is congruent with results from the univariate and multivariate statistical methods used. The pattern identified by this index suggests that although artificial selection is high, the also high gene flow among wild, silviculturally and agriculturally managed populations weaken both morphological differentiation among populations, similarly to that pattern documented for genetic differentiation [16]. Differences in rates of seed germination and seedlings establishment may influence phenotypic divergences within and between species of columnar cacti [53]. Sexual reproduction of *S. pruinosus* is relatively more limited compared with other species because of its relatively high water requirements and it is the species with the most common vegetative propagation [16,42,43]. The relatively low morphological divergence between types of populations is therefore probably due to the high gene flow among populations determined by the spatial movement of vegetative propagules by local people rather than to natural establishment of seedlings. But this is a hypothesis yet to be investigated.

Gene flow among populations of *S. pruinosus* and human management

The high rate of change in composition of plantations and the continual introduction of branches from the wild and from other towns indicates that artificial selection and gene flow are on-going processes in which human management have high influence. Introduction of branches of *S. pruinosus* from natural populations to homegardens is similar to those practices documented by Casas *et al.* [17] for *S. stellatus* in La Mixteca Baja and Tehuacán Valley, and for *Pachycereus hollianus* by Rodríguez-Arévalo *et al.* [54] in the Zapotitlán Valley. This practice contributes to create genetically rich agroecosystems [16], and its maintenance is crucial for the local and regional conservation of agrobiodiversity [55].

Homegardens are important scenarios for plant experimentation [31], but also important bridges connecting natural populations and other agroforestry systems. Studies of genetics of the populations studied [16] confirm the high level of genetic diversity conserved in this type of agroecosystem [4].

Previous studies document the occurrence of plants that are possible hybrids between *S. pruinosus* and *S. stellatus*, which are maintained in homegardens in la Mixteca and the Tehuacán Valley [17,43,51]. This information makes possible to infer that recruitment of seedlings derived from sexual reproduction has occurred at least in homegardens, probably associated to natural events of high availability of moisture or human supply of water.

Along with the pitaya *S. pruinosus*, other columnar cacti species are managed in homegardens in the villages studied [46,56] where fruit production provides resources to households throughout the year. Agroforestry systems also complement the households' needs with both agricultural and forest resources [4,41]. Understanding the dynamics of such complementary strategies is therefore necessary for a holistic comprehension of the process of domestication in the context of landscape management. Moreover, the complementarities of different managed spaces where *S. pruinosus* grows and the diversity present on these systems form part of a regional culture of multiple use of natural resources and ecosystems [3,4,57], which is part of a general traditional strategy that looks for the maximization of resources used and minimization of risks [58,59].

Homegardens and milpa agroforestry systems form part of a mosaic of spaces connected because of the movement of propagules by natural means as well as by human actions, from tropical dry forest to homegardens and milpa agroforestry systems. This management pattern allows understanding the high genetic diversity and gene flow found in all these systems [16,42], which is the result of the artificial gene flow described along with natural processes determined by the movement of the main pollinators, the bats *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* [60,61] and seed dispersers including several species of birds and bats [4]. It is therefore important to recognize the role of agroecosystems as biological corridors linking natural and artificial populations inside a matrix of environments conforming landscapes [4,62] and its crucial role for biodiversity conservation.

Conclusions

Management of *Stenocereus pruinosus* in the Tehuacán Valley is associated to a peasant system of subsistence that makes use of multiple resources and ecological units of landscapes, as part of a general strategy that looks for secure plant resources supplying

minimizing risks. The system includes use of forests, milpa agroforestry systems and homegardens. The continuous flow of vegetative propagules within and among populations determines important connectivity among management units resembling metapopulations and supports conservation of variation of genetic resources in the Tehuacán Valley [16].

The main targets of artificial selection are fruits flavor and size and secondarily color, peel thickness and thorniness. Needs of traditional peasants contribute to maintain morphological variation mainly directed to direct consumption of fruit rather than commercialization.

The morphometric studies through univariate and multivariate statistical analyses show that plant populations diverge according to management type, suggesting that artificial selection favoring better phenotypes in managed populations is the cause of such pattern. However, the index of phenotypic differentiation tested previously for other columnar cacti species is not consistent with this result, suggesting that high levels of natural and artificial gene flow would be continuously counteracting the consequences of artificial selection and the differentiation of wild from managed populations.

Traditional practices for renewing and moving propagules within and among populations contribute to explain high levels of morphological and genetic variation and low levels of population differentiation in both phenotypic and genetic terms. Networks of propagules exchange between households and villages favor gene flow, high diversity and conservation of agrobiodiversity. Conservation of wild populations and processes of natural and artificial processes of selection and gene flow are key aspects for general conservation of genetic resources.

Abbreviations

CIECO, Centro de Investigaciones en Ecosistemas Universidad Nacional Autónoma de México; DFA, Discriminant Function Analysis; PCA, Principal Components Analysis; CA, Cluster Analysis; MANOVA, Multivariate Analysis of Variance; MD, Morphological Diversity; PD, Phenotypic differentiation

Competing interests

The authors declare that they have no competing interests.

Authors' contributions

FP conceived, designed and coordinated the study, performed the field survey, carried out the analyses and prepared and drafted the manuscript. JJB participated in statistical analyses and helped to draft the manuscript. AC made substantial contributions to theoretical background, conception and design of the study, field work, data analysis and interpretation of results, and drafted the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Authors' information

FP. MSc (Biology) at the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Actual a candidate to PhD (Biology) at the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). JJB

MSc (Biology) at the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Actual a candidate to PhD (Biology) at the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). AC. Biologist at UNAM, Mexico, PhD at the University of Reading, UK. Researcher at the Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM. Coordinator of the Laboratory of Ecology and Evolution of Plant Resources, advising and conducting researches with ethnoecological, ecological and evolutionary approaches to the study of plant management and domestication.

Acknowledgements

The authors thank the Posgrado en Ciencias Biológicas of the National University of Mexico (UNAM) and the National Council of Science and Technology (CONACYT), Mexico for academic and financial support for PhD studies of the first author. The Dirección General de Asuntos del Personal Académico (research project PAPIIT, UNAM IN205111-3) and National Council of Science and Technology, Mexico (research project CONACYT IB-103551) provided financial support for field and laboratory work. Edgar Pérez-Negrón gave valuable support in fieldwork; Heberto Ferreira and Alberto Valencia kindly provided assistance with computing. Finally, we want to thank to the farmers of the study zone for their enormous hospitality and disposition to collaborate with people of the villages of the study area, who kindly allowed us to work in their land and shared their knowledge.

References

1. VM Barrera-Bassol N, García-Frapolli E, Alarcon-Chaires P: **Uso múltiple y biodiversidad entre los Mayas Yucatecos (México)**. *Interciencia* 2008, **345**(5):345–352.
2. Altieri MA, Merrick LC: **In situ conservation of Crop genetic resources through maintenance of traditional farming systems**. *Econ Bot* 1987, **41**:86–96.
3. Blancas J, Casas A, Rangel-Landa S, Moreno-Calles A, Torres I, Pérez-Negrón E, Solís L, Delgado-Lemus A, Parra F, Arellanes Y, Caballero J, Cortés L, Lira R: **Plant Management in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico**. *Econ Bot* 2010, **64**(4):287–302.
4. Moreno-Calles A, Casas A, García-Frapolli E, Torres I: **Traditional agroforestry systems in the arid Tehuacán Valley: their management and role in people's livelihoods**. *Agric Sys* 2010, **80**:315–331.
5. Kumar BM, Nair P: **The enigma of tropical homegardens**. *Agroforest Syst* 2004, **61**:135–152.
6. Montagnini F: **Tropical Homegardens: A Time-Tested Example of Sustainable Agroforestry**. In *Homegardens of Mesoamerica: biodiversity, food security, and nutrient management*. Edited by Kumar BM, Nair PKR. The Netherlands: Springer; 2006:61–84.
7. Perfecto I, Vandermeer J: **Biodiversity conservation in tropical agroecosystems: new conservation paradigm**. *Ann NY Acad Sci* 2008, **1134**:173–200.
8. Eyzaguirre P, Watson J: **Home gardens and in situ consevation of plant genetic resources in farming systems. Proceedings of the Second International Home Gardens Workshop**. In *Home gardens and agrobiodiversity: an overview across regions*. Edited by

Watson JW, Eyzaguirre PB. Rome: Federal Republic of Germany: International Plant Genetic Resources Institute; 2001. 17–19 July 2001 Witzanhausen.

9. Perrault-Archambault M, Coomes O: **Distribution of Agrobiodiversity in Home Gardens along the Corrientes River, Peruvian Amazon.** *Econ Bot* 2008, **62**(2):109–126.

10. Wezel A, Bender S: **Plant species diversity of homegardens of Cuba and its significance for household food supply.** *Agroforest Syst* 2003, **57**:39–49.

11. Blanckaert RL, Swennen M, Paredes Flores R, Rosas Lopez R, Lira Saade R: **Floristic composition, plant uses and management practices in homegardens of San Rafael Coxcatlán, Valley of Tehuacán-Cuicatlán, México.** *J Arid Environ* 2004, **57**:39–62.

12. Albuquerque UP, Andrade LHC, Caballero J: **Structure and floristics of homegardens in Northeastern Brazil.** *J Arid Environ* 2005, **62**:491–506.

13. Darwin C: *The origins of species by means in natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life.* London: John Murray; 1859.

14. Alcorn JB: **El te'lom huasteco: presente, pasado y futuro de un sistema de silvicultura indígena.** *Biótica* 1983, **8**:315–331.

15. Gepts P: **The use of molecular and biochemical markers in crop evolution studies.** *Evol Biol* 1993, **27**:51–94.

16. Parra F, Casas A, Peñaloza-Ramírez JM, Cortés-Palomec A, Rocha-Ramírez V, González-Rodríguez A: **Process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico.** *Ann Botany* 2010, **106**:483–496.

17. Casas A, Pickersgill B, Caballero J, Valiente-Banuet A: **Ethnobotany and domestication in xoconochtli, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and la Mixteca Baja, México.** *Econ Bot* 1997, **51**:279–292.

18. Casas AA, Otero-Arnaiz E, Casas A, Otero-Arnaiz A, Pérez-Negrón E, y Valiente-Banuet A: ***In situ* Management and Domestication of Plants in Mesoamerica.** *Ann Botany* 2007, **100**:1101–1115.

19. Colunga-GarcíaMarín P, Hernández-Xolocotzi E, Castillo-Morales A: **Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío Guanajuatense.** *Agrociencia* 1986, **65**:7–49.

20. Denevan WM: **The pristine Myth: The landscape of the Americas in 1492.** *Ann Assoc Am Geogr* 1992, **82**(3):369–385.

21. Erickson CL: **Handbook of the South American Archaeology.** In *Amazonia: The Historical Ecology of a domesticated landscape.* Edited by Silverman H, Isbell WH. New York: Springer; 2008:157–183.

22. Vargas-Ponce O, Zizumbo-Villarreal D, Martínez-Castillo J, Coello-Coello J, Colunga-GarcíaMarín P: **Diversity and structure of landraces of agave grown for spirits under**

traditional agriculture: a comparison with wild populations of *A. angustifolia* (agavaceae) and commercial plantations of *A. tequilana*. *Am J Bot* 2009, **96**(2):448–457.

23. Ekué MRM, Sinsin B, Eyog-Matig O, Finkeldey R: **Uses, traditional management, perception of variation and preferences in ackee (*Blighia sapida* K.D. Koenig) fruit traits in Benin: implications for domestication and conservation.** *J Ethnobiol Ethnomed* 2010, **6**:2–14.

24. Machado de Freitas E, Peroni N, de Albuquerque U: **Traditional knowledge and Management of umbu (*Spondias tuberosa*, Anacardiaceae): An endemic species from the semi-arid region of Northeastern Brazil.** *Econ Bot* 2010, **64**(1):11–21.

25. Machado-De Freitas E, Peroni N, Maranhao CMC, Maciel MIS, De Albuquerque UP: **Analysis of umbu (*Spondias tuberosa* Arruda (Anacardiaceae)) in different landscape management regimes. A process of incipient domestication?** *Environ Monit Assess* 2012, **184**(7):4489–4499.

26. Vodouhè R, Dansi A, Avohou HT, Kpèki B, Azihou F: **Plant domestication and its contributions to *in situ* conservation of genetic resources in Benin.** *Int J Biodivers Conser* 2011, **3**(2):40–56.

27. Oudenhoven F, Mijatovic D, Eyzaguirre P: **Social-ecological indicators of resilience in agrarian and natural landscapes.** *Manag Environ Qual: An Int J* 2011, **22**(2):154–173.

28. Casas A, Parra F: **Agrobiodiversidad, parientes silvestres y cultura.** *LEISA Revista de Agroecología* 2007, **23**(2):5–8.

29. Heywood V, Casas A, Ford-Lloyd B, Kell S, Maxted N: **Conservation and sustainable use of crop wild relatives.** *Agricul Ecosys Environ* 2007, **121**:245–255.

30. Brush SB: *Farmers' Bounty: Locating Crop Diversity in the Contemporary World.* New Haven, CT, USA: Yale University Press; 2004.

31. Coomes O, Ban N: **Cultivated plant species diversity in home gardens of an amazonian peasant village in Northeastern Perú.** *Econ Bot* 2004, **58**(3):420–434.

32. Casas A, Cruse J, Morales E, Otero-Arnaiz A, Valiente-Banuet A: **Maintenance of phenotypic and genotypic diversity of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico.** *Biodivers Conserv* 2006, **15**:879–898.

33. Boege E: *El patrimonio biocultural de los pueblos indígenas de México: Hacia la conservación in situ dela biodiversidad y agrobiodiversidad de los territorios indígenas.* México: INAH; 2008.

34. : *Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.* México: La diversidad biológica de México: Estudio de País; 1998.

35. Toledo VM: **Indigenous peoples and biodiversity.** *Encyclopedia of Biodiversity* 2001, **3**:451–463.

36. De Avila A: **Capital natural de México. Volume 1: Conocimiento actual de la biodiversidad.** In *La diversidad lingüística y el conocimiento etnobiológico*. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO); 2008:497–556.
37. Vavilov NI: **The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants.** *Chron Bot* 1951, **13**:1–366.
38. Harlan J: *Crops and man*. Madison. Wisconsin: Foundation for modern crop science series. American Society of Agronomy and Crop Society of America; 1975.
39. Pickersgill B: **Domestication of plants in the Americas: Insights from mendelian and molecular genetics.** *Ann Botany* 2007, **100**:925–940.
40. Caballero J, Casas A, Cortés L, Mapes C: **Patrones en el conocimiento, uso y manejo de plantas en pueblos indígenas de México.** *Revista de Estudios Atacameños* 1998, **16**:181–196.
41. Moreno-Calles A, Casas A, García-Frapolli E, Torres-García I: **Traditional agroforestry systems of multi-crop “milpa” and “chichipera” cactus forest in the arid Tehuacán Valley, Mexico: their management and role in people’s subsistence.** *Agroforest Syst* 2012, **84**(2):207–226.
42. Parra F, Pérez-Nasser N, Lira R, Pérez-Salicrup D, Casas A: **Population genetics and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, México.** *J Arid Environ* 2008, **72**:1997–2010.
43. Casas A, Caballero J, Valiente-Banuet A, Soriano JA, Dávila P: **Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico.** *Am Jour Bot* 1999, **86**:522–533.
44. Sneath PHA, Sokal RR: *Numerical Taxonomy. The Principles and Practice of Numerical Classification*. San Francisco, California: Freeman; 1973.
45. Rohlf J: *Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System for the PC Microcomputer (and Compatibles). Version 2.6. Applied Biostatistics, Inc.* New York: Stony Brook; 1993.
46. Blancas J, Casas A, Lira R, Caballero J: **Traditional management and morphological patterns of *Myrtillocactus schenckii* in the de Tehuacán Valley, Central México.** *Econ Bot* 2009, **63**:375–387.
47. Blancas JJ, Parra F, Lucio JD, Ruíz-Durán ME, Pérez-Negrón E, Otero-Arnaiz A, Pérez-Nasser N, Casas A: **Manejo tradicional y conservación de la diversidad morfológica y genética de *Polaskia spp.* (Cactaceae) en México.** *Zonas Áridas* 2006, **10**:20–40.
48. Nei M: **Genetic Distance between Populations.** *Am Nat* 1972, **106**:283–292.

49. Cruz M, Casas A: **Reproductive biology and morphological variation of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico.** *J Arid Environ* 2002, **51**:561–576.
50. Arellano E, Casas A: **Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in the Tehuacán Valley, Central Mexico.** *Genet Resour Crop Evol* 2003, **50**:439–453.
51. Luna-Morales C, Aguirre R, Peña C: **Cultivares tradicionales mixtecos de *Stenocereus pruinosus* y *S.stellatus* (Cactaceae).** *A Inst Biol Méx*, 2001, **72**:131–155.
52. Luna-Morales C, Aguirre JR: **Variación morfológica del fruto y domesticación de *Stenocereus pruinosus* (Otto) Buxb. y *S. stellatus* (Pfeiff.) Riccob. (Cactaceae) en la Mixteca Baja, México.** *Rev Fitotec Mex* 2001, **24**:213–221.
53. Guillen S, Terrazas T, De la Barrera E, Casas A: **Germination differentiation patterns of wild and domesticated columnar cacti in a gradient of artificial selection intensity.** *Genet Resour Crop Evol* 2011, **58**:409–423.
54. Rodríguez-Arévalo I, Casas A, Lira R, Campos J: **Uso, manejo y procesos de domesticación de *Pachycereus hollianus* (F.A.C. Weber) Buxb. (Cactaceae), en el Valle de Tehuacán- Cuicatlán, México.** *Interciencia* 2006, **31**(9):677–685.
55. Miller R, Penn J, Van Leeuwen J: *Amazonian homegardens: their ethnohistory and potential contribution to agroforestry development.* In *Tropical Homegardens: A Time-Tested Example of Sustainable Agroforestry* Edited by Kumar BM and Nair PKR. Springer. The Netherlands; 2006:43–60.
56. Torres I: *Aspectos etnobotánicos y ecológicos de los recursos vegetales en la comunidad de Sn Luis Atolotlán, Municipio de Caltepec, Puebla, México, B.Sc. Thesis.* Morelia, Michoacán. México: Facultad de Biología. Universidad Michoacana San Nicolás Hidalgo; 2001.
57. Casas A, Rangel-Landa S, Torres I, Pérez-Negrón E, Solís L, Parra F, Delgado A, Blancas JJ, Farfán B, Moreno-Calles A: **Current Topics in Ethnobotany.** *In situ Management and Conservation of Plant Resources in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico: An Ethnobotanical and Ecological Perspective.* Edited by De Albuquerque UP, Alves-Ramos M. Kerala, India: Research Signpost; 2008:1–25.
58. Anderson A: **Alternatives to deforestation. Steps toward sustainable use of the Amazon Rain Forest.** In *Extraction and Forest Management by Rural inhabitants in the Amazonian Estuary.* Edited by Anderson A. New York, USA: Columbia University Press; 1990:65–85.
59. Toledo VM, Ortiz-Espejel B, Cortés L, Moguel P, Ordoñez MJ: **The multiple use of tropical forests by indigenous peoples in Mexico: a case of adaptive management.** *Conserv Ecol* 2003, **7**:9.

60. Casas A, Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A, Dávila P: **Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico.** *Am Jour Bot* 1999, **86**:534–542.
61. Cortés-Díaz V: *Biología de la polinización de Stenocereus pruinosus en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.* México: BSc thesis, Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Iztacala, México, Universidad Nacional Autónoma de México; 1996.
62. Valiente-Banuet A, Dávila P, Casas A, Arizmendi MC, Ortega-Ramírez J: **Manejo, conservación y restauración de recursos naturales en México.** In *Diversidad biológica y desarrollo sustentable en la reserva de la biosfera Tehuacán Cuicatlán.* Edited by Oyama K, Castillo A. México: Universidad Nacional Autónoma de México; 2006:248–277.

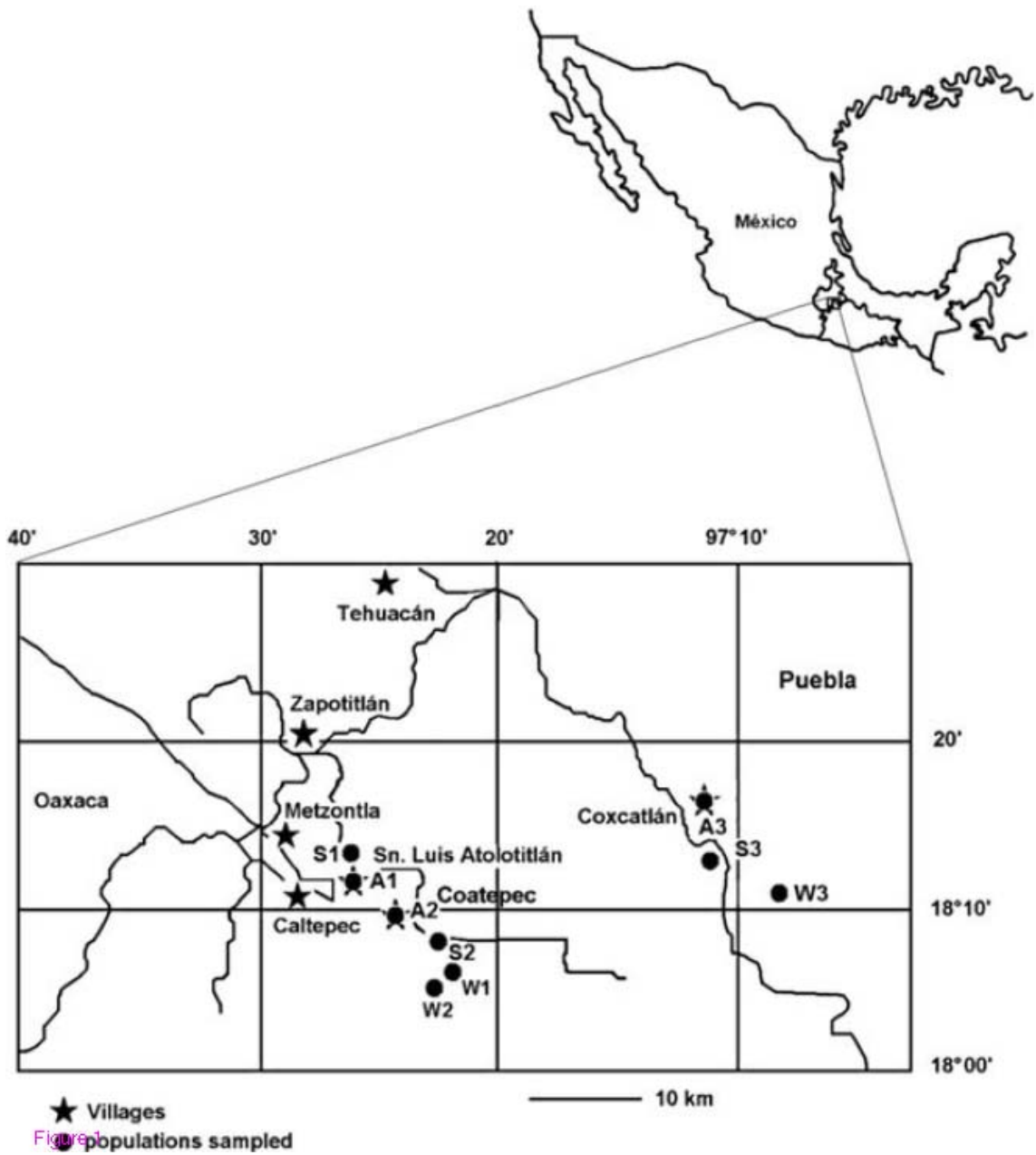


Figure 1

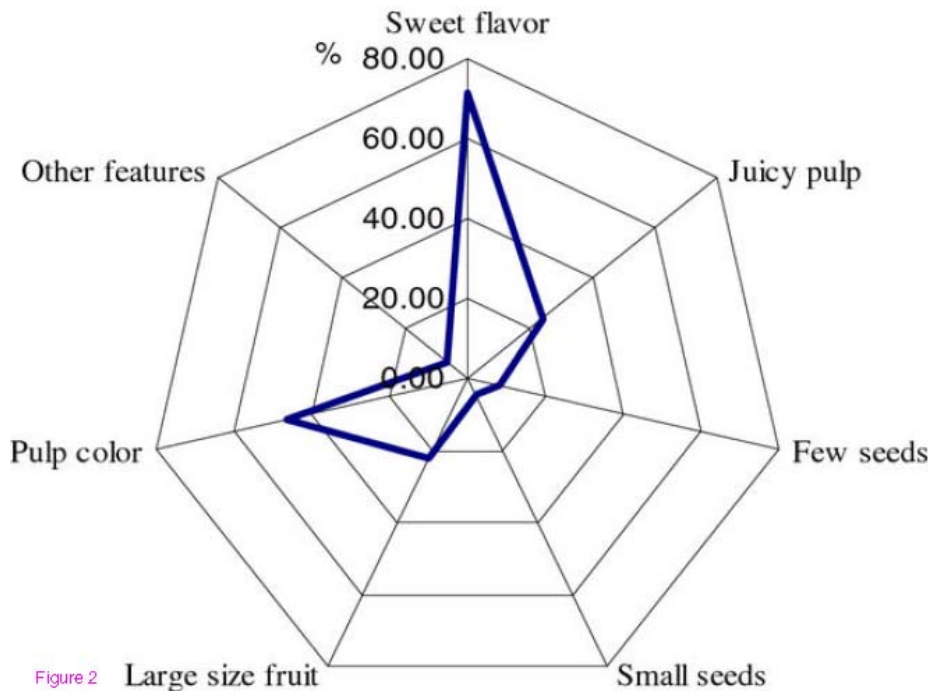


Figure 2

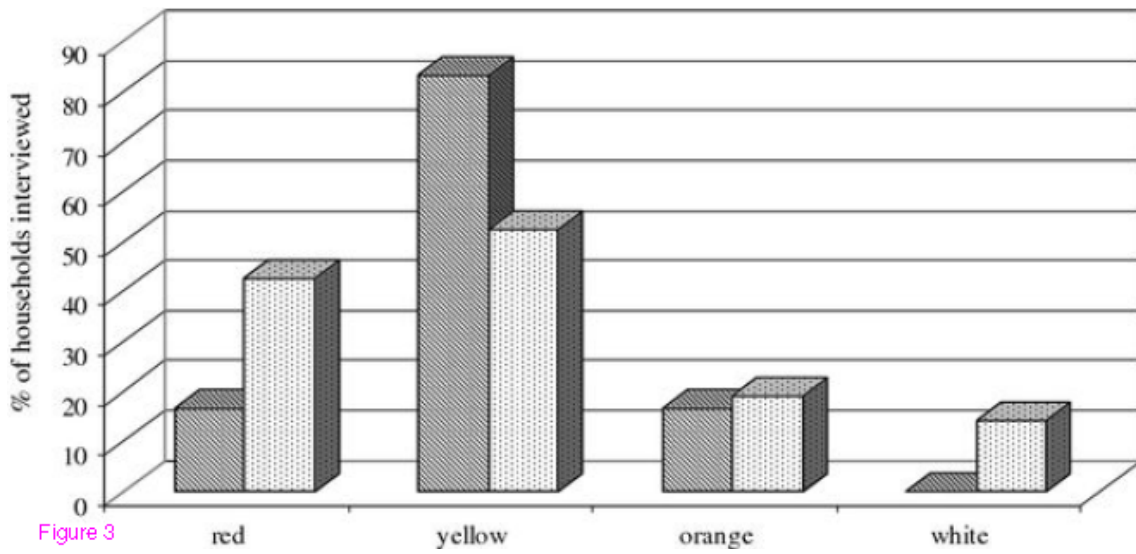


Figure 3

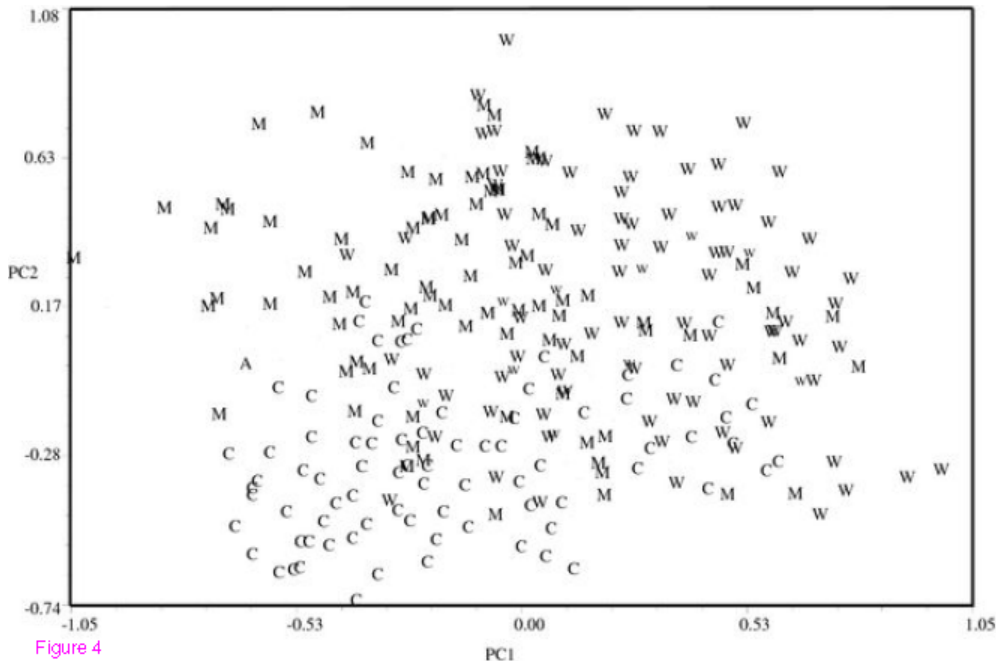


Figure 4

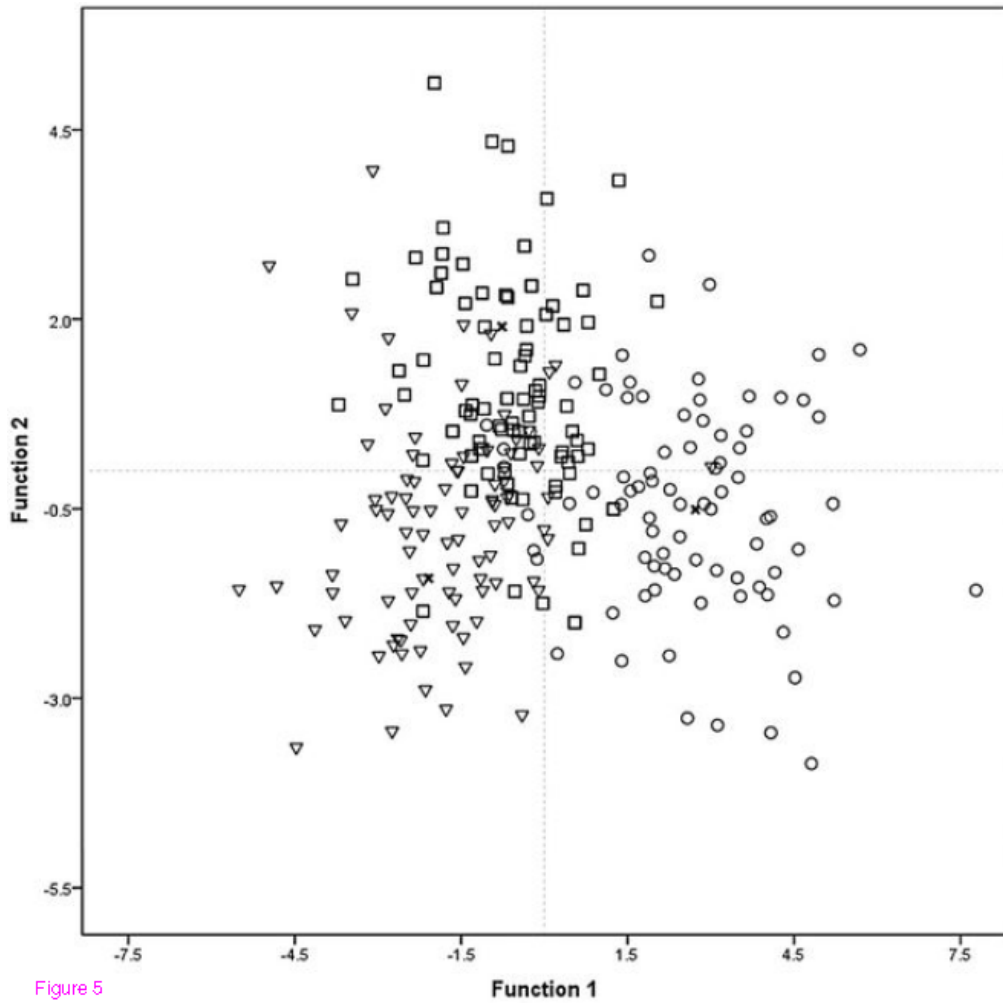
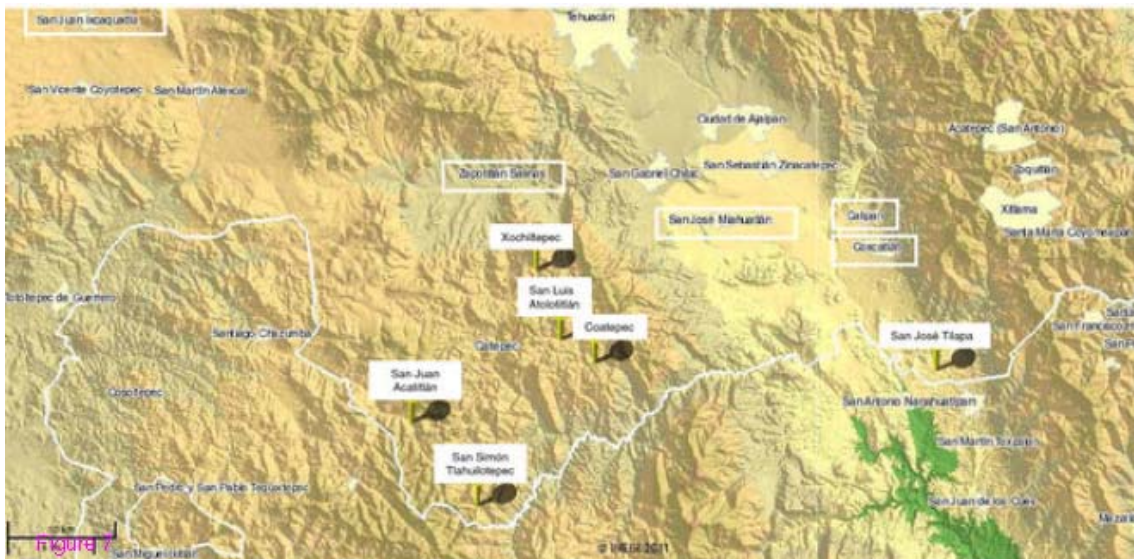
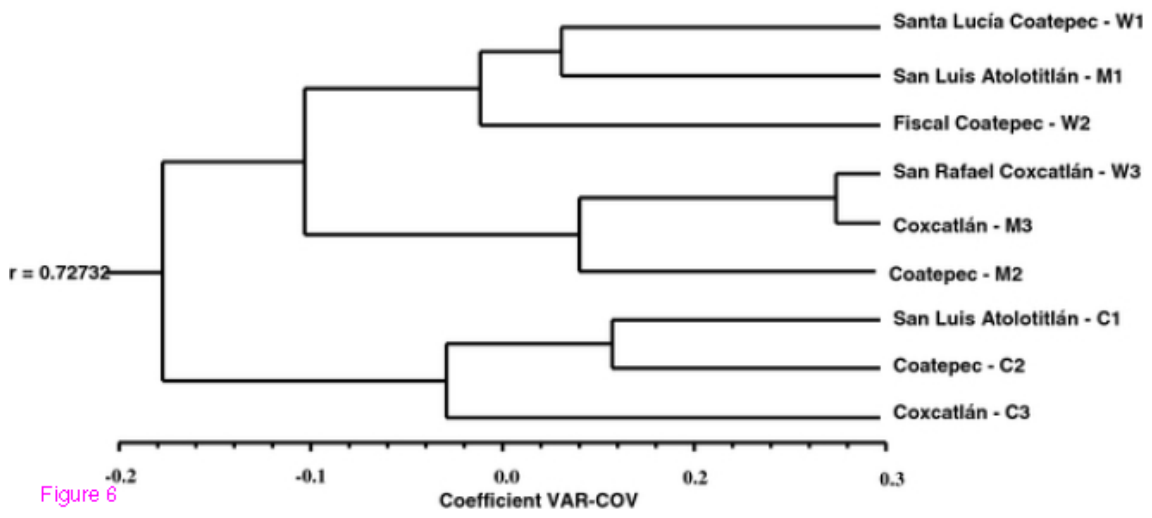
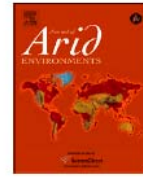


Figure 5



CAPÍTULO II

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



Population genetics and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, México

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

Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 27-3 (Santa María de Guido), Morelia, Michoacán 58190, México

ARTICLE INFO

Article history:
Received 20 October 2007
Received in revised form
28 May 2008
Accepted 20 June 2008
Available online 31 July 2008

Keywords:
Columnar cacti
In situ conservation
In situ domestication
Mesoamerica
Silviculture
Traditional agriculture

ABSTRACT

Population genetics of wild, managed in situ and cultivated populations of *Stenocereus pruinosus* coexisting in Central Mexico were studied. We hypothesized that artificial selection decreases genetic diversity in managed populations and influences differentiation of populations depending on the amount of gene flow. Nine wild, managed in situ and cultivated populations (264 individual plants) were studied through isozyme analysis (10 loci). Genetic variation of *S. pruinosus* is the highest reported in columnar cacti species (e.g. $H_T = 0.592$). Genetic variation in cultivated populations ($H_o = 0.611$, $H_e = 0.588$) was slightly higher than in wild ($H_o = 0.556$, $H_e = 0.583$) and managed in situ populations ($H_o = 0.536$, $H_e = 0.578$), but differences were not significant. Most of the genetic variation occurred within populations, with low differentiation and high gene flow among all populations ($F_{ST} = 0.064$, $Nm_{EST} = 3.659$ and $Nm_{GST} = 3.803$ in average) associated to bat pollination, seed dispersal by birds and transportation of vegetative propagules by people. Genetic distances were not correlated with geographic distances and in most cases are lower between similarly managed populations. Managed in situ and cultivated populations are important reservoirs of genetic diversity of this species to be considered in conservation programs.

© 2008 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Domestication is an evolutionary process of plants and animals guided by humans mainly through artificial selection (Darwin, 1859). It is a continuous process, which derives in morphological, physiological, behavioral, and genetic divergences between populations of managed organisms and their wild relatives (Casas et al., 2007). The cultural area known as Mesoamerica, comprising the territory from southern Mexico to northern Costa Rica is one of the main centers of domestication of plants in the World (Harlan, 1975; Hawkes, 1983; Vavilov, 1951). In Mesoamerica, it is possible to study the ongoing processes of artificial selection of plant species currently under domestication (Casas et al., 2007). For some of these species, wild, semidomesticated, and domesticated populations coexist with continuous genetic interactions, thus influencing the evolution of both crops and wild relatives. Therefore, this region is particularly interesting for studying the natural and cultural factors influencing domestication. Ethnobotanical and evolutionary studies in Mesoamerica have documented a broad spectrum of incipient processes of domestication that are particularly interesting, as they allow the study of early phases of domestication which could in turn unveil how agriculture originated (Casas et al., 2007;

* Corresponding author.
E-mail address: acasas@oikos.unam.mx (A. Casas).

Colunga-GarcíaMarín and Zizumbo-Villarreal, 2007; Colunga-GarcíaMarín et al., 1986, 1996; Hughes et al., 2007; Zárate et al., 2005). In this study, we analyze the genetics of wild and managed populations of the columnar cactus *Stenocereus pruinosus*, a species of high cultural value under incipient process of domestication.

Columnar cacti have been used by peoples since the earliest phases of human occupation of the arid and semiarid portions of Mesoamerica (Flannery, 1986; MacNeish, 1967). The highest diversity of these plants occurs in Mexico (nearly 75 species), particularly in the Balsas river basin and the Tehuacán Valley in Central Mexico where 43 species have been recorded (Valiente-Banuet et al., 1996). In these regions, columnar cacti are used as food, building material, fodder, living fences, and fuel (Casas et al., 1999a). Some of these uses date back to nearly 10,000 years (MacNeish, 1967). Useful products of all of these species are gathered mainly in the wild, but for 22 species of columnar cacti managed individuals with favorable phenotypes to humans are let standing or intentionally propagated in areas where vegetation is cleared. Twelve of these species are also cultivated in home gardens (Casas et al., 1999a). Therefore, these are also important areas of domestication of columnar cacti.

According to Arias et al. (1997), *S. pruinosus* is an arborescent cactus up to 8 m in height. Branches are green with pruinous apexes and 5–8 ribs. Flowers are infundibuliform 7–10 cm in length growing in the branch apexes, with green brownish external tepals and white internal tepals. Cortés-Díaz (1996) reported that flowers have nocturnal anthesis with self-incompatible breeding system being pollinated by bats. The ellipsoid fruits locally called “pitayas de mayo” may have white, yellow, purple, orange and more commonly red pulp with black seeds. Vegetative propagation is common in both natural and artificial environments, and individual plants derived from branches approximately 1.2 m in length produce flowers 2 or 3 years after being planted (Casas et al., 1999a). This species is widely distributed in semi-arid areas of the states of Oaxaca, Puebla, Chiapas, Tamaulipas, Veracruz, and Yucatán (Bravo-Hollis, 1978).

S. pruinosus (Otto) Buxb. is one of the cactus species more intensely managed in Central Mexico (Casas et al., 1999a; González-Insuasti and Caballero, 2007), as its fruits have the highest economic value of all columnar cacti species of that region (Casas et al., 1999a). Fruits of this species are gathered in wild populations. There are also silvicultural managed in situ populations constituted by individuals that were left standing, and sometimes propagated when forests were cleared for establishing corn fields. This type of management commonly involves selection favoring individual plants with larger and sweeter fruits, peel with lower density of spines, and pulp with various colors. Finally, in the semiarid Central Mexico there are also cultivated populations of *S. pruinosus*, derived from plantations of branches from wild or in situ managed individuals with desirable phenotypes according to the attributes mentioned above. Cultivated populations are established mainly in home gardens. Thus, *S. pruinosus* can be considered as a plant under incipient domestication, with individuals belonging to three categories of management: wild, managed in situ, and cultivated populations.

Artificial selection has caused significant divergence in these morphological characters between wild and managed populations as it has been documented for species of columnar cacti (Arellano and Casas, 2003; Carmona and Casas, 2005; Casas et al., 1999b; Cruz and Casas, 2002). Also, effects of artificial selection on population genetics of columnar cacti have been documented in *Polaskia chichipe* (Gosselin) Backeberg (Otero-Arnaiz et al., 2005a, b), *Escontria chiotilla* (F.A.C. Weber) Rose (Tinoco et al., 2005), *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccob. (Casas et al., 2006), and *Polaskia chende* (Gosselin) Backeberg (Ruíz-Durán, 2007). These studies have generally found that managed in situ and cultivated populations have slightly lower genetic variation than wild populations, but in the case of *S. stellatus* both managed in situ and cultivated populations have more genetic diversity than wild populations. This last pattern appears to be due to traditional management involving a continual replacement of individual plants within the plantations and the introduction of plants from other areas. Population genetics studies have also documented high gene flow occurring among all populations and therefore low genetic differentiation and structure of populations (Casas et al., 2007). In the case of *Stenocereus* species, gene flow is greatly determined by pollinators, mainly the bats *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* (Casas et al., 1999c), as well as several bird and bat species acting as seed dispersers.

According to Hawkes (1983) and Doebley (1992), domestication generally determines a decrease of genetic diversity in managed populations of organisms compared with wild populations since domesticated stands commonly include a selected fraction of the diversity existing in the wild. However, since the traditional management pattern has determined high levels of genetic variation in *S. stellatus*, and *S. pruinosus* is more intensely managed than that species, in this study we expected to find high levels of genetic diversity in managed in situ and cultivated populations. Also because of the management intensity, we expected to find higher genetic differentiation between wild and managed populations than that reported for *S. stellatus*, even when we expected to find high levels of gene flow because of the coexistence of populations in distances within the range of movement of pollinators and seed dispersers. This study analyzes whether the traditional management and incipient domestication of *S. pruinosus* has had consequences on the genetic diversity and structure of wild, managed in situ and cultivated populations, and documents gene flow among these coexisting population types.

2. Methods

2.1. Study area

The study was conducted in the Tehuacán Valley, located at the southeast of the state of Puebla and the northeast of the state of Oaxaca in Central Mexico (Appendix A electronic version only). It is a semiarid region with annual mean

temperature of 21 °C, annual mean precipitation of 400 mm, and an extension of about 10,000 km². The Tehuacán Valley is conformed by a heterogeneous mosaic of environments with a total of 29 types of plant associations (Valiente-Banuet et al., 2000) with columnar cacti forests being the most extended and varied vegetation types. *S. pruinosus* is a dominant element in patches of vegetation covered with thorn-scrub and tropical deciduous forest established on alluvial soils.

2.2. Populations of *S. pruinosus* studied

The populations of *S. pruinosus* studied are located within the territories of the villages of San Luis Atolotitlán and Coatepec, in the municipality of Caltepec, Puebla, and within the territories of the villages of San Rafael and Coxcatlán, in the municipality of Coxcatlán, Puebla (Appendix A electronic version only).

Sampling sites were selected based on the different types of human management of this cactus species. We studied three wild, three managed in situ, and three cultivated populations. Wild populations are located in the sites Santa Lucía and Fiscal, within the territory of Coatepec, and in the site Cueva del maíz, within the territory of San Rafael. All these populations form part of patches of vegetation established on the bottom of alluvial valleys of ephemeral rivers, forming part of tropical deciduous forest (Table 1). These wild habitats are relatively wetter than the surrounding vegetation, and there the columnar cacti *Pachycereus weberi* (J. Coulter) Backeb., *E. chiotilla*, *S. pruinosus*, *S. stellatus*, and *Pachycereus hollianus* (F.A.C. Weber) F. Buxb. are co-dominant with the trees *Prosopis laevigata* (Humb. et Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnston, *Mimosa luisana* Brandegee (Mimosaceae), *Cytocarpa procera* Kunth (Anacardiaceae), *Gyrocarpus mocinnoi* Espejo (Hernandiaceae), *Ceiba parvifolia* Rose (Bombacaceae), *Bursera morelensis* Ramírez (Burseraceae), *Ipomoea arborescens* G. Don (Convolvulaceae), and *Parkinsonia praecox* (Ruiz et Pavón) Harms (Caesalpinaceae).

The in situ managed populations are located in scattered areas used for seasonal agriculture of maize, near the villages of San Luis Atolotitlán, Coatepec, and Coxcatlán which have been used for more than 100 years, with successive periods of use and fallow. Cultivated populations are stands of individuals within home gardens and living fences of houses of local farmers of the three villages studied (Table 1). The most distanced populations are the cultivated population from San Luis Atolotitlán (C1) and the wild one from Coxcatlán (W3), separated by 31 Km, followed by populations from Coatepec and San Luis Atolotitlán with respect to populations from Coxcatlán. The closest populations are the managed and cultivated populations from San Luis Atolotitlán (Appendix B electronic version only).

2.3. Sampling of populations

A total of 30 reproductive individual plants per population were sampled. In wild populations, individual plants were sampled in natural vegetation bordering the course of the ephemeral rivers. We followed transects collecting and geo-referencing individual plants until completing the samples. Sampled area of wild populations averaged 2.2 ha. In the in situ managed populations, where individual plants are more scattered, we collected all individual plants found until completing the sample size in a sample area of 4 ha in average. In the case of cultivated populations, individual plants were sampled in home gardens trying to equal sampled area of wild populations. Individual plants sampled were labeled to be identified in further visits. Plant tissue for allozyme analysis was obtained from stem ribs of each individual plant sampled. Pieces of nearly 15 cm³ of plant tissue per individual plant in each population were collected and frozen in liquid nitrogen (−196 °C) and then stored at −70 °C for conservation.

2.4. Allozyme analysis

Information on genetic variation of populations was obtained through standard methods for starch gel electrophoresis. Enzymes extraction was conducted using the polyvinilpirrolidone phosphate extraction buffer developed by Mitton et al.

Table 1
Environmental aspects of the populations of *Stenocereus pruinosus* studied in the Tehuacán-Cuicatlán Valley

Population	Location	Elevation (m)	Vegetation	Rainfall (mm)	Soils
Wild I	Santa Lucía, Coatepec	1210	Tropical Deciduous Forest	544.4	Alluvial
Wild II	Fiscal, Coatepec	1210	Tropical Deciduous Forest	544.4	Alluvial
Wild III	"Cueva del Maíz", Coxcatlán	1010	Tropical Deciduous Forest	394.6	Alluvial
Managed I	San Luis Atolotitlán	1900	Seasonal maize fields	394.6	Derived from basaltic rocks
Managed II	Santiago Coatepec	1853	Seasonal maize fields	394.6	Derived from basaltic rocks
Managed III	Coxcatlán	1000	Seasonal maize fields	544.4	Regosols, calcarceous
Cultivated I	San Luis Atolotitlán	1903	Homegardens	394.6	Derived from basaltic rocks
Cultivated II	Santiago Coatepec	1780	Homegardens	394.6	Derived from basaltic rocks
Cultivated III	Coxcatlán	1145	Homegardens	544.4	Regosols, calcarceous

(1979). Plant tissue was ground in frozen mortars immersed in ice, adding about 300–330 μ l of extraction buffer. Extract was absorbed in filter paper wicks and stored in eppendorf tubes at -70°C .

The enzyme analysis was done using two systems of electrode and gel buffers. The C buffer (Stuber et al., 1988) was used to assay esterase (EST, Enzyme Commission number 3.1.1.1), glutamate oxaloacetate transaminase (GOT – AAT, E. C. 2.6.1.1), and acid phosphatase (ACPH, E. C. 3.1.3.2). The D buffer (Stuber et al., 1988) was used to assay malate dehydrogenase (MDH, E.C. 1.1.1.37), menadione reductase (MNR, E.C. 1.6.99.2) and phosphoglucose isomerase (PGI, E.C. 5.3.1.9). Gels were prepared using 12% starch (STARCHART) and 3% of sucrose. Horizontal electrophoresis was run at 60 mA for 5 h on the C system, and 30 mA for 9 h on the D system. Interpretation of gels was conducted immediately after the optimum staining was achieved. Stained gels were finally washed with water and fixed with 50% ethanol for 24 h.

2.5. Statistical analyses

Levels of genetic variation within and among populations of *S. pruinosus* were estimated from allelic frequencies (Appendix C electronic version only), using the programs POPGENE version 1.21 (Yeh et al., 1997) and TFGPA version 1.3 (Miller, 1997). The number of alleles per locus (A), the percentage of polymorphic loci ($P\%$), the observed heterozygosity by direct counting (H_o), the expected heterozygosity ($H_{e(b)}$) (biased estimate) and the expected heterozygosity (H_e) (unbiased estimate) (Nei, 1973) were calculated. Non-parametric Kruskal–Wallis H tests for significant differences in H_o , $H_{e(b)}$, and H_e were performed between wild, managed in situ and cultivated populations.

Fixation indexes or inbreeding coefficients were calculated by the formula $F = (H_e - H_o)/H_e$ (Wright, 1951, 1978), in order to estimate the excess of homozygotes in populations due to non-random mating. Significant differences between observed and expected frequencies according to the Hardy–Weinberg equilibrium were estimated by $\chi^2 - F^2N(k-1)$ with $[k(k-1)]/2$ degrees of freedom, where N is the sample size and k is the number of alleles per locus (Li and Horvitz, 1953). Genetic diversity within and among populations of *S. pruinosus* was estimated at three levels: (1) total genetic diversity (H_T); (2) genetic diversity within populations (H_S); and (3) genetic diversity between populations (D_{ST}). The proportion of genetic diversity between populations G_{ST} was calculated for all populations and per management type. F -statistics (Wright, 1951, 1978) were calculated to analyze the genetic structure of populations at three hierarchical levels: individuals, subpopulations and total population. F -statistics were calculated for polymorphic loci using POPGENE 3.1. F_{IS} and F_{IT} are correlations between pairs of alleles in one individual in relation to the subpopulation, and the whole population, respectively. Both statistics allow identifying if a reduction in the number of heterozygote individual plants is occurring because of non-random mating, in relation to the expected heterozygotes if mating was random, and if the population was not subdivided, respectively (Luna, 1999). Negative values indicate excess of heterozygotes, whereas positive values indicate excess of homozygotes. To determine whether F_{IS} and F_{IT} values were significantly different to zero, as expected in Hardy–Weinberg equilibrium, a χ^2 test was performed using the formula $\chi^2 - F^2N(k-1)$ with $[k(k-1)]/2$ degrees of freedom, where N is the sample size and k the number of loci analyzed (Li and Horvitz, 1953). F_{ST} measures genetic differentiation among populations obtained from the correlation between two alleles randomly chosen from each population, and may have values between 0 (no differentiation) and 1. Significant differences of F_{ST} values observed with respect the expected values in the equilibrium were tested by estimating $\chi^2 - 2NF_{ST}(k-1)$ with $gl = [(k-1)(s-1)]$ degrees of freedom, where s is the number of subpopulations (Workman and Niswander, 1970).

Genetic distance between populations was estimated by Nei's minimum genetic distances (Nei, 1972), and the dendrogram was constructed through the UPGMA method. A Mantel test was used to assess the correlation between Nei's (1972) genetic distances and the geographical distances using TFGPA 1.3. Gene flow was calculated using $Nm_{G_{ST}}$ and $Nm_{F_{ST}}$ parameters, assuming that there is gene flow when $Nm \geq 1$.

3. Results

3.1. Genetic diversity

A total of 34 alleles were recorded for 10 polymorphic loci of the six enzymes analyzed. Appendix C summarizes the information of allele frequencies recorded. All loci were polymorphic in all populations and the average number of observed alleles per locus (A) in all populations studied was 3.4 (Table 2). Average observed heterozygosity in wild population was $H_o = 0.556$, with a slightly lower value in managed in situ populations ($H_o = 0.536$) and a slightly higher value in cultivated populations ($H_o = 0.611$). Biased and unbiased expected heterozygosity had a similar pattern ($H_{e(b)} = 0.580$ and $H_e = 0.583$ in wild populations; $H_{e(b)} = 0.574$ and $H_e = 0.578$ in managed in situ populations; $H_{e(b)} = 0.584$ and $H_e = 0.588$ in cultivated populations). However, none of these differences were statistically significant. For H_o $P = 0.177$ ($H = 3.467$), for $H_{e(b)}$ $P = 0.875$ ($H = 0.267$), and for H_e $P = 0.875$ ($H = 0.267$).

Fixation indexes (Appendix D electronic version only) indicate that in most loci of all populations the observed heterozygotes were similar to those expected according to the Hardy–Weinberg equilibrium. Three loci (GOT-2, PGI, and MNR) from all populations and from the three types of management are in equilibrium. However, significant differences were identified in seven loci in some populations (Appendix D electronic version only). In seven cases, H_e was higher than H_o (in loci EST-2, EST-3 and ACPH-2), and in 14 cases H_o was higher than H_e , indicating an excess of heterozygotes,

Table 2
Parameters of genetic diversity in wild, managed in situ and cultivated populations of *Stenocereus pruinosus*

Population	N	A	P (%)	Ho	He _(b)	He
Wild 1	28.00	3.4	100	0.539	0.537	0.546
Wild 2	29.30	3.4	100	0.550	0.571	0.581
Wild 3	28.70	3.4	100	0.579	0.551	0.561
Group W	28.67	3.4	100	0.556	0.580	0.583
Managed in situ 1	28.50	3.4	100	0.540	0.543	0.553
Managed in situ 2	23.00	3.4	100	0.575	0.563	0.575
Managed in situ 3	27.50	3.4	100	0.500	0.558	0.568
Group M	26.33	3.4	100	0.536	0.574	0.578
Cultivated 1	28.80	3.4	100	0.604	0.568	0.579
Cultivated 2	28.10	3.4	100	0.565	0.580	0.590
Cultivated 3	28.90	3.4	100	0.664	0.529	0.538
Group C	28.60	3.4	100	0.611	0.584	0.588

N, sample size; A, mean number of alleles per locus; P, percentage of polymorphic loci; Ho, mean observed heterozygosity (direct counting); He_(b), mean heterozygosity (biased estimate); He, mean heterozygosity (unbiased estimate).

especially in locus MDH in seven populations, followed by the loci GOT-1 in five populations, ACPH-1 in one population, and EST-1 in one population. Total inbreeding coefficients calculated from average heterozygosity per population were not significantly different to zero in any population.

3.2. Differentiation of populations

Total genetic diversity averaged at species level was $H_T = 0.592$. It was higher in cultivated populations ($H_T = 0.585$) than in the wild ($H_T = 0.575$) and in situ managed populations ($H_T = 0.574$). In cultivated populations the highest values of H_T were found in the loci PGI and EST-1 (0.791 and 0.661), whereas the lowest was recorded in locus ACPH-2 (0.320). The highest value in wild populations was recorded in locus PGI (0.814), and the lowest in ACPH-1 (0.342). In the managed in situ populations, the highest value was recorded in locus PGI (0.807) and the lowest in ACPH-1 (0.401) (Table 3).

Wild populations had in average $H_S = 0.522$, whereas managed in situ populations had $H_S = 0.523$ and cultivated populations $H_S = 0.526$. The highest value in all populations was observed in locus PGI (0.760 in cultivated, 0.727 in wild, and 0.787 in managed in situ populations) and the lowest in locus ACPH-2 (0.315 in cultivated, 0.336 in wild, and 0.336 in managed in situ populations). Genetic differentiation between populations (D_{ST}) was generally low, although slightly higher in the cultivated populations and lower in the managed in situ populations (Table 3).

The proportion of genetic diversity among populations (G_{ST}) was 8.33% for wild populations, whereas 91.67% occurs within populations. In managed in situ populations 7.99% of variation occurs among populations and 92.01% within populations. Finally, in cultivated populations 9.04% of variation is distributed among populations and 90.96% within populations (Table 3).

Total F_{ST} value for all populations was 0.064, whereas it was 0.046 in wild populations, 0.035 in managed in situ populations, and 0.044 in cultivated populations (Table 3), indicating that most of the genetic diversity occurs within populations and that wild populations are the most differentiated whereas the managed in situ populations are the least differentiated.

Total estimations of F_{IS} , F_{IT} , and F_{ST} are significantly different to zero ($P < 0.05$) in six, six, and nine loci, respectively (Table 4). F_{IS} statistics show three negative values (excess of heterozygotes) and three positives (excess of homozygotes). Three F_{IT} values were negative and three were positive. The mean of F_{IS} and F_{IT} indicate significant differences to zero. Most F_{ST} values are significantly different to zero, except in locus MDH. Mean F_{ST} was significantly higher than zero (0.064), indicating that 6.4% of genetic variation is distributed among populations, and therefore most of the genetic variation occurs within populations (93.6%). F_{IS} values also differ significantly from zero ($P < 0.001$), the mean value -0.023 indicating an excess of heterozygotes.

The average gene flow for all populations was $Nm_{(GST)} = 3.80$, indicating a high gene flow (Appendix D electronic version only). Values of $Nm_{(GST)}$ were higher in wild populations (13.510) than in managed in situ populations (7.390) and in these two population types higher than in cultivated populations (4.240). Trends in $Nm_{(FST)}$ values were similar: in wild populations $Nm_{(FST)} = 5.211$, in managed in situ populations $Nm_{(FST)} = 6.952$, and in cultivated populations $Nm_{(FST)} = 5.473$.

3.3. Genetic distance

Cultivated populations C1 and C2 are the most similar populations among themselves (Fig. 1). A second group is constituted by wild populations W2 and W3 along with the managed populations M1 and M2. The cultivated and managed

Table 3
Parameters of genetic structure of wild, managed in situ and cultivated populations of *Stenocereus pruinosus* of the Tehuacán Valley

Parameter	Population group	Locus										
		COT-1	COT-2	ACPH-1	ACPH-2	MDH	EST-1	EST-2	EST-3	PCI	MNR	Average
H_S	Wild	0.478	0.456	0.336	0.390	0.602	0.681	0.583	0.624	0.727	0.341	0.522
	Managed	0.473	0.589	0.400	0.443	0.599	0.468	0.544	0.575	0.787	0.356	0.523
	Cultivated	0.477	0.529	0.466	0.315	0.606	0.604	0.562	0.593	0.767	0.338	0.526
	Total	0.476	0.525	0.401	0.382	0.602	0.585	0.563	0.597	0.760	0.648	0.554
D_{ST}	Wild	0.012	0.039	0.005	0.005	0.001	0.013	0.030	0.037	0.087	0.302	0.053
	Managed	0.026	0.020	0.001	0.051	0.017	0.016	0.015	0.005	0.020	0.341	0.051
	Cultivated	0.003	0.024	0.016	0.005	0.016	0.056	0.087	0.017	0.024	0.339	0.059
	Total	0.024	0.033	0.012	0.030	0.012	0.057	0.057	0.041	0.062	0.052	0.038
H_T	Wild	0.490	0.495	0.342	0.395	0.603	0.694	0.613	0.661	0.814	0.643	0.575
	Managed	0.499	0.609	0.401	0.494	0.615	0.484	0.558	0.579	0.807	0.697	0.574
	Cultivated	0.480	0.554	0.482	0.320	0.622	0.661	0.649	0.610	0.791	0.677	0.585
	Total	0.500	0.558	0.413	0.412	0.614	0.642	0.620	0.639	0.822	0.700	0.592
G_{ST}	Wild	0.025	0.078	0.016	0.013	0.001	0.019	0.049	0.056	0.107	0.470	0.083
	Managed	0.052	0.033	0.003	0.103	0.027	0.032	0.026	0.008	0.025	0.489	0.080
	Cultivated	0.007	0.044	0.034	0.016	0.026	0.085	0.134	0.028	0.030	0.501	0.090
	Total	0.049	0.059	0.029	0.073	0.019	0.089	0.092	0.065	0.075	0.075	0.062
$Nm_{(GST)}$	Wild	4.433	1.311	6.899	8.409	103.156	5.781	2.164	1.865	0.929	0.125	13.508
	Managed	2.023	3.268	37.390	0.964	3.969	3.321	4.158	14.292	4.346	0.116	7.385
	Cultivated	16.438	2.412	3.153	6.674	4.243	1.195	0.720	3.912	3.579	0.111	4.244
	Total	3.859	3.140	6.560	2.520	10.243	2.016	1.956	2.858	2.436	2.452	3.804
F_{ST}	Wild	0.025	0.069	0.016	0.013	0.001	0.019	0.049	0.056	0.107	0.059	0.046
	Managed	0.052	0.033	0.003	0.103	0.027	0.032	0.026	0.008	0.025	0.041	0.035
	Cultivated	0.007	0.044	0.034	0.016	0.026	0.085	0.134	0.028	0.030	0.010	0.044
	Total	0.049	0.056	0.029	0.073	0.019	0.089	0.092	0.065	0.075	0.075	0.064
$Nm_{(FST)}$	Wild	9.970	3.393	15.518	18.920	231.805	13.007	4.868	4.196	2.091	3.990	5.211
	Managed	4.554	7.354	84.117	2.169	8.934	7.472	9.358	32.152	9.772	5.802	6.952
	Cultivated	37.003	5.427	7.091	15.017	9.549	2.687	1.621	8.801	8.055	23.725	5.457
	Total	4.884	4.230	8.302	3.187	12.965	2.551	2.475	3.616	3.083	3.103	3.659

H_T , total genetic diversity; H_S , genetic variation within populations; D_{ST} , genetic variation among populations; G_{ST} , genetic differentiation coefficient; F_{ST} , Wright's statistic of genetic differentiation of populations; $Nm_{(GST)}$ and $Nm_{(FST)}$, parameters estimating gene flow among populations.

Table 4
Wright's F statistics for polymorphic loci in wild, managed in situ, and cultivated groups of populations of *Stenocereus pruinosus* in the Tehuacán Valley

Locus	Wild			Managed in situ			Cultivated			Total		
	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
COT-1	0.373	0.339	0.025	0.268	0.202	0.052	0.490	0.480	0.007	*** 0.377	*** 0.310	***0.049
COT-2	0.063	0.010	0.069	0.166	0.127	0.033	0.050	0.004	0.044	0.096	0.035	***0.056
ACPH-1	0.207	0.188	0.016	0.235	0.231	0.003	0.360	0.314	0.034	*** 0.275	*** 0.238	***0.029
ACPH-2	0.064	0.050	0.013	0.255	0.332	0.103	0.012	0.029	0.016	0.080	0.147	***0.073
MDH	0.549	0.547	0.001	0.612	0.569	0.027	0.632	0.590	0.026	*** 0.598	*** 0.568	0.019
EST-1	0.122	0.139	0.019	0.061	0.026	0.032	0.037	0.052	0.085	0.019	0.106	***0.089
EST-2	0.304	0.338	0.049	0.293	0.311	0.026	0.385	0.467	0.134	***0.327	***0.389	***0.092
EST-3	0.343	0.380	0.056	0.421	0.426	0.008	0.115	0.140	0.028	***0.293	***0.338	***0.065
PCI	0.190	0.277	0.107	0.354	0.370	0.025	0.104	0.131	0.030	***0.217	***0.276	***0.075
MNR	0.018	0.042	0.059	0.126	0.162	0.041	0.086	0.075	0.010	0.008	0.082	***0.075
Average	0.006	0.040	0.046	0.031	0.064	0.035	0.093	0.046	0.044	*** 0.023	***0.042	***0.064

** $P < 0.01$.

*** $P < 0.001$.

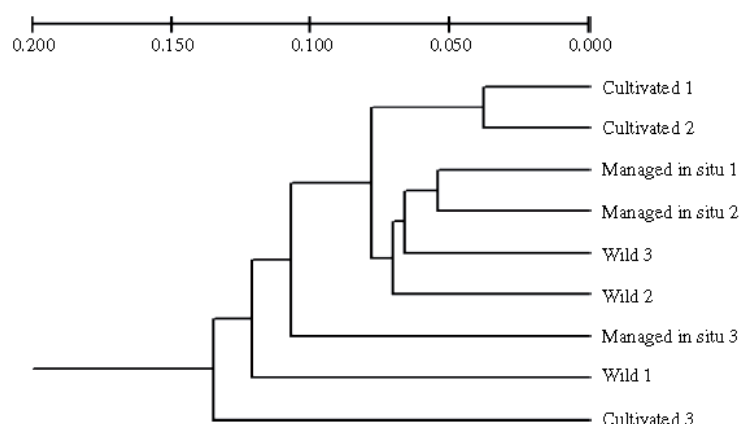


Fig. 1. Phenogram of genetic distances (based on Nei, 1972) between wild, managed in situ and cultivated populations of *Stenocereus pruinosus* of the Tehuacán Valley, México.

in situ populations from Coxcatlán (C3 and M3, respectively), and the wild population from Coatepec (W1) differ relatively among themselves and even more with the other groups mentioned. No correlation was found through the Mantel test between genetic and geographic distances ($r = 0.116$, $P > 0.280$).

4. Discussion

4.1. Genetic variation of *S. pruinosus*

Parameters evaluating genetic diversity of *S. pruinosus* calculated in this study ($A = 3.4$, $H_o = 0.569$, and $H_e = 0.595$) are the highest reported using isozyme analysis among 15 species of columnar cacti studied (Table 5). Genetic diversity of *S. pruinosus* is markedly higher than that reported for other species of the genus *Stenocereus*, including *S. stellatus*, a species coexisting with *S. pruinosus* in Central Mexico and managed in similar ways (Casas et al., 2006, Table 5). It is also higher than genetic diversity reported for unmanaged species such as *Stenocereus gummosus*, *Stenocereus eruca*, and *Stenocereus thurberi* from the Sonoran Desert (Clark-Tapia and Molina-Freaner, 2003; Clark-Tapia et al., 2005; Hamrick et al., 2002). Genetic diversity of *S. pruinosus* estimated in this study is only lower than that reported by Otero-Arnaiz et al. (2005a, b) for the columnar cactus *P. chichiye*, but that study was performed using microsatellite markers.

A reduction of genetic variation was initially expected in managed in situ and cultivated populations with respect to wild populations, as commonly found in crop species compared with their wild relatives (Doebly, 1992). This pattern has been observed in species of columnar cacti such as *E. chiotilla* (Tinoco et al., 2005) *P. chichiye* (Lucio, 2005; Otero-Arnaiz et al., 2005a, b), and *P. chende* (Rufz-Durán, 2007), as well as in most domesticated and incipiently domesticated species (see Doebly, 1992 for several crop species, Colunga-GarcíaMarín and Zizumbo-Villarreal, 2007; Hughes et al., 2007; Mapes et al., 1996 for *Amaranthus* species; Vargas-Ponce, 2007 for *Agave* species; Zárate et al., 2005 for *Leucaena* spp.). But in *S. stellatus*, a species under more intensity of management, Casas et al. (2006) detected a slight but significant increase of genetic variation in managed in situ and cultivated populations with respect the wild ones (Table 6). In a similar way, *S. pruinosus* shows a slight tendency to decreasing genetic variation in managed in situ populations and increasing in cultivated populations were detected when compared with wild populations, although these tendencies were not statistically significant. As in the case of *S. stellatus*, lower levels of genetic variation in managed in situ populations with respect to wild populations could be explained because this management involves the removal of part of the original population and, commonly, the vegetative propagation of the preferred phenotypes. However, the amount of genetic diversity in managed in situ populations of *S. pruinosus* is high compared with other species showed in Table 6. For instance, it is also important to consider managed in situ populations as significant reservoirs.

Similarly to observations made in *S. stellatus*, high levels of genetic variation in cultivated populations appear to be determined by the dynamic replacement of individual plants within plantations, including the introduction of vegetative materials from other villages and even regions. But genetic variation appears to be also favored by tolerance and care of seedlings and young plants established in homegardens from seeds dispersed by birds, bats and humans. According to this pattern, intensity of the traditional management appears to favor genetic variation of these incipiently domesticated cacti species.

Table 5
Genetic diversity of columnar cacti species estimated through isozyme analysis

Species	A	Ho	He	Management type	Reference
<i>Carnegiea gigantea</i>	2.20	0.110	0.116	Wild	Hamrick et al. (2002)
<i>Cereus repandus</i>	2.44	0.179	0.205	Wild	Nassar et al. (2003)
<i>Escontria chiotilla</i>	1.50	0.065	0.122	Wild, management in situ	Tinoco et al. (2005)
<i>Lophocereus schottii</i>	2.33	0.142	0.144	Wild	Parker and Hamrick (1992)
<i>Pachycereus pringlei</i>	2.50	*	0.200	Wild	Fleming et al. (1998)
<i>Ptilosocereus lanuginosus</i>	2.69	*	0.253	Wild	Nassar et al. (2003)
<i>Polaskia chende</i>	3.40	0.421	0.542	Wild, management in situ	Ruíz-Durán, 2007
<i>Polaskia chichipe</i>	2.82	0.390	0.458	Wild, management in situ, cultivation	Lucio (2005)
<i>Stenocereus eruca</i>	1.48	0.040	0.158	Wild	Clark-Tapia et al. (2005)
<i>Stenocereus griseus</i>	2.36	0.145	0.161	Wild, cultivation	Nassar et al. (2003)
<i>Stenocereus gummosus</i>	2.00	0.103	0.261	Wild	Clark-Tapia and Molina-Freaner (2003)
<i>Stenocereus pruinosus</i>	3.40	0.569	0.595	Wild, management in situ, cultivation	This study
<i>Stenocereus thurberi</i>	2.36	0.157	0.169	Wild	Hamrick et al. (2002)
<i>Stenocereus stellatus</i>	2.35	–	0.264	Wild, management in situ, cultivation	
<i>Weberbauerocereus weberbaueri</i>	2.88	*	0.257	Wild	Sahley (1996)

Table 6
Mean ± s.e. He in wild, managed in situ and cultivated populations of columnar cacti of the Tehuacán Valley

Species	No. of loci	Management type		
		Wild	Managed in situ	Cultivated
<i>Escontria chiotilla</i> ^a	13	0.134 ± 0.007	0.110 ± 0.004	–
<i>Polaskia chichipe</i> ^b	15	0.431 ± 0.043	0.368 ± 0.046	0.369 ± 0.048
<i>Polaskia chende</i> ^b	15	0.539 ± 0.043	0.516 ± 0.044	–
<i>Stenocereus stellatus</i> ^c	16	0.253 ± 0.016	0.270 ± 0.006	0.289 ± 0.015
<i>Stenocereus pruinosus</i>	10	0.583 ± 0.009	0.578 ± 0.006	0.588 ± 0.016

In all cases, at least 30 individual plants per population and three populations per management type were analyzed.

^a Tinoco et al. (2005).

^b Blancas et al. (2006).

^c Casas et al. (2006).

4.2. Genetic differentiation of populations

Parameters related to genetic structure of populations reported in Table 3 indicate that most of the genetic variation of *S. pruinosus* occurs within populations, and that this proportion is slightly higher in cultivated populations. This information suggests that efforts in conserving particular populations can be effective in maintaining a high percentage of the variation, especially in those populations containing higher variation such as populations wild W2, cultivated C1, and managed in situ M2, which had consistently higher expected heterozygosity (Table 2). It is notorious that in general cultivated and managed in situ populations are reservoirs of high genetic diversity, which implies that along with conservation of natural areas within and adjacent the biosphere reserve, in situ conservation of genetic diversity of *S. pruinosus* would be greatly benefited with programs of protection and enrichment of the traditional homegardens and agro-silvicultural systems of the area. In addition, it is also important to consider special measures to protect both individual plants and populations containing rare alleles. This is for instance the case of allele 3 of locus ACPH-2, the rarest of all alleles analyzed in this study and which is better represented in the wild population W3 from Coxcatlán. Other examples are allele 4 of the locus EST-1, which is better represented in the cultivated population C2, allele 2 of PGI in the managed in situ population M2, and alleles 1 of MNR and 1 of the locus ACPH-1 in the cultivated population C1.

4.3. Gene flow

Values of all parameters estimating gene flow among populations are generally high (total $Nm_{(GST)} = 3.804$ and $Nm_{(FST)} = 3.659$). The highest values of $Nm_{(GST)}$ were documented occurring among wild (13.508) and managed in situ (7.385) populations, whereas the lowest values were estimated occurring among cultivated populations (4.224). The highest values of $Nm_{(FST)}$ were documented occurring among managed in situ (6.952) and cultivated populations (5.457),

whereas the lowest were documented among wild populations (5.211) but in all cases the lowest values were significantly higher than one. Such high gene flow may be explained in part because the bat *L. curasoae* is among the main pollinators of *S. pruinosus* (Cortés-Díaz, 1996), and it has been demonstrated to have high mobility, being able to fly nearly 100 km to forage nectar and pollen in the Sonoran Desert (Horner et al., 1998), whereas the longest distance separating the populations studied is c. 31 km (Appendix B electronic version only), which makes possible genetic interactions between so distanced populations. However, it is important to point out that it has not been evaluated what effective distances pollinator bats fly in the Tehuacán Valley, how frequent are long distance flights and whether *Stenocereus* pollen may survive those flights. Gene flow is also determined by seed dispersers, mainly birds and bats which are effective for long distance dispersion. In addition, humans participate actively in dispersing both seeds and vegetative propagules within managed areas, and commercialization of fruit in regional markets. Farmers also exchange vegetative propagules among friends and relatives, favoring long distance dispersion of *S. pruinosus*. The low values of inbreeding ($F_{IS} = -0.023$), the low differentiation of populations (total $F_{IT} = 0.042$ and $F_{ST} = 0.064$) and the high values of gene flow among all populations are all indicators of the high efficiency of bats, birds and humans to move pollen, seeds and vegetative propagules among the studied populations.

Hence, high gene flow occurring among all populations might explain why genetic variation within managed in situ and cultivated populations is as high as in wild populations. Also, this high gene flow explains why differentiation of populations is low even when artificial selection is operating actively favoring individual phenotypes producing better fruit. All this information leads us to consider that all populations studied could be part of a larger metapopulation in the region. In other words, gene flow seems to be continually counteracting the effect of artificial selection on managed in situ and cultivated populations and for this reason the system is maintained within a state of incipient domestication or semidomestication (Clement, 1999; Pickersgill, 2007). It is possible to predict that in the absence of artificial selection associated to human cultural change in relation to valuing this plant resource, differences between populations resulting from the process of domestications would be lost. Similarly, limitations to gene flow due to scarcity or absence of wild populations and/or scarcity or absence of pollinators and seed dispersers would determine higher differentiation among populations and probably a reduction of the genetic variation contained within homegardens and agro-silvicultural systems.

4.4. Genetic distances

The phenogram of Fig. 1 shows that the pairs of populations composed by the cultivated populations C1 and C2, the managed in situ M1 and M2, and the wild ones W2 and W3 are more similar among them. Such trend indicates that populations are genetically more similar among them in relation to management rather than in relation to the geographic distance, which is different to the trend found in other columnar cacti species managed in the region such as *E. chiotilla* (Tinoco et al., 2005), *P. chichiye* (Otero-Arnaiz et al., 2005a,b), and *S. stellatus* (Casas et al., 2006), in which geographic distance was found to be more relevant than management type to explain genetic distance. Differences in this trend with *E. chiotilla* and *P. chichiye* could be explained in part because these species are pollinated mainly by bees (Oaxaca-Villa et al., 2006; Otero-Arnaiz et al., 2003, respectively), and because these species are less intensely managed than *S. pruinosus*. But in the case of *S. stellatus*, species in which both pollinators and seed dispersers are similar to those of *S. pruinosus*, the main difference is in management intensity, which is higher in *S. pruinosus*. It is possible that such difference explains why genetic distance is more influenced by management type. Nevertheless, it is also important to consider that values of genetic distance in all cases are generally low, as it would be expected in a species whose populations of domesticated and wild relatives coexist and interchange genes dynamically as it is the case of the system studied.

4.5. Traditional management and conservation

Patterns of population genetics and their relation to traditional management documented in this study are generally similar to those reported by Casas et al. (1999a–c) for *S. stellatus*, who described the high efficacy of traditional management in the maintenance of genetic variation of that species of columnar cactus. When comparing the *Stenocereus* species among them and with other columnar cacti it appears that as traditional management intensifies, the capacity of maintaining genetic diversity in artificial systems increases. This is an atypical pattern since, as mentioned, it is more common to find lower genetic variation in domesticated artificial systems compared with populations of wild relatives (see for instance Doebley, 1992). Clearly, traditional management of agricultural systems and domestication of plants is based on the interest of local people for favoring the best phenotypes of plants according to utilitarian purposes, and artificial selection is therefore practiced in this direction. But traditional artificial selection is directed to favor not one or few but multiple variants according to the pattern of multiple uses of resources and ecosystems traditionally practiced by Mesoamerican peoples (Toledo et al., 2002). In this way, although artificial selection in a given moment causes a reduction of genetic diversity favoring particular variants, throughout time it is capable to accumulate similar or more genetic variation than that of natural populations. In the case of *S. stellatus*, for instance, Casas et al. (1997) documented that local people of the Tehuacán Valley favor variants producing fruits with spiny not red peel which are efficient to prevent frugivorous attack, but they also favor variants producing fruit less spiny which are easier to manipulate. Similarly, people

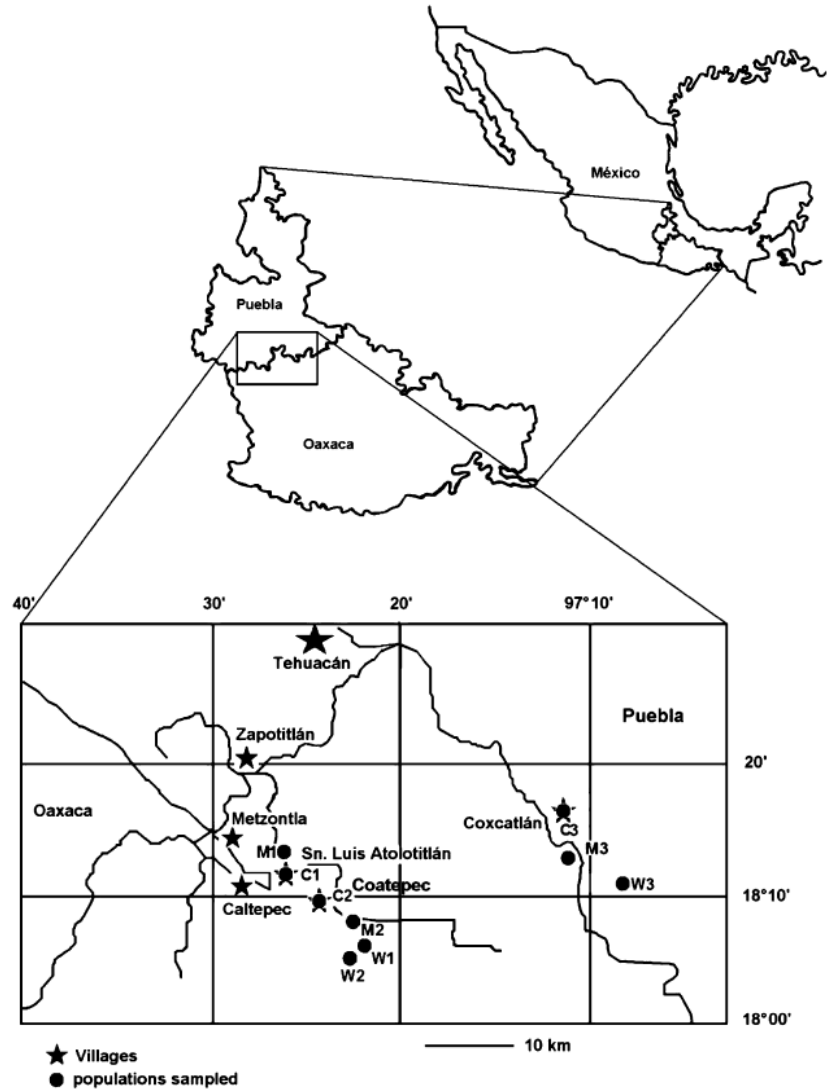
may favor variants producing fruit with thick peel which are more resistant for storing and transportation, but also they use to favor variants producing fruit with thin peel which are easier to handle for direct consumption and to produce dry fruit. People may also favor variants producing fruit with sweet flavor which are better for consumption as fresh fruit, but also they may favor variants producing fruits with bittersweet flavor which are better to manufacture other edible products. Finally, people may favor variants producing fruits with pulp of different colors simply because of their pleasure to appreciate them or because their flavors are different. Selection of all these contrasting phenotypes might therefore derive in the accumulation of high genetic diversity.

S. pruinosa is a species appreciated by people in the region, with high cultural and economic value that favors its management and the interest for conserving its diversity (Casas et al., 1999a–c). The traditional systems are efficient in maintaining diversity just because of the cultural and economic value of the resources and, therefore, incentives for enhancing such value have great importance in designing strategies for conservation of genetic diversity of this and other species similarly managed and valued. Enhancing of traditional practices such as the interchange of seeds and vegetative propagation material from wild and other cultivated and/or managed in situ populations from other villages or regions have particular importance for the purposes of conserving genetic resources and developing domestication processes of *S. pruinosa* and other native plant species under processes of domestication. Losing these practices would decrease genetic variation. *S. pruinosa* forms part of traditional agricultural systems such as homegardens and agro-silvicultural systems whose future maintenance has important risks. For instance, Casas et al. (2006) and Farfán-Heredia (2006) have documented that the agro-silvicultural systems of the region have been progressively abandoned and substituted by agricultural systems that eliminate the vegetation cover. Similarly, Carmona and Casas (2005) and Blancas (2007) documented that cultivation of *P. chichi* and that use and cultivation of *Myrtillocactus schenckii*, respectively, have been gradually abandoned in the Tehuacán Valley. Consequently, the permanence of these systems and their cultural and economic incentives, along with preservation of natural vegetation, are crucial for conserving genetic resources of this and other species and to maintain ongoing the process of their domestication.

Acknowledgements

The authors thank DGAPA, UNAM (research projects IN220005 and IN219608), SEMARNAT/CONACYT, Mexico (research project 2002-C01-0544), and Royal Gardens, Kew, for financial support, as well as Edgar Pérez-Negrón for field work assistance, people of the villages of the study area, who kindly allowed us to work in their land, and two anonymous reviewers for their valuable suggestions to improve the manuscript.

Appendix A



Localization of the Tehuacán Valley in the states of Puebla and Oaxaca in Central Mexico and the studied populations of *Stenocereus pruinosus*. W, wild populations; M, managed in situ populations; C, cultivated populations.

Appendix B. Geographic distances (km) between the wild (W), managed in situ (M), and cultivated (C) populations of *S. pruinosus* studied

	WI	WII	WIII	MI	MII	MIII	CI	CII	CIII
WI	*								
WII	1.8	*							
WIII	27.5	28.8	*						
MI	9.3	10.0	30.5	*					
MII	2.0	3.3	27.5	7.5	*				
MIII	25.8	26.8	5.0	27.0	25.3	*			
CI	8.8	8.8	31.3	1.8	7.5	28.3	*		
CII	5.0	6.3	28.3	7.5	3.8	24.5	3.8	*	
CIII	25.0	26.8	8.8	25.5	25.0	4.3	27.0	24.3	*

Appendix C. Allele frequencies for the 10 loci analyzed in wild (W), managed in situ (M), and cultivated (C) populations of *S. pruinosus* in the de Tehuacán Valley, Mexico

Locus	Population									
	Allele	W1	W2	W3	M1	M2	M3	C1	C2	C3
Cot-1	1	0.400	0.350	0.533	0.569	0.542	0.315	0.650	0.600	0.552
	2	0.600	0.650	0.467	0.431	0.458	0.685	0.350	0.400	0.448
Cot-2	1	0.200	0.008	0.067	0.067	0.271	0.155	0.133	0.283	0.083
	2	0.667	0.450	0.717	0.650	0.396	0.466	0.700	0.583	0.533
	3	0.133	0.467	0.217	0.283	0.333	0.379	0.167	0.133	0.383
Acph-1	1	0.083	0.052	0.067	0.083	0.109	0.103	0.317	0.067	0.150
	2	0.850	0.741	0.800	0.783	0.717	0.759	0.617	0.750	0.683
	3	0.067	0.207	0.133	0.133	0.174	0.138	0.067	0.183	0.167
Acph-2	1	0.207	0.100	0.115	0.155	0.167	0.500	0.083	0.140	0.117
	2	0.690	0.817	0.769	0.741	0.786	0.431	0.833	0.740	0.867
	3	0.103	0.083	0.115	0.103	0.047	0.069	0.083	0.120	0.017
Mdh	1	0.267	0.283	0.276	0.133	0.354	0.286	0.367	0.267	0.150
	2	0.217	0.167	0.190	0.350	0.146	0.179	0.133	0.217	0.350
	3	0.517	0.550	0.535	0.517	0.500	0.536	0.500	0.517	0.500
Est-1	1	0.214	0.093	0.183	0.167	0.083	0.035	0.383	0.150	0.121
	2	0.321	0.389	0.433	0.717	0.604	0.759	0.317	0.433	0.759
	3	0.304	0.463	0.283	0.033	0.250	0.172	0.150	0.217	0.069
	4	0.161	0.056	0.100	0.083	0.063	0.035	0.150	0.200	0.052
Est-2	1	0.140	0.400	0.104	0.261	0.167	0.250	0.182	0.273	0.220
	2	0.620	0.400	0.542	0.544	0.738	0.521	0.523	0.568	0.120
	3	0.240	0.200	0.354	0.196	0.095	0.229	0.296	0.159	0.660
Est-3	1	0.341	0.483	0.250	0.411	0.500	0.500	0.259	0.308	0.074
	2	0.227	0.367	0.517	0.464	0.386	0.460	0.483	0.519	0.574
	3	0.432	0.150	0.233	0.125	0.114	0.040	0.258	0.173	0.352
Pgi	1	0.417	0.183	0.100	0.083	0.104	0.069	0.083	0.167	0.241
	2	0.033	0.167	0.083	0.067	0.188	0.121	0.133	0.083	0.086
	3	0.350	0.033	0.033	0.283	0.167	0.311	0.067	0.150	0.241
	4	0.117	0.167	0.033	0.250	0.104	0.293	0.317	0.300	0.086
	5	0.067	0.217	0.300	0.200	0.333	0.138	0.367	0.283	0.259
	6	0.017	0.233	0.450	0.117	0.104	0.069	0.033	0.017	0.086
Mnr	1	0.135	0.093	0.089	0.039	0.087	0.115	0.204	0.125	0.067
	2	0.115	0.185	0.232	0.289	0.261	0.096	0.093	0.125	0.233
	3	0.731	0.426	0.429	0.500	0.326	0.327	0.241	0.268	0.233
	4	0.019	0.296	0.250	0.173	0.326	0.462	0.463	0.482	0.467

Appendix D. Fixation indexes (F) per polymorphic locus in wild (W), managed in situ (M), and cultivated (C) populations of *S. pruinosus*

Locus	Population								
	WI	WII	WIII	MI	MII	MIII	CI	CII	CIII
GOT-1	0.093	0.513 ^{***}	0.449 [*]	0.451 [*]	0.315	0.073	0.225	0.366 [*]	0.781 ^{***}
GOT-2	0.185	0.256	0.281	0.197	0.009	0.267	0.059	0.183	0.225
ACPH-1	0.109	0.255	0.164	0.178	0.247	0.202	0.464 [*]	0.231	0.290
ACPH-2	0.064	0.037	0.186	0.185	0.077	0.455 ^{***}	0.011	0.063	0.024
MDH	0.546 ^{***}	0.502	0.519 ^{**}	0.604 ^{***}	0.623 ^{***}	0.521 ^{***}	0.645	0.546 ^{***}	0.625 ^{***}
EST-1	0.234	0.124	0.048	0.273	0.235	0.123	0.158 ^{**}	0.067	0.074
EST-2	0.272	0.385 [*]	0.285	0.360		0.468 ^{**}	0.487	0.461 ^{***}	0.218
EST-3	0.450 [*]	0.301	0.308	0.532 ^{***}	0.547 ^{***}	0.197	0.304	0.315	0.276
PCI	0.042	0.270	0.286	0.172	0.280	0.650	0.242	0.236	0.109
MNR	0.216	0.102	0.037	0.009	0.283	0.139	0.073	0.050	0.176
Populational F	0.014	0.052	0.032	0.023	0.001	0.120	0.044	0.043	0.235

Significant deviations with respect the expected values are indicated by asterisks. ^{*} $P < 0.05$, ^{**} $P < 0.01$, ^{***} $P < 0.001$.

References

- 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, S., Gama, S., Guzmán, L., 1997. Flora de Valle de Tehuacán. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Blanco, J., 2007. Manejo tradicional y variación morfológica de *Myrtillocactus schenckii* (JA Purpus) Britton & Rose en el Valle de Tehuacán, Puebla. México. M.Sc. Dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Blanco, J., Parra, F., Lucio, J., Ruiz-Durán, M.E., Pérez-Negrón, E., Otero-Arnaiz, A., Pérez Nasser, N., Casas, A., 2006. Manejo tradicional y conservación de la biodiversidad de *Polaskia* spp. (Cactaceae) en México. *Zonas Áridas* 10, 20–40.
- Bravo-Hollis, H., 1978. Las Cactáceas de México, vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Carmona, A., Casas, A., 2005. Management, domestication and phenotypic patterns of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 60, 115–132.
- Casas, A., Pickersgill, B., Caballero, J., Valiente-Banuet, A., 1997. Ethnobotany and domestication in Xoconochtlí, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, México. *Economic Botany* 51, 279–292.
- Casas, A., Caballero, J., Valiente-Banuet, A., 1999a. Use, management and domestication of columnar cacti in south-central Mexico: a historical perspective. *Journal of Ethnobiology* 19, 71–95.
- Casas, A., Caballero, J., Valiente-Banuet, A., Soriano, J.A., Dávila, P., 1999b. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86, 522–533.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Dávila, P., 1999c. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86, 534–542.
- Casas, A., 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.
- Clark-Tapia, R., Molina-Freaner, F., 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran desert. *Heredity* 90, 443–450.
- Clark-Tapia, R., Alfonso-Corral, C., Eguarte, L., Molina-Freaner, F., 2005. Clonal diversity and distribution in *Stenocereus eruca* (Cactaceae), a narrow endemic Cactus of the Sonoran Desert. *American Journal of Botany* 92, 272–278.
- Clement, C.R., 1999. 1492 and the loss of Amazonian crop genetic resources I. The relation between domestication and human population decline. *Economic Botany* 53, 185–202.
- Colunga-GarcíaMarín, P., Zizumbo-Villarreal, D., 2007. Tequila and other Agave spirits from west-central Mexico: current germplasm diversity, conservation and origin. *Biodiversity and Conservation* 16, 1653–1667.
- Colunga-GarcíaMarín, P., Hernández-Xolocotzi, E., Castillo, A., 1986. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío guanajuatense. *Agrociencia* 65, 7–49.
- Colunga-GarcíaMarín, P., Estrada-Loera, E., May-Pat, F., 1996. Patterns of morphological variation, diversity, and domestication of wild and cultivated populations of *Agave* in Yucatán, Mexico. *American Journal of Botany* 83, 1069–1082.
- Cortés-Díaz, V., 1996. Biología de la polinización de *Stenocereus pruinosus* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. B.Sc. Dissertation, Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cruz, M., Casas, A., 2002. Reproductive biology and morphological variation of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51, 561–576.
- Darwin, C., 1859. The Origins of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. John Murray, London.
- Doebly, J., 1992. Molecular systematics and crop evolution. In: Soltis, P.S., Soltis, D., Doyle, J.J. (Eds.), *Molecular Systematics of Plants*. Chapman & Hall, London, pp. 202–222.
- Farfán-Heredia, B., 2006. Efecto del manejo silvícola en la estructura y dinámica poblacional de *Polaskia chichipe* Beckeberg en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. M.Sc. Dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán.
- Flannery, K.V. (Ed.), 1986. *Guilá Naquitz*. Academy Press, New York, USA.
- Fleming, T.H., Maurice, S., Hamrick, J.L., 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evolutionary Ecology* 12, 279–289.
- González-Insuasti, M.S., Caballero, J., 2007. Managing Plant Resources: How Intensive Can It Be? *Human Ecology* 35, 303–314.
- Hamrick, J.L., Nason, J., Fleming, T., Nassar, J., 2002. Genetic diversity in columnar cacti. In: Fleming, T., Valiente-Banuet, A. (Eds.), *Columnar Cacti and their Mutualists*. Evolution, Ecology and Conservation. The University of Arizona Press, USA, pp. 122–133.

- Harlan, J.R., 1975. Crops and Man. American Society of Agronomy, Madison, WI, USA.
- Hawkes, J.C., 1983. The Diversity of Crop Plants. Harvard University Press, London.
- Horner, M.A., Fleming, T.H., Sahley, C.T., 1998. Foraging behavior and energetics of a nectar feeding bat *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera; Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 244, 575–586.
- Hughes, C., Govindarajulu, R., Robertson, A., Filer, D., Harris, S.A., Bailey, D., 2007. Serendipitous backyard hybridization and the origin of crops. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 14389–14394.
- Li, C.C., Horvitz, D.G., 1953. Some methods of estimating inbreeding coefficient. *American Journal of Human Genetics* 5, 107–117.
- Lucio, J., 2005. Patrones de diversidad genética y proceso de domesticación de *Polaskia chichipe* (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán, Puebla. B.Sc. Dissertation, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- Luna, R., 1999. Demografía y genética poblacional de *Chamaedora elatior* en la Selva de los Tuxtlas, Veracruz. B.Sc. Dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- MacNeish, R.S., 1967. A summary of the subsistence. In: Byers, D.S. (Ed.), *The Prehistory of the Tehuacán Valley. Volume One: Environment and Subsistence*. University of Texas Press, Austin, TX, pp. 290–331.
- Mapes, C., Caballero, J., Espitia, E., Bye, R., 1996. Morphophysiological variation in some Mexican species of vegetable *Amaranthus*: evolutionary tendencies under domestication. *Genetic Resources and Crop Evolution* 43, 283–290.
- Miller, M.P., 1997. AMOVA-PREP: A Program for the Preparation of Input Files for Use with WINAMOVA. Department of Biological Sciences, Northern Arizona University, Flagstaff, Arizona.
- Mitton, J.B., Linhart, Y.B., Sturgeon, K.B., Hamrick, J.L., 1979. Allozyme polymorphisms detected in mature needle tissue of ponderosa pine. *The Journal of Heredity* 70, 86–89.
- Nassar, J., Hamrick, J., Fleming, T., 2003. Population genetic structure of Venezuelan chiropterophilous columnar cacti (Cactaceae). *American Journal of Botany* 90, 1628–1637.
- Nei, M., 1972. Genetic distance between populations. *The American Naturalist* 106, 283–292.
- Nei, M., 1973. Analysis of genetic diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 70, 3321–3323.
- Oaxaca-Villa, B., Casas, A., Valiente-Banuet, A., 2006. Reproductive biology in wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53, 277–287.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Bartolo, M.C., Pérez-Negrón, E., Valiente-Banuet, A., 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Reproductive biology. American Journal of Botany* 90, 593–602.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Hamrick, J.L., Cruse-Sanders, J., 2005a. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Molecular Ecology* 14, 1603–1611.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Hamrick, J.L., 2005b. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe* an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* 14, 4313–4322.
- Parker, K.C., Hamrick, J.L., 1992. Genetic diversity and clonal structure in a columnar cactus, *Lophocereus schottii*. *American Journal of Botany* 79, 86–96.
- Pickersgill, B., 2007. Domestication of plants in the Americas: Insights from Mendelian and molecular genetics. *Annals of Botany* 100, 925–940.
- Ruiz-Durán, M.E., 2007. Patrones de diversidad genética y proceso de domesticación de *Polaskia chende* (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán. B.Sc. Dissertation, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- Sahley, C., 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 79, 86–96.
- Stuber, C.W., Wendel, J.M., Goodman, M.M., 1988. Techniques and scoring procedures for starch gel electrophoresis of enzymes from maize (*Zea mays*). *Technical Bulletin* 286. North Carolina State University, USA.
- Tinoco, A., Casas, A., Luna, R., Oyama, K., 2005. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural managed populations in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52, 525–538.
- Toledo, V.M., Ortiz-Espejel, B., Cortés, L., Moguel, P., Ordoñez, M.J., 2002. The multiple use of tropical forests by indigenous peoples in Mexico: a case of adaptive management. *Conservation Ecology* 7, 9.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M.C., Rojas-Martínez, A., Domínguez-Canseco, L., 1996. Ecological Relationships between Columnar Cacti and Nectar-Feeding Bats in México. *Journal of Tropical Ecology* 12, 103–119.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P., Flores-Hernández, N., Arizmendi, M.D., Villaseñor, J.L., Ortega, J., 2000. Vegetación del Valle de Tehuacán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67, 25–74.
- Vargas-Ponce, O., 2007. Diversidad y relaciones genéticas del complejo Agave angustifolia Haw. y los agaves mezcaleros del occidente de México. Ph.D. Thesis, Centro de investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México.
- Vavilov, N.I., 1951. The Origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. *Chronica Botanica* 13, 1–366.
- Workman, P., Niswander, J., 1970. Populations studies on southwestern Indian tribes. Local genetic differentiation in the pápago. *American Journal of Human Genetics* 22, 24–49.
- Wright, S., 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* 15, 322–354.
- Wright, S., 1978. *Evolution and Genetics of Populations. Volume 4: Variability Within and Among Natural Populations*. University of Chicago Press, USA.
- Yeh, F.C., Yang, R.C.Y., Boyle, T., 1997. POPGENE version 1.21. Microsoft windows-based freeware for population genetic analysis. University of Alberta/ Centre for Interantional Forestry Research.
- Zárate, S., Pérez-Nasser, N., Casas, A., 2005. Genetics of wild and managed populations of *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* (Fabaceae; Mimosoideae) in La Montaña de Guerrero, México. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52, 941–957.

CAPÍTULO III

Parra F., A. Casas, J.M. Peñaloza-Ramírez, A. Cortés- Palomec, V. Rocha-Ramírez y A. González-Rodríguez. 2010. Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico. *Annals of Botany* 106:483-496.

Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico

Fabiola Parra, Alejandro Casas*, Juan Manuel Peñaloza-Ramírez, Aurea C. Cortés-Palomec, Víctor Rocha-Ramírez and Antonio González-Rodríguez

Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, campus Morelia, Apartado Postal 27-3 (Santa María de Guáido), Morelia, Michoacán, 58190, México

* For correspondence. E-mail acasas@oikos.unam.mx

Received: 17 March 2010 Returned for revision: 27 May 2010 Accepted: 4 June 2010

• **Background and Aims** The Tehuacán Valley in Mexico is a principal area of plant domestication in Mesoamerica. There, artificial selection is currently practised on nearly 120 native plant species with coexisting wild, silvicultural and cultivated populations, providing an excellent setting for studying ongoing mechanisms of evolution under domestication. One of these species is the columnar cactus *Stenocereus pruinosus*, in which we studied how artificial selection is operating through traditional management and whether it has determined morphological and genetic divergence between wild and managed populations.

• **Methods** Semi-structured interviews were conducted with 83 households of three villages to investigate motives and mechanisms of artificial selection. Management effects were studied by comparing variation patterns of 14 morphological characters and population genetics (four microsatellite loci) of 264 plants from nine wild, silvicultural and cultivated populations.

• **Key Results** Variation in fruit characters was recognized by most people, and was the principal target of artificial selection directed to favour larger and sweeter fruits with thinner or thicker peel, fewer spines and pulp colours others than red. Artificial selection operates in agroforestry systems favouring abundance (through not felling plants and planting branches) of the preferred phenotypes, and acts more intensely in household gardens. Significant morphological divergence between wild and managed populations was observed in fruit characters and plant vigour. On average, genetic diversity in silvicultural populations ($H_E = 0.743$) was higher than in wild ($H_E = 0.726$) and cultivated ($H_E = 0.700$) populations. Most of the genetic variation (90.58 %) occurred within populations. High gene flow ($Nm_{EST} > 2$) was identified among almost all populations studied, but was slightly limited by mountains among wild populations, and by artificial selection among wild and managed populations.

• **Conclusions** Traditional management of *S. pruinosus* involves artificial selection, which, despite the high levels of gene flow, has promoted morphological divergence and moderate genetic structure between wild and managed populations, while conserving genetic diversity.

Key words: Columnar cacti, *Stenocereus pruinosus*, Cactaceae, crop evolution, domestication, Mesoamerica, traditional plant management.

INTRODUCTION

Domestication is a continuous evolutionary process guided by humans, mainly through artificial selection (Darwin, 1859). It involves a variety of mechanisms, but from about 2300 crop species cultivated throughout the world (Reid and Miller, 1989) such mechanisms have been documented for relatively few species. Numerous ongoing processes of domestication have yet to be studied, and they could be a valuable source of information to understand the diversity of forms through which humans drive plant evolution. Of particular importance are incipient domestication processes occurring in hundreds of species throughout the world, as they could help to reconstruct and understand the earlier phases of domestication that originated agriculture.

Mesoamerica, the cultural region between southern Mexico and northern Costa Rica, is recognized as one of the main

centres of domestication of plants in the world (Vavilov, 1951; Harlan, 1975). There, native peoples have domesticated more than 200 plant species and currently conduct incipient domestication of several hundred species (Casas and Parra, 2007). This area therefore provides an excellent setting for studying ongoing mechanisms of both advanced and incipient processes of domestication. Domestication of several species of Mesoamerican columnar cacti has been studied (Casas *et al.*, 2007) and it makes them appropriate systems for analysing the consequences of artificial selection in a gradient of management intensity. The present study documents the case of *Stenocereus pruinosus*, one of the most intensely managed species of cacti in the region.

Columnar cacti are dominant components of several vegetation types in arid and semi-arid zones, which cover nearly half of the Mexican territory, and they have been used as main plant resources since the first stages of human occupation

of the area during prehistory (Smith, 1967; Casas and Barbera, 2002). The Tehuacán Valley has one of the highest concentrations of columnar cacti species in the world (a total of 20 species) and is one of the more representative regions of the human culture using and managing these plants for food, fodder, medicine, fuel, house construction, gardens and fencing (Casas et al., 1999a).

Fruits of *S. pruinosus* have the highest quality and economic value compared with those of other columnar cacti in the regions where it is distributed, and they are commonly gathered in wild populations which form part of thorn-scrub and tropical dry forests (Casas et al., 1999a; Luna-Morales and Aguirre, 2001). Luna-Morales and Aguirre (2001) documented the management of this species in home gardens of the La Mixteca Baja region of Oaxaca, and Casas et al. (1999a) and Parra et al. (2008) documented aspects of cultivation of this species in the Tehuacán Valley. These authors found that some populations are under silvicultural management in agroforestry systems, where wild individuals are left standing when land is cleared to establish agricultural fields. This management appears to involve artificial selection favouring survival and propagation of those plants with attributes preferred by people, such as larger and sweeter fruits, thinner or thicker peel with fewer spines, and pulp with different colours (Casas et al., 1999a). *Stenocereus pruinosus* is also cultivated in traditional gardens through propagation of branches from plants showing desirable phenotypes. Similar silvicultural management and cultivation forms have been documented in other cactus species such as *Stenocereus stellatus* (Casas et al., 1999b), *Escontria chiotilla* (Arellano and Casas, 2003), *Polaskia chende* (Cruz and Casas, 2002), *P. chichipe* (Carmona and Casas, 2005) and *Myrtillocactus schenckii* (Blancas et al., 2009). In all these species, silvicultural and cultivated populations in home gardens show significant morphological divergence with respect to wild populations as the managed populations have higher frequencies of the preferred phenotypes.

According to Arias et al. (1997), *S. pruinosus* may reach 8 m in height, with green branches having a pruinose, whitish apex, and five to eight ribs. Its flowers are 7–10 cm in length, the outermost tepals are brownish green and rigid, whereas the innermost are white and fleshy. Flowers have nocturnal anthesis, are pollinated by bats and have a self-incompatible breeding system (Cortés-Díaz, 1999). Fruits are ellipsoid, edible, with white, yellow, purple, red and orange pulp (Luna-Morales et al., 2001), and produce black seeds. Vegetative propagation is easy and growth relatively fast (Casas et al., 1999a). The species is mainly distributed in the states of Oaxaca, Puebla, Chiapas, Guerrero, Tamaulipas, Veracruz and San Luis Potosí (Parra et al., 2008).

Otero-Arnaiz et al. (2005), Tinoco et al. (2005), Casas et al. (2006, 2007) and Parra et al. (2008) reported that traditional management of several species of columnar cacti maintains high levels of genetic variation in managed populations, similar to those existing in wild populations or even higher in *S. stellatus* and *S. pruinosus*. According to these authors, such a pattern is probably due to continual replacement of plants in managed stands, frequently involving the introduction of plants from different towns or regions. It is also probably due to the protection of seedlings and young plants

resulting from natural crossing that become established in cultivated areas, all of which favours gene flow among wild and managed populations. The studies mentioned above identified that traditional home gardens and agroforestry systems are important reservoirs of genetic diversity and keystones for programmes of genetic resource conservation.

Low genetic differentiation and high levels of gene flow have been generally found between wild and managed populations of columnar cacti (Casas et al., 2007). In *Stenocereus*, such gene flow is influenced by the main pollinators, bat species of the genera *Leptonycteris* and *Choeronycteris* (Casas et al., 1999b; Arias-Cóyotl et al., 2006), as well as seed-dispersers, including bats, birds and humans (Casas et al., 2007). For *S. pruinosus* we previously found through isozyme analysis one of the highest values of genetic variation reported for columnar cacti species (Parra et al., 2008), as well as a pattern of genetic differentiation of populations associated with management type. We hypothesized that these patterns were the combined result of the high levels of gene flow which favours variation, and artificial selection favouring population differentiation. To test this hypothesis, the present study examined how management and artificial selection of *S. pruinosus* is conducted under traditional contexts in the Tehuacán Valley, and whether and to what extent it results in morphological and genetic divergence. The main aims were: (1) to document management types of *S. pruinosus* in traditional villages of the region, the cultivation techniques and sources of plant material for planting, and the motives and mechanisms through which artificial selection operates; (2) to evaluate the consequences of artificial selection on frequencies of morphological characters and on the degree of phenotypic divergence between wild and managed populations; and (3) to analyse the consequences of management for population genetic diversity, genetic structure and rates of gene flow among populations.

MATERIALS AND METHODS

Populations studied

The study was conducted in the villages of San Luis Atolotitlán, Coatepec and Coxcatlán, in the Tehuacán Valley, central Mexico (Fig. 1). Nine populations (three wild, three silvicultural and three cultivated in home gardens) were studied, sampling 30 individual plants per population. Wild populations are found at Santa Lucía and Fiscal within the territory of Coatepec, and at Cueva del maíz within the territory of Coxcatlán. All these populations form part of natural tropical deciduous forest associated with alluvial valleys of ephemeral rivers (Table 1, Fig. 2). In these habitats the columnar cacti *Pachycereus weberi*, *P. hollianus*, *Escontria chiotilla*, *Stenocereus pruinosus*, and *S. stellatus* are co-dominant with the trees *Prosopis laevigata* (Mimosaceae), *Cyrtocarpa procera* (Anacardiaceae), *Ceiba aesculifolia* (Bombacaceae), *Bursera morelensis* (Burseraceae) and *Parkinsonia praecox* (Caesalpinaceae). Silvicultural populations are located in scattered areas of agroforestry systems used for seasonal agriculture of maize, near the villages of San Luis Atolotitlán, Coatepec and Coxcatlán, which have been used for more than 100 years, with successive use and fallow periods.

Silvicultural management involves not felling individuals with useful phenotypes when natural vegetation is cleared for agriculture (Casas *et al.*, 1999a). The cultivated populations

comprise stands of *S. pruinosus* cultivated in home gardens of the villages mentioned, usually associated with other cultivated plant species (Fig. 2).

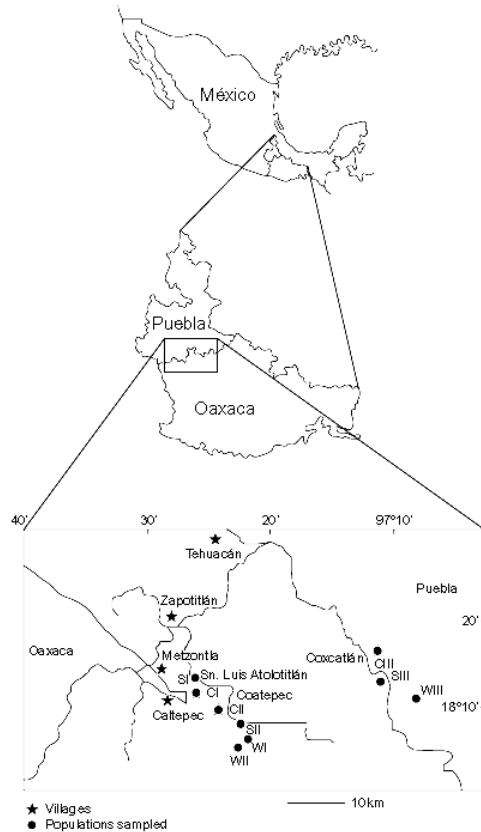


FIG. 1. Study area. The Tehuacán–Cuicatán Valley. Location of the villages and populations of *Stenocereus pruinosus* studied. WI = Wild Santa Lucía; WII = Wild Fiscal; WIII = Wild Coxcatlán; SI = Silvicultural from San Luis Atolotitlán (S.L.A.); SII = Silvicultural Coatepec; SIII = Silvicultural Coxcatlán; CI = Cultivated from San Luis Atolotitlán (S.L.A.); CII = Cultivated Coatepec; CIII = Cultivated Coxcatlán.

Ethnobotanical survey

An ethnobotanical survey through semi-structured interviews (Martin, 1997) was conducted with 63 randomly selected households. Interviews were conducted with both men and women of each household from San Luis Atolotitlán, Coatepec and Coxcatlán in order to get information on perception of morphological variation and fruit quality, forms of use, management, and artificial selection. Data on the role of products of this species in the subsistence of local people and on commercialization of *S. pruinosus* were also documented. Twenty interviews were conducted with people of households from San Luis Atolotitlán and Coatepec who were managing plants of *S. pruinosus* in agroforestry systems in order to document details on the provenance and management of plants forming part of silvicultural systems.

Morphometric analyses

Fourteen quantitative morphological characters were analysed in 264 individual plants of the populations studied. In wild populations reproductive plants were sampled randomly along transects following the natural vegetation bordering the course of ephemeral rivers. The sampled area of wild populations averaged 2.2 ha per site. In silvicultural populations, where individual plants are scattered, we sampled all individual plants found until 30 individual plants were documented. The sample area averaged 4 ha per site. In cultivated populations, plants were sampled in a total area of home gardens per village equivalent to the average sampled area of wild populations.

Vegetative parts (branches, spines, areoles) were measured in the field, and average values of 3–5 measurements per individual plant were taken. Biomass of individual plants was estimated using the formula for volume of a truncated cone, $v = \pi h/3 (R^2 + Rr + r^2)$, where h is height, R is the diameter of the canopy, calculated as the average of two perpendicular measures, and r is the diameter of the stem at first branch height. Fruit characters (total volume and weight, pulp and seed weight, and seed number) were evaluated in the laboratory;

TABLE 1. Environmental aspects of the populations of *Stenocereus pruinosus* studied in the Tehuacán–Cuicatán Valley

Population	Code	Location	Elevation (m)	Vegetation	Annual rainfall (mm)	Soils
Wild Santa Lucía	WI	Santa Lucía, Coatepec	1210	Tropical deciduous forest	544.4	Alluvial
Wild Fiscal	WII	Fiscal, Coatepec	1210	Tropical deciduous forest	544.4	Alluvial
Wild Coxcatlán	WIII	'Cueva del Maíz', Coxcatlán	1010	Tropical deciduous forest	394.6	Alluvial
Silviculture S.L.A.	SI	San Luis Atolotitlán (S.L.A.)	1900	Seasonal maize fields	394.6	Derived from basaltic rocks
Silviculture Coatepec	SII	Santiago Coatepec	1853	Seasonal maize fields	394.6	Derived from basaltic rocks
Silviculture Coxcatlán	SIII	Coxcatlán	1000	Seasonal maize fields	544.4	Regosols, calcareous
Cultivated S.L.A.	CI	San Luis Atolotitlán	1903	Home gardens	394.6	Derived from basaltic rocks
Cultivated Coatepec	CII	Santiago Coatepec	1780	Home gardens	394.6	Derived from basaltic rocks
Cultivated Coxcatlán	CIII	Venta Salada, Coxcatlán	1145	Home gardens	544.4	Regosols, calcareous



FIG. 2. Populations of *Stenocereus pruinosus* under different management types. (A) Wild population forming part of a tropical deciduous forest, (B) silvicultural managed population in an agroforestry system, (C) cultivated population in a home garden.

values were averaged per population and per management type. One-way ANOVAs were conducted using JMP 4.0 (SAS Institute, Cary, NC, USA) to test for differences in the particular morphological features studied among populations according to their management type. Tukey–Kramer multiple range tests were also performed to identify those populations and type of management showing significant differences. These tests were directed to visualize trends of variation according to management and artificial selection intensity.

Population genetics studies

Four primer pairs for polymorphic nuclear microsatellite loci (Pchi50, Pchi60, Pchi54 and Pchi21), designed for *Polaskia chichipe* (Cactaceae) by Otero-Arnaiz *et al.* (2004, 2005), were used. Twenty individual plants per population were analysed, chosen among those plants evaluated in morphometric studies. Plant tissue was obtained from stem ribs, frozen in liquid nitrogen and then stored at -70°C for conservation.

DNA extraction and genotyping

DNA extraction was performed following Otero-Arnaiz *et al.* (2004, 2005). For PCR reactions, a QIAGEN multiplex PCR kit was used (www.qiagen.com). All reactions were carried out in a final volume of $5\ \mu\text{L}$, including $2.5\ \mu\text{L}$ of Master Mix (containing HotStar taq DNA polymerase, Multiplex PCR buffer, $3\ \text{mM}$ MgCl_2 and dNTPs), $1\ \mu\text{M}$ of each primer, $1.5\ \mu\text{L}$ distilled water and $0.5\text{--}1.0\ \mu\text{L}$ of $50\text{--}100\ \text{ng}/\mu\text{L}$ of template DNA. Amplifications were carried out in a GeneAmp PCR System 2720 Thermal Cycler (Applied Biosystems; www.AppliedBiosystems.com) using the multiplex PCR protocol for amplification of microsatellite loci (QIAGEN Multiplex PCR kit; QIAGEN): 15 min at 95°C (initial activation step), followed by 30 cycles of denaturing at 94°C for 30 s, annealing at primer-specific temperatures (56°C for Pchi50 and Pchi60 and 60°C for Pchi54 and Pchi21) for 90 s and extension at 72°C for 60 s. A final extension step at 60°C for 30 min was included. PCR products were mixed with formamide and Gene Scan LIZ-500 of standard size (Applied Biosystems), and then denatured for 2 min at 95°C . Analysis of microsatellite loci was conducted using an ABI-PRISM 3100-Avant sequencer (Applied Biosystems) to detect labelled primers and internal size standard. All the fragments obtained were then scored and analysed with GeneMapper 4.0 (Applied Biosystems) software.

Genetic diversity within populations

For each population we estimated the average number of alleles per locus (A), the average observed heterozygosity (H_O) and the average expected heterozygosity (H_E ; Nei, 1987) using GENEALLEX 6.2 (Peakall and Smouse, 2006). Non-parametric Kruskal–Wallis H tests were used to evaluate differences in H_O and H_E between wild, silvicultural and cultivated populations.

The inbreeding coefficient (F_{IS}) was calculated with GENEPOP version 4.0-SS10 (Raymond and Rousset, 1995) per locus and population to determine deviations from Hardy–Weinberg equilibrium (HWE). The exact test of HWE per population–locus combination and a global test across populations using the multiscore U -test (Raymond and Rousset, 1995) were performed to test for heterozygote deficiency using the Markov chain Monte Carlo (MCMC) method, with 1000 dememorization steps with 100 batches and 5000 iterations (Guo and Thompson, 1992).

In order to explore possible causes of deviations from HWE, we used MICRO-CHECKER (Van Oosterhout *et al.*, 2004) to identify the presence of null alleles at each locus per population. In addition, a survey to identify possible clones (individuals with identical multilocus genotypes) was made with GENEALLEX 6.2 (Peakall and Smouse, 2006). For each set of repeated genotypes the value of P_{sex} was obtained, which is an estimate of the probability of obtaining n repeated multilocus genotypes in a sample of size N by sexual reproduction under random mating (Stenberg *et al.*, 2003).

Genetic differentiation among populations

Population structure and distribution of genetic variance were analysed by analysis of molecular variance (AMOVA) with Arlequin 3.11 (Excoffier *et al.*, 2005), among the predetermined groups of populations (wild, silvicultural and cultivated in home gardens). Population subdivision was calculated by means of F -statistic analogues (Φ -statistics) obtained from the AMOVA. Significance of these statistics was assessed by permuting genotypes over populations (Φ_{ST}), among populations within groups (Φ_{SC}) and among groups according to management type (Φ_{CT}) using 50^3 permutations. Pairwise population genetic differentiation was estimated with both F_{ST} and R_{ST} according to two different microsatellite mutation models: the infinite alleles model (IAM) and the stepwise mutation model (SMM), respectively. We used both models because there is no consensus on

whether the F_{ST} - or R_{ST} -based approach is better at handling microsatellite data (Otero-Arnaiz *et al.*, 2005). R_{ST} may overestimate differentiation if microsatellites mutate by large insertions or deletions (Di Rienzo *et al.*, 1994), whereas F_{ST} may underestimate differentiation if mutation is largely stepwise (Slatkin, 1995). Gene flow among populations was estimated from the F_{ST} statistics of Wright (1965), following the expression $M - Nm - (1 - F_{ST})/4F_{ST}$ with ARLEQUIN (Excoffier *et al.*, 2005).

Patterns of genetic structure

A pairwise matrix of Nei's unbiased genetic distances (Nei, 1972) among populations was calculated, and a clustering dendrogram was constructed using the UPGMA method with TFPGA 1.3 (Miller, 1997). Confidence levels for the dendrogram were calculated by bootstrapping the original data 1000 times with replacement over all loci. A Mantel test was performed by TFPGA 1.3 to assess the correlation between genetic and geographical distances.

A Bayesian clustering analysis was conducted using STRUCTURE version 2.1 (Pritchard *et al.*, 2000; Falush *et al.*, 2003). In this analysis individuals are assigned probabilistically to one of the predefined K populations (gene pools) to identify the optimal number of genetic groups (Evanno *et al.*, 2005). The optimum number of groups (K) was determined by varying the value of K from 1 to 10 and running the analysis ten times per K value, in order to determine the maximum value of posterior likelihood [$\ln P(D)$]. Each run was performed using 10^5 burn-in periods and 10^6 MCMC repetitions after burn-in. We used a model allowing admixture with correlated allele frequencies without any prior information. We determined the most probable K value using the maximum value of ΔK according to Evanno *et al.* (2005).

In order to determine the geographical location of the main genetic discontinuities among populations, we used the Monmonier's maximum difference algorithm with BARRIER version 2.2 (Manni *et al.*, 2004). This program creates a map

of the sampling locations from geographical coordinates. Barriers are then represented on the map by identifying the maximum values within the population-pairwise genetic distance matrix. We used a matrix of Slatkin's linearized F_{ST} (Slatkin, 1995) values calculated with ARLEQUIN.

RESULTS

Management and artificial selection

People of the Tehuacán Valley recognize and differentially use and manage phenotypic variation of *S. puiñosus*. All those interviewed know *S. puiñosus* as 'pitaya de mayo' and consume its fruits, and 51 % of households also use its dry branches as fuel for cooking. All recognized morphological variation in fruits, most of them (81 %) distinguishing 3–4 variants, and the rest recognizing 5–6 variants (red, pink, purple, yellow, white, orange). Approximately 30 % of households interviewed recognized sub-variants; for instance, they said that the variant with yellow pulp could be dark or light yellow, waterish or non-waterish yellow, large or small size ('ant' or 'little sparrow' yellow) and with few or numerous seeds (Fig. 3). Nearly 57 % of interviewees perceive that the largest fruits are produced by plants in home gardens, whereas the rest said that fruit size is similar in both wild and cultivated populations. A few households (approx. 6 %) considered that fruit size and production depend on the amount of rainfall in the preceding year (years with higher rainfall determine production of larger fruits), and age of plants (young individual plants produce larger fruits than older plants).

Individuals of almost all (90 %) households said they planted branches of *S. puiñosus* and to have learned this practice from their relatives. About 40 % of households that cultivate *S. puiñosus* said they cut branches for planting from specific mother plants according to flavour, colour and size of their fruit, which involves artificial selection. Individuals also use branches that have recently fallen from individual

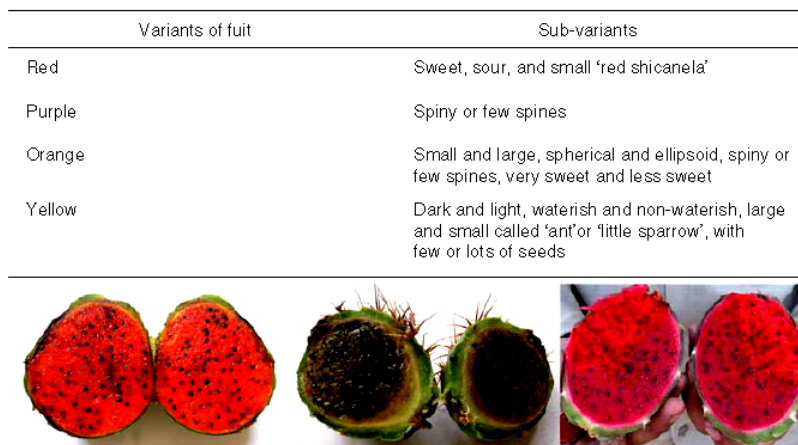


FIG. 3. Examples of variants of pulp colour of fruits of *Stenocereus puiñosus*, the 'pitaya de mayo', and sub-variants associated with more specific characters.

plants, i.e. non-selective planting. Most people planting branches of *S. pruinosus* use branches from individual plants previously cultivated in home gardens, but individuals of nearly 11 % of households reported bringing branches from wild populations, particularly from the wild populations studied in the sites Río Hondo and Santa Lucía, which are the main wild populations of *S. pruinosus* close to the village of Coatepec.

People generally considered that branches may produce fruit after 1 year of being planted, but most commonly after 3–5 years. They prefer to plant branches that have already produced fruit because, according to their experience, these branches produce fruit faster than others. Branches planted are 20–100 cm in length. The dry season is the more convenient time to cut branches for planting, in order to have the opportunity to dry the damaged tissue, whereas the best time for planting the branches is the beginning of the rainy season.

Most individuals said they did not place special care on planted branches, but 25 % of households affirmed that they (1) pile ground around the base of the stem, (2) add organic fertilizer, (3) put stones around the tree in order to direct rain water to it, (4) remove weedy plants invading the surrounding area, (5) protect fruits by covering them with clothes in order to prevent their consumption by frugivores, (6) practise occasional manual irrigation and (7) practise pruning of old branches.

People of nearly 60 % of the households interviewed said that in the past *S. pruinosus* was more actively cultivated than at present; 24 % of households considered that pitaya fruit is more important than in the past because it is commercially grown and provides monetary income, whereas the remaining individuals were not precise in their response. Those who stated that this fruit was more consumed in the past said that this was because no other fruit was available, but with the opening of roads the village received other commercialized fruit that substituted part of the native fruit. Among these respondents, 37 % of households mentioned that consumption of pitaya was more common in the past because it was more abundant; 11 % of households said that pitaya fruits were of better quality in the past when rainfall

was higher; 29 % of households said that people had lost interest in cultivating and taking care of these plants and that this had caused a decrease of population densities in cultivated stands; the remaining households said that many pitaya plants were lost when new houses were constructed.

When interviewees were asked whether they let stand individual plants of *S. pruinosus* in their agricultural fields, 33 % of households answered affirmatively. Nearly half of them said that *S. pruinosus* plants were planted by them or by their relatives, and that branches arose from home gardens, whereas the other half said that plants were there and they left them standing and planted more branches from them. Nearly 80 % of the households interviewed maintain 1–15 pitaya trees in their parcels, whereas 20 % of households have more than 15 individual plants. According to our observations, sites of agroforestry systems are established in areas different from those characteristic of the wild populations, and it is possible that the populations of agroforestry systems are mostly cultivated populations.

Fruits of pitaya are commercially grown by 35 % of households interviewed, whereas the rest consume all the fruits that are grown. Most people growing pitaya fruit commercially do so within their home towns, but nearly 17 % do it also in the city of Tehuacan and at other localities. Prices of fruit vary according to their size and quality. On average, the price of one fruit is US\$0.13. The main producer in Coxcatlán sells one box of large fruits for \$13.85 and one box of small fruits for \$7.31.

Morphological consequences of artificial selection

Table 2 shows that fruits of *S. pruinosus* were generally larger in populations cultivated in home gardens, intermediate in silvicultural populations and smaller in wild populations. Seed weight did not differ among populations but seed number was significantly higher in cultivated populations than in silvicultural populations; in wild populations the number was intermediate and not significantly different from the other two. Fruit peel was thinner and with fewer areoles in plants cultivated in home gardens as compared with wild

TABLE 2. Average morphological characters in wild, in situ managed and cultivated populations of *Stenocereus pruinosus*

Character	Wild	Silviculture	Cultivated	F	Significance
Fruit volume	61.418 ± 3.656 ^c	83.130 ± 3.537 ^b	129.751 ± 3.988 ^a	64.674	<0.001
Fruit weight	60.748 ± 3.345 ^c	82.432 ± 3.845 ^b	127.366 ± 3.570 ^a	61.694	<0.001
Pulp weight	29.451 ± 1.968 ^c	46.098 ± 2.646 ^b	80.460 ± 2.853 ^a	62.574	<0.001
Seed weight	0.215 ± 0.007 ^a	0.216 ± 0.003 ^a	0.225 ± 0.003 ^a	2.286	0.104
Seed number	1353.33 ± 126.29 ^{ab}	1235.53 ± 52.08 ^b	1587.50 ± 55.12 ^a	9.565	<0.001
Peel thickness	3.881 ± 0.199 ^a	3.371 ± 0.133 ^{ab}	3.219 ± 0.094 ^b	5.069	0.007
Areoles/cm ² in fruit peel	2.036 ± 0.060 ^a	2.079 ± 0.035 ^a	1.743 ± 0.036 ^b	23.4588	<0.001
Height	4.751 ± 0.133 ^a	4.176 ± 0.139 ^b	4.385 ± 0.172 ^{ab}	3.766	0.024
Plant size	14.328 ± 1.620	13.451 ± 1.924 ^a	13.525 ± 1.612 ^a	0.081	0.922
Branch number	33.6222 ± 3.6419 ^b	33.5952 ± 3.0403 ^b	58.6111 ± 6.4750 ^a	9.553	<0.001
Branch diameter	10.403 ± 0.099 ^c	11.119 ± 0.150 ^b	11.823 ± 0.113 ^a	35.011	<0.001
Spines/areole	8.029 ± 0.132 ^b	8.933 ± 0.137 ^a	9.185 ± 0.132 ^a	21.061	<0.001
Rib depth	3.778 ± 0.039 ^b	3.851 ± 0.048 ^b	4.118 ± 0.106 ^a	6.405	0.002
Rib width	3.783 ± 0.069 ^a	3.834 ± 0.095 ^a	3.694 ± 0.067 ^a	0.851	0.428

Values are given ± s.e. Significance tests according to one-way ANOVAs. Different lower-case letters indicate significant differences according to Tukey tests.

and silvicultural fruits. Branch diameter was highest in cultivated populations and lowest in wild populations. Branch number was higher in cultivated populations than in silvicultural and wild populations. Rib depth was higher in cultivated populations and it was similar in wild and silvicultural populations. Plant biomass was similar in all populations, but individuals from wild populations were taller.

Population genetics

Genetic diversity within populations. A total of 24 alleles were recorded for the four loci analysed (Table 3). Average number of alleles per locus (A) within populations was 5.42 (Table 4). All loci were polymorphic in all populations. The average observed heterozygosity (Table 4) in wild populations ($H_O = 0.670$) was higher than in the silvicultural populations ($H_O = 0.622$), which was in turn higher than in populations cultivated in home gardens ($H_O = 0.555$). However, expected heterozygosity was higher in the silvicultural populations ($H_E = 0.743$) than in the wild populations ($H_E = 0.726$), which were in turn higher than in populations cultivated in home gardens ($H_E = 0.700$). The population with the highest expected heterozygosity was the silvicultural population from Coxcatlán ($H_E = 0.751$), followed by the wild population from Coxcatlán ($H_E = 0.732$), and the cultivated populations from the home gardens of San Luis Atolotitlán ($H_E = 0.647$). When the populations were grouped by management type, they showed differences but these were not significant according to the Kruskal–Wallis tests (for H_O : $H = 4.356$, $P = 0.11$; for H_E : $H = 3.289$, $P = 0.19$).

F_{IS} values were significantly different from zero at loci Pchi54 and Pchi50, indicating deviations from HWE. Most of the deviations were observed in managed populations (silvicultural and cultivated in home gardens), particularly at the Pchi54 locus, whereas only one wild population (from Coxcatlán) showed a significant deviation at this locus.

According to the MICRO-CHECKER analysis, the probability of the presence of null alleles was significant for loci Pchi54 and Pchi50. For Pchi54 the inferred frequency of the null alleles was 11.6% (involving approx. 21 of the 183 individuals analysed). In contrast, only three individuals probably contained null alleles at locus Pchi50. Also, several groups of individuals with identical multilocus genotypes were found, each including from two to 11 samples (Table 4). These groups were more numerous in populations cultivated in home gardens than in wild and silvicultural populations. The probability that these groups of individuals with identical genotypes arose through sexual reproduction (P_{sex}) was in all cases very low ($P < 0.05$).

Genetic distances. The UPGMA analysis clustered the nine populations into two groups, separating the cultivated population of home gardens from Coxcatlán, which is the most differentiated, from all other populations. The second step recognized a group formed by both the cultivated and the silvicultural populations of San Luis Atolotitlán, separated from another group formed by the remaining populations. Within this latter cluster, the wild population from Fiscal (Coatepec), the silvicultural population from Coatepec and the cultivated population in home gardens of Coatepec grouped together along with the wild population from Coxcatlán. The wild population from Santa Lucia (Coatepec)

TABLE 3. Allele frequencies per locus in the populations of *Stenocereus pruinosus* studied

Locus	Allele/N	Wild Santa Lucia	Wild Fiscal	Wild Coxcatlan	Silvicultural S.L.A	Silvicultural Coatepec	Silvicultural Coxcatlan	Cultivated S.L.A	Cultivated Coatepec	Cultivated Coxcatlan
Pchi21	129	0.200	0.300	0.381	0.105	0.262	0.200	0.211	0.263	0.075
	131	0.300	0.150	0.143	0.132	0.214	0.400	0.342	0.158	0.325
	133	0.200	0.150	0.143	0.026	0.119	0.075	0.000	0.132	0.050
	135	0.050	0.100	0.048	0.447	0.024	0.025	0.237	0.105	0.425
	137	0.250	0.300	0.286	0.289	0.381	0.300	0.211	0.342	0.125
Pchi54	170	0.000	0.000	0.000	0.067	0.000	0.000	0.000	0.000	0.026
	172	0.000	0.000	0.000	0.100	0.000	0.000	0.000	0.000	0.026
	174	0.400	0.050	0.184	0.067	0.235	0.188	0.167	0.105	0.763
	176	0.333	0.800	0.500	0.433	0.765	0.313	0.222	0.763	0.079
	178	0.200	0.125	0.053	0.100	0.000	0.031	0.556	0.079	0.079
	180	0.000	0.000	0.263	0.033	0.000	0.188	0.000	0.053	0.026
	182	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.094	0.056	0.000	0.000
	184	0.067	0.025	0.000	0.200	0.000	0.188	0.000	0.000	0.000
Pchi50	223	0.250	0.300	0.286	0.167	0.205	0.225	0.175	0.175	0.079
	225	0.275	0.225	0.167	0.139	0.273	0.375	0.200	0.275	0.737
	227	0.150	0.125	0.167	0.056	0.114	0.100	0.000	0.075	0.000
	229	0.000	0.025	0.048	0.417	0.023	0.025	0.350	0.050	0.079
	231	0.325	0.325	0.333	0.222	0.386	0.275	0.275	0.425	0.105
Pchi20	249	0.025	0.300	0.190	0.050	0.000	0.050	0.000	0.025	0.000
	251	0.125	0.250	0.333	0.100	0.432	0.325	0.125	0.325	0.050
	257	0.000	0.000	0.000	0.025	0.000	0.050	0.000	0.000	0.025
	259	0.200	0.175	0.286	0.375	0.227	0.275	0.150	0.350	0.450
	261	0.650	0.275	0.190	0.425	0.273	0.275	0.725	0.300	0.475
	263	0.000	0.000	0.000	0.025	0.068	0.025	0.000	0.000	0.000

S.L.A, San Luis Atolotitlán.

TABLE 4. Parameters for estimating genetic variation and clone frequencies in wild, silvicultural and cultivated populations of *Stenocereus puiinosus*

Population	<i>N</i>	<i>A</i>	<i>H_O</i>	<i>H_E</i>	Total number of clones	Number of genotypes with clones
Wild Santa Lucia	20-000	4-250	0.692 ± 0.086	0.695 ± 0.056	4-000	2-000
Wild Fiscal	20-000	4-500	0.625 ± 0.145	0.663 ± 0.104	6-000	3-000
Wild Coxcatlán	21-000	4-500	0.701 ± 0.105	0.732 ± 0.024	4-000	2-000
Wild mean	61-000	4-750	0.670 ± 0.102	0.720 ± 0.033	14-000	7-000
Silviculture San Luis Atolotitlán	20-000	5-750	0.679 ± 0.060	0.726 ± 0.020	4-000	2-000
Silviculture Coatepec	22-000	4-000	0.508 ± 0.169	0.638 ± 0.090	5-000	2-000
Silvicultural Coxcatlán	20-000	5-500	0.691 ± 0.060	0.758 ± 0.020	2-000	1-000
Silviculture mean	62-000	6-000	0.622 ± 0.077	0.743 ± 0.019	11-000	5-000
Cultivated San Luis Atolotitlán	20-000	3-750	0.597 ± 0.088	0.646 ± 0.073	8-000	3-000
Cultivated Coatepec	20-000	4-500	0.586 ± 0.122	0.653 ± 0.083	2-000	1-000
Cultivated Coxcatlán	20-000	4-750	0.479 ± 0.187	0.538 ± 0.068	11-000	1-000
Cultivated mean	60-000	5-500	0.555 ± 0.106	0.70 ± 0.031	21-000	5-000
Total mean	58-333	5-417	0.616 ± 0.052	0.724 ± 0.015		

Values are given ± s.e. where appropriate. *N* = sample size; *A* = average number of alleles per locus; *H_O* = average observed heterozygosity (by direct counting); *H_E* = average expected heterozygosity (unbiased) - by the model of random mating, estimated from the Nei (1987) genetic diversity index.

formed another group with the silvicultural population from Coxcatlán. Bootstrap analysis provided support values above 50 % for most groups (Fig. 4). The Mantel test indicated that there was no significant correlation between genetic and geographical distances ($r = 0.165$, $P = 0.186$).

Genetic differentiation among populations

The AMOVA indicated that there was no variation due to differences between groups (Table 5), while 10.41 % of the genetic variation was due to differences among populations within groups, and almost 91 % was due to within-population variation. Total differentiation among populations (Φ_{ST}) was moderate (Wright, 1978) but significant ($\Phi_{ST} = 0.094$, $P < 0.001$).

Pairwise population differentiation under the IAM and SMM mutation models revealed similar patterns, with values between 0 and 0.279. The strongest differentiation was between the cultivated population in home gardens of Coxcatlán and the wild population from Fiscal (Coatepec)

($F_{ST} = 0.263$, $R_{ST} = 0.275$; $P < 0.05$), and between the cultivated population from Coxcatlán and the wild population from Coxcatlán ($F_{ST} = 0.212$, $R_{ST} = 0.279$; $P < 0.05$). The most genetically similar populations were those cultivated in home gardens of Coatepec and the silvicultural population from Coatepec ($F_{ST} = 0$, $R_{ST} = 0$; $P > 0.05$).

Gene flow was high among all populations, except among the cultivated population in home gardens of Coxcatlán and the other populations. Highest gene flow was detected between the silvicultural population from Coatepec and the cultivated population in home gardens of Coatepec ($Nm > 100$), the cultivated population in home gardens of Coatepec and the wild population from Fiscal (also from Coatepec) ($Nm = 93.109$), as well as between the silvicultural population of Coatepec and the wild population from Coxcatlán ($Nm = 48.488$), and between the silvicultural Coatepec and the wild Fiscal (from Coatepec) populations ($Nm = 36.748$). The lowest number of migrants per generation was identified between the cultivated population in home gardens of

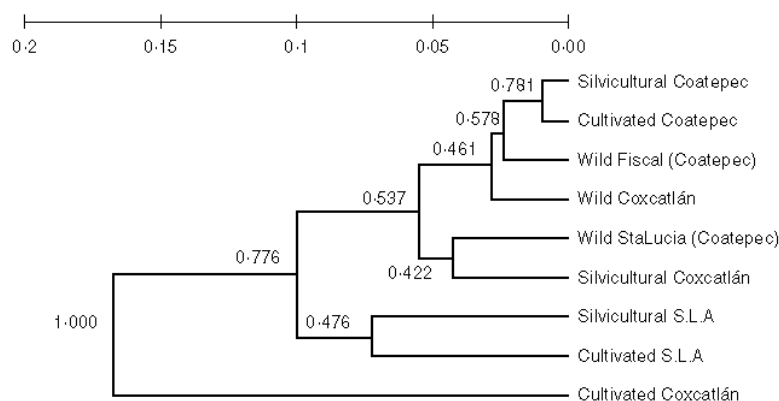


FIG. 4. UPGMA phenogram of minimum genetic distances (Nei, 1972) among the wild silviculture managed and cultivated populations of *Stenocereus puiinosus* studied. Proportions of similar replicates after 10 000 permutations are shown for each grouping.

TABLE 5. Molecular analysis of variance (AMOVA) comparing genetic distance between groups of populations (wild, silviculture and cultivated), populations within groups and individual plants within populations

Source of variation	d.f.	Sum of squares	Components of variance	Percentage of variation	Φ Statistics	P
Among groups	2	10.754	0.000 Va	0.00	$\Phi_{CT} = -0.009$	n.s.
Among populations, within groups	6	42.142	0.142 Vb	10.41	$\Phi_{SC} = 0.103$	<0.0001
Within populations	357	442.181	1.239 Vc	90.58	$\Phi_{ST} = 0.094$	<0.0001
Total	365	495.077	1.367			

Coxcatlán and the wild population from Fiscal ($Nm = 1.402$) and the silvicultural population from Coatepec ($Nm = 1.788$).

Patterns of genetic structure

The ΔK statistic (Fig. 5) revealed $K = 2$ to be the optimum value for the number of genetic clusters in the data. However, this analysis also indicated $K = 5$ as the second most probable number of genetic clusters (Fig. 5). This second result provides information about the substructure within the two groups previously mentioned, and probably better reflects the groups of individuals with identical multilocus genotypes already identified (see above). Figure 6 shows the proportion of ancestry of each population and individual on these five genetic clusters, represented by the green, yellow, blue, red and pink colours, while Fig. 7 depicts the population-level proportions of ancestry as pie charts displayed on a topographic map of the study region. This analysis clearly showed that the population

cultivated in home gardens of Coxcatlán is the most divergent in terms of its genetic ancestry. The population cultivated in home gardens and the silvicultural population from San Luis Atolotitlán are similar among themselves and differentiated from the remaining six populations, which show similar proportions of ancestry on each of the five genetic clusters.

The Monmonier's maximum difference algorithm, applied on the matrix of linearized F_{ST} values, placed the first genetic barrier between the population cultivated in home gardens of Coxcatlán and the remaining populations (Fig. 7). The second barrier separated the population cultivated in home gardens of San Luis Atolotitlán and the silvicultural population of San Luis Atolotitlán. The third significant barrier was identified between the group of silvicultural and wild populations from Coxcatlán and the wild population from Santa Lucía (Coatepec) on one side and the cultivated and silvicultural populations from Coatepec and the wild population from Fiscal (also from Coatepec) on the other side. This analysis was largely congruent with the results from STRUCTURE and with the UPGMA dendrogram based on genetic distances.

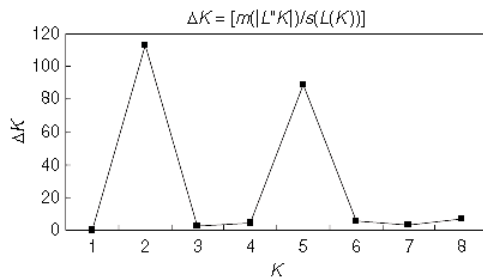


FIG. 5. Estimated number of populations (K) derived from the structure clustering analyses. The magnitude of ΔK was calculated using the method described by Evanno *et al.* (2005).

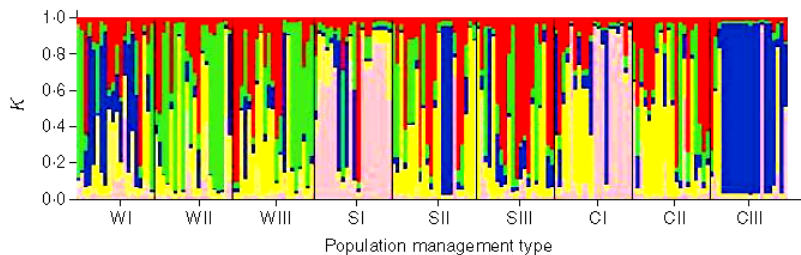


FIG. 6. Genetic clusters obtained with five groups. Each individual plant is represented by one vertical line with K segments coloured proportionally according to their belonging to a genetic cluster. Black lines separate individual plants from different populations, classified according to management type. WI = Wild Santa Lucía; WII = Wild Fiscal; WIII = Wild Coxcatlán; SI = Silvicultural from San Luis Atolotitlán (S.L.A); SII = Silvicultural Coatepec; SIII = Silvicultural Coxcatlán; CI = Cultivated from San Luis Atolotitlán (S.L.A); CII = Cultivated Coatepec; CIII = Cultivated Coxcatlán.

DISCUSSION

Management and artificial selection

Our interviews with local people provided evidence that artificial selection of *S. pruinosus* as traditionally practised is on the decline but that it is being adjusted to meet the demands of new markets. Artificial selection operates on *S. pruinosus* in both home gardens and agroforestry systems, where branches are planted from wild and silvicultural populations, but mainly from other home gardens. People recognize variation in the quality of fruits produced by individual plants and nearly half of the people interviewed said they selected the

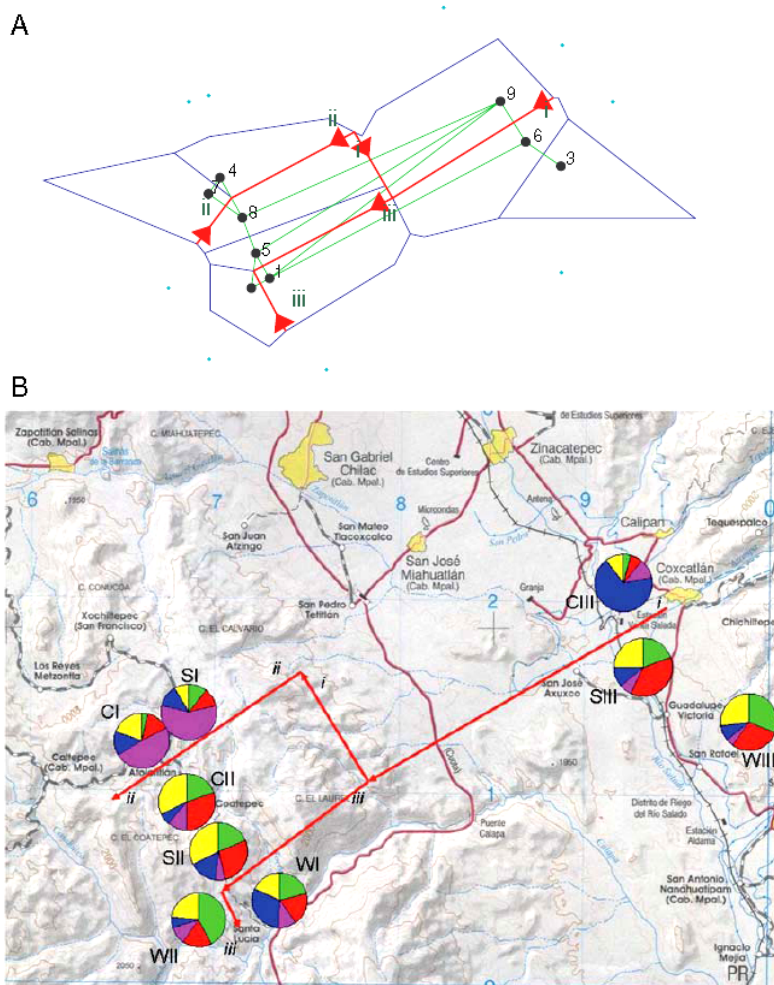


FIG. 7. Distribution of populations of *Stenocereus pruinosus* in the Tehuacán Valley indicating barriers between populations (A) and the frequency distribution of genotypes obtained by Bayesian analysis among populations associated with barriers (B). WI = Wild Santa Lucía; WII = Wild Fiscal; WIII = Wild Coxcatlán; SI = Silvicultural from San Luis Atlotitlán (S.L.A); SII = Silvicultural Coatepec; SIII = Silvicultural Coxcatlán; CI = Cultivated from San Luis Atlotitlán (S.L.A); CII = Cultivated Coatepec; CIII = Cultivated Coxcatlán.

variations desirable to cut branches for planting. The cultivation of *S. pruinosus* in home gardens appears to be losing importance as the majority of people perceive that cultivation and use of this species was more important in the past, and nearly half of those interviewed affirmed that they do not practise artificial selection; however, our ethnobotanical survey also reveals signs that in fact selection is still occurring, and the conditions exist to potentially enhance it. For instance, almost all people consume the fruit and have cultivated the plant. The new economic context of this species drives management practices and the persistence of traditional artificial selection that maintains the processes of domestication. Therefore, conservation of these genetic resources should

consider the promotion of their economic and human cultural importance. The markets probably play dual role, as on the one hand they have determined the introduction of new products and customs motivating substitution of local resources. On the other hand, they have created new opportunities for increasing the economic importance of local resources. Markets mainly enhance large size and other characters associated with the duration and transportation of fruit (peel thickness and thorniness), although other characteristics (pulp colour, flavour and texture) have decreased in value. The outcome of such a double role of the markets will depend on local decisions as well as on the intervention of external institutions that facilitate processes to promote local resources.

Artificial selection is conducted in both *in situ* and *ex situ* management forms. Of particular importance is that silvicultural management in agroforestry systems involves artificial selection as it supports the idea that domestication is occurring not only through *ex situ* cultivation but also under *in situ* management of wild populations (Casas *et al.*, 2007). In the particular case studied here, people combine the traditional practice of leaving standing preferred phenotypes in areas where vegetation is cleared in addition to cultivation of branches from the local and other populations, mainly from home gardens. This combination of techniques is more significant in *S. pruinosus* than in any other of the species studied in the region and contributes to explain the morphological and genetic patterns of divergence and gene flow.

Morphological consequences of artificial selection

Artificial selection is directed at fruit characters, but our study documented that it also significantly influences characters of both vegetative and reproductive plant parts. The comparison of morphological characters among populations within the three management types indicated significant differences mainly among the wild and cultivated populations in home gardens. Morphological divergence is clear in characters such as fruit size, seed number, and thorniness, but our analysis also reveals that plants from wild populations are taller than those from cultivated and silvicultural populations, and that the latter are more robust than the wild plants. Greater height in wild individual plants could be the result of competition for light in dense woods due to the taller vegetation cover existing in those areas, which could enhance increased length of branches, whereas the more robust and branched form of cultivated plants could be an expression of the higher humidity existing in cultivated environments or the pruning of branches practised by people. These morphological patterns are similar to those reported for other columnar cacti species studied by Casas *et al.* (1999a), Luna-Morales *et al.* (2001), Cruz and Casas (2002), Arellano and Casas (2003), Carmona and Casas (2005), and Blancas *et al.* (2009).

Morphological differentiation between wild and managed populations is explainable by artificial selection. Plants producing larger fruits and with other favourable characters are more abundant in managed populations than in wild populations and, therefore, mean values among populations vary. This is clearly illustrated by the population cultivated in home gardens of Coxcatlán, which is the most intensely managed, as was documented by ethnobotanical interviews. Selection of quality characters is crucial to produce fruits with high economic value for commercialization in important markets of the Tehuacán Valley, and in this population pitaya plants produce fruits of the highest quality.

Population genetic variation

Previous studies on domestication of *Stenocereus* spp. in the Tehuacán Valley revealed that traditional management is efficient in maintaining and in some cases increasing genetic diversity in managed populations. For instance, analysing isozyme variation of the same populations of *S. pruinosus*,

Parra *et al.* (2008) found higher values of genetic diversity in cultivated populations. In the present study the highest variation was found in silvicultural populations, but in this and in the previous studies differences among managed and unmanaged populations were not significant and therefore only the trends were identified.

Although in home gardens a high proportion of individuals are clones, the high diversity can be explained because branches are introduced from other home gardens of the same or even different villages, as well as from silvicultural and wild populations. In silvicultural populations, high genetic diversity can be explained because they are originally wild populations and in the agroforestry systems there are conditions for the establishment of natural seedlings with the consequent potential for increasing genetic diversity via gene flow in seeds or pollen. In addition, branches are introduced from home gardens and from wild and other silvicultural populations.

Although levels of genetic diversity are high, a deficiency of heterozygotes was identified at some loci. The positive values of F_{IS} in Pchi54 and Pchi50 indicate potential levels of inbreeding that are inconsistent with the documented outcrossing systems characteristic of all columnar cacti so far studied (Mandujano *et al.*, 2009). This could be due to genotyping errors as microsatellites used in this study are not specific for *S. pruinosus* and null alleles could be influencing deviations in F_{IS} (Van Oosterhout *et al.*, 2004), but most probably it can also be explained because, as mentioned, clonal propagation is high in cultivated stands (see Table 4).

Genetic differentiation and population structure

The genetic relationships among populations visualized in the UPGMA dendrogram (Fig. 4) were not completely consistent with those reported through isozyme analysis (Parra *et al.*, 2008), in which clustering was more clearly according to management type. Microsatellites revealed a pattern reflecting both management type and the origin of plants used for planting. Both isozymes and microsatellites were consistent in identifying the population of cultivated plants from home gardens of Coxcatlán as the most differentiated, as well as in recognizing the affinities between the wild populations from Fiscal (Coatepec) and the wild populations from Coxcatlán (Parra *et al.*, 2008). Microsatellites suggested that the wild population from Santa Lucía is more closely related to the silvicultural population from Coxcatlán. In addition, the cultivated and silvicultural populations from San Luis Atolotitlán, and the cultivated and silvicultural populations from Coatepec clustered together probably due to the exchange of branches between populations within each of the two pairs. Overall, the pattern suggests that the genetic similarity among populations can be explained in part by the system of management practices, rather than simply from distances as reported for other columnar cacti species under lower management intensity than *S. pruinosus*, such as *E. chiotilla*, *P. chichipe*, and *S. stellatus* (Otero-Anaíz *et al.*, 2005; Tinoco *et al.*, 2005; Casas *et al.*, 2006).

Bayesian analysis provided further insight into the genetic structure among and within populations (Fig. 7B). Cultivated and silvicultural populations from San Luis Atolotitlán

clearly have important proportions of their ancestry from the same genetic cluster. This is concordant with the possible origin of individuals in the silvicultural population from home gardens of San Luis, as was found in the ethnobotany survey. The silvicultural and cultivated populations from Coatepec are also similar, with almost the same proportions of genetic groups. Moreover, both populations might be related to the wild population from Fiscal (Coatepec), which probably was the source of the majority of individuals. The cultivated population in home gardens of Coxcatlán is distinct from all other populations because of the higher proportion of the genetic group represented in blue, and because it is much more homogeneous. Eleven individuals in this population had an identical multilocus genotype, suggesting that they were clonally derived from the same plant. According to the ethnobotanical survey most of the branches planted came from already standing individuals at this site, and some material came from villages not included in the present analysis, which might also be contributing to the distinctness of the population.

In addition to management practices, another important factor influencing genetic structure of the populations is probably topography, as was revealed by the barriers analysis (Fig. 7). As expected, the strongest subdivision separated the population cultivated in home gardens of Coxcatlán from the remainder, but the geographical location of the barrier coincided with the mountain chain 'El Laurel', which reaches 2500 m and probably acts as a barrier to the movement of pollinators and dispersers, even when these are humans. In contrast, the silvicultural and wild populations from Coxcatlán, located near the cultivated population in home gardens of Coxcatlán, form a group with the geographically more distant wild population from Santa Lucía (Coatepec). In this case, the valley of the Calapa River could be a natural corridor for seed and pollen dispersal. Continuous natural gene flow among those distant wild populations has important implications for management, because it would increase the variability of the propagule sources for human management.

Traditional management and conservation of genetic diversity of S. pruinosus

Traditional management favours variation and promotes conservation of genetic variation. It is significant that, according to our ethnobotanical survey, people differentially use and manage variation. It is part of the prestige of farmers to have in their agroforestry systems and home gardens variants for either direct consumption or commercialization. It is also significant that nearly 11% of households introduce to their home gardens branches from wild plants as this practice helps to enforce some of the processes that maintain the high levels of genetic diversity and gene flow between wild and cultivated populations that were detected by our population genetics studies. Enrichment of germplasm variation in home gardens has been rarely documented. Among other studies providing information in this respect are those by Scarcelli et al. (2006) and Tostain et al. (2007) with the yam *Dioscorea rotundata* cultivated by traditional farmers in Benin. The traditional farmers there enrich their cultivated stock of variation with wild materials, increasing genetic variation. This is also

the case for *Spondias purpurea*, documented by Miller and Schaal (2006) among the Maya of Yucatán, Mexico, as well for *Stenocereus stellatus* documented in central Mexico by Casas et al. (2006).

Overall indices of genetic variation in populations of *S. pruinosus* indicate that genetic diversity for this species in the Tehuacán Valley is markedly high ($H_E = 0.724$). These indices are congruent with those found through isozyme analysis (Parra et al., 2008), but the microsatellite data revealing higher genetic diversity, as expected with this technique. The only other case of columnar cacti studied through microsatellites is *Polaskia chichipe*, endemic to the Tehuacán Valley. Otero-Arnaiz et al. (2005) calculated values of H_E of 0.507 in *in situ* managed populations, 0.560 in populations cultivated in home gardens and 0.631 in wild populations. *P. chichipe* is managed at lower intensity levels than *S. pruinosus*.

Similar levels of genetic variation have been reported for other domesticated species under traditional management studied through microsatellite markers. For instance, in *Manihot esculenta*, Elías et al. (2001) reported $H_E = 0.592$ among individuals managed by indigenous people of Makushi, while Pujol et al. (2005) found $H_E = 0.52$ among the Palikur in French Guyana. For *Dioscorea rotundata*, Tostain et al. (2007) reported $H_E = 0.57$ in Benin. Moreover, Jarvis et al. (2008) after 10 years of studying 27 cultivated species from all continents concluded that traditional management maintains high levels of genetic diversity, particularly in species under clonal propagation. These high levels of genetic diversity demonstrate an unusual pattern, in which managed plants are maintaining important proportions of variability, contradicting the general assumption that managed and cultivated populations present a drastic reduction in genetic variation as a consequence of artificial selection (Hawkes, 1983; Doebley, 1992).

CONCLUSIONS

The high levels of genetic variation in both agroforestry systems and home gardens documented here seem to be related to the multiple sources of plant material propagated in these areas, the multiple phenotypes attractive to people, and processes that promote gene flow among wild and managed populations through pollination determined by bats, seed dispersal carried out by birds and bats, and episodic recruitment of seedlings, as well as long-distance transportation of branches mediated by humans. It is probable that historical events of seedling establishment have contributed to the genetic diversity that is currently observed in home gardens. Although we did not observe seedlings of *S. pruinosus* in home gardens and agroforestry systems, there are records of them for *Stenocereus stellatus* in the Mixteca Baja, where seedlings are tolerated and protected in human made environments (Casas et al., 1997, 1999a). In fact, it could be more common in regions with higher humidity and better conditions for establishment of *S. pruinosus* seedlings, as observed in localities from southern Oaxaca, where people tolerate and care for seedlings of this species as part of local traditional practices.

Seedling recruitment is an important issue that could have a more important role in the evolution of this species as well as

in others propagated vegetatively (Olsen and Schaal, 2007). This still requires much study, but current information confirms that traditional management: (1) determines artificial selection not only through cultivation in home gardens but also through *in situ* management in agroforestry systems; (2) determines significant phenotypic divergence and a tendency to genetic differentiation between wild and managed populations; and (3) is able to maintain high levels of morphological and genetic diversity, which is crucial for strategies of conservation of genetic resources of this and other native species of Mesoamerica.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank the Posgrado en Ciencias Biológicas of the National University of Mexico (UNAM) and the National Council of Science and Technology (CONACYT), Mexico for academic and financial support for PhD studies of the first author. The Dirección General de Asuntos del Personal Académico (research project IN219608) and CONACYT (project 103551) and the Royal Botanic Garden, UK provided financial support for field and laboratory work. Edgar Pérez-Negrón gave valuable support in the field, and Heberto Ferreira and Alberto Valencia kindly provided assistance with computing.

LITERATURE CITED

- Arellano E, Casas A. 2003. Morphological variation and domestication of *Escobria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 50: 439–453.
- Arias S, Gama S, Guzmán L. 1997. Flora del Valle de Tehuacan. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss. Instituto de Biología, UNAM.
- Arias-Cóyotl E, Stoner K, 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, Casas A, Lira R, Caballero J. 2009. Traditional management and morphological patterns of *Myrtillocactus schenckii* in the de Tehuacán Valley, Central Mexico. *Economic Botany* 63: 375–387.
- Carróna A, Casas A. 2005. Management, domestication and phenotypic patterns of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 60: 115–132.
- Casas A, Barbera G. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion of cacti. In: Nobel PS. ed. *Cacti: biology and uses*. Los Angeles: University of California Press, 143–162.
- Casas A, Parra F. 2007. Agrobiodiversidad, parientes silvestres y cultura. *LEISA Revista de Agroecología* Septiembre 2007.
- Casas A, Pickersgill B, Caballero J, Valiente-Banuet A. 1997. Ethnobotany and domestication in xoconochtili, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and la Mixteca Baja, México. *Economic Botany* 51: 279–292.
- Casas A, Caballero J, Valiente-Banuet A, Soriano JA, Dávila P. 1999a. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 522–533.
- Casas A, Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A, 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, 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.
- Cortés-Díaz V. 1996. *Biología de la polinización de Stenocereus pruinosus en el Valle de Tehuacán-Cuicatlan, México*. BSc thesis, Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Iztacala, México, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cruz M, Casas A. 2002. Reproductive biology and morphological variation of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51: 561–576.
- Darwin C. 1859. *The origins of species by means in natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- Doebley J. 1992. Molecular systematics and crop evolution. In: Soltis PS, Soltis D, Doyle JJ. eds. *Molecular systematics of plants*. London: Chapman and Hall, 202–222.
- Di Rienzo A, Peterson AC, Garza JC, et al. 1994. Mutational processes at simple-sequence repeat loci in human populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 91: 3166–3170.
- Elias M, Penet L, Vindry P, Mckey D, Panaud O, Robert T. 2001. Unmanaged sexual reproduction and the dynamics of genetic diversity of a vegetatively propagated crop plant, cassava (*Manihot esculenta* Crantz), in a traditional farming system. *Molecular Ecology* 10: 1895–1907.
- Evanno G, Regnaut S, Goudet J. 2005. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611–2620.
- Excoffier L, Laval G, Schneider S. 2005. Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics* 1: 47–50.
- Falush D, Stephens M, Pritchard JK. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164: 1567–1587.
- Guo SW, Thompson EA. 1992. Performing the exact test of Hardy-Weinberg proportions for multiple alleles. *Biometrics* 48: 361–372.
- Harlan J. 1975. *Crops and man*. Madison, WI: American Society of Agronomy.
- Hawkes JG. 1983. *The diversity of crop plants*. London: Harvard University Press.
- Jarvis D, Brown H, Hung-Cuong P, et al. 2008. A global perspective of the richness and evenness of traditional crop-variety diversity maintained by farming communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105: 5326–5331.
- Luna-Morales C, Aguirre JR. 2001. Variación morfológica del fruto y domesticación de *Stenocereus pruinosus* (Otto) Buxb. y *S. stellatus* (Pfeiff) Riccob. (Cactaceae) en la Mixteca Baja, México. *Revista Fitotecnia mexicana* 24: 213–221.
- Luna-Morales C, Aguirre R, Peña C. 2001. Cultivares tradicionales mixtecos de *Stenocereus pruinosus* y *S. stellatus* (Cactaceae). *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica* 72: 131–155.
- Mandujano MC, Carrillo-Angeles I, Martínez-Peralta C, Golubov J. 2009. Reproductive biology of Cactaceae. In: Ramawat KG. ed. *Desert plants. Biology and biotechnology*. Dordrecht: Springer, 197–230.
- Manni F, Guérard E, Heyer E. 2004. Geographic patterns of (genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's Algorithm. *Human Biology* 72: 173–190.
- Martin G. 1997. *Ethnobotany. Principles and practices*. London: UICN Plants & Peoples.
- Miller A, Schaal B. 2006. Domestication and the distribution of genetic variation in wild and cultivated populations of the Mesoamerican fruit tree *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* 15: 1467–1480.
- Miller MP. 1997. *Tools for population genetics analyses (TFPGA) 1.3. A windows program for the analysis of allozymes and molecular population genetic data*. Computer software distributed by author.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106: 283–292.
- Nei M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. New York: Columbia University Press.
- Olsen K, Schaal B. 2007. Insights on the evolution of a vegetatively propagated crop species. *Molecular Ecology* 16: 2838–2840.
- Otero-Arnaiz A, Cruse-Sanders J, Casas A, Hamrick JL. 2004. Isolation and characterization of microsatellites in the columnar cactus: *Polaskia chichipe* and cross species amplification within the Tribe Pachycereeae (Cactaceae). *Molecular Ecology Notes* 4: 265–269.

- Otero-Arnaiz A, Casas A, Hamrick JL, Cruse-Sanders J. 2005. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Molecular Ecology* 14: 1603–1611.
- Parra F, Pérez-Nasser N, Lira R, Pérez-Salicrú D, Casas A. 2008. Population genetics and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments* 72: 1997–2010.
- Peakall R, Smouse PE. 2006. GENALEX 6, genetic analysis in Excel: population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6: 288–295.
- Pritchard JK, Stephens M, Donnelly P. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959.
- Pujol B, David P, McKey D. 2005. Microevolution in agricultural environments: how a traditional Amerindian farming practice favors heterozygosity in cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae). *Ecology Letters* 8: 138–147.
- Raymond M, Rousset F. 1995. GENEPOP (Version 1.2): population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86: 248–249.
- Reid WV, Miller KR. 1989. *Keeping options alive: the scientific bases for the conservation of biodiversity*. World Resources Institute.
- Scarcelli N, Tostain S, Vigouroux Y, Agbangla C, Dainou O, Pham JL. 2006. Farmers' use of wild relative and sexual reproduction in a vegetatively propagated crop. The case of yam in Benin. *Molecular Ecology* 15: 2421–2431.
- Slatkin M. 1995. A measure of population subdivision based in microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139: 157–162.
- Smith E. 1967. Plants remains. In: Byers DS. ed. *The prehistory of the Tehuacán Valley. Volume One: environment and subsistence*. Austin: University of Texas Press, 230–260.
- Stenberg P, Lundmark M, Saura A. 2003. MLGsim: a program for detecting clones using a simulation approach. *Molecular Ecology Notes* 3: 329–331.
- Tinoco A, Casas A, Luna R, Oyama K. 2005. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural managed populations in the Tehuacán Valley, Central México. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52: 525–538.
- Tostain S, Agbangla C, Scarcelli N, et al. 2007. Genetic diversity analysis of yam cultivars (*Dioscorea rotundata* Poit.) in Benin using simple sequence repeat (SSR) markers. *Plant Genetic Resources* 5: 71–81.
- Van Oosterhout C, Hutchinson WF, Wills DP, Shipley P. 2004. MICRO-CHECKER: software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. Program Note. *Molecular Ecology Notes* 4: 535–538.
- Vavilov NI. 1951. The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. *Chronica Botanica* 13: 1–366.
- Wright S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with especial regard to systems of mating. *Evolution* 19: 395–420.
- Wright S. 1978. *Evolution and the genetics of populations, Vol. 4: Variability within and among natural populations*. Chicago: University of Chicago Press.

CAPÍTULO IV

Distribución espacial de la variabilidad genética y origen de la domesticación de
Stenocereus pruinosus (Cactaceae) en México.

DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LA VARIABILIDAD GENÉTICA Y ORIGEN DE LA DOMESTICACIÓN DE *Stenocereus pruinosus* (CACTACEAE) EN MÉXICO.

Resumen

La domesticación es un proceso evolutivo dirigido por seres humanos que se originó hace miles de años, pero que es continuo y se mantiene vigente en la actualidad. El estudio de cómo ocurren y donde se originaron los procesos de domesticación de plantas es crucial para la reconstrucción de la historia de la agricultura y requiere aún mayor investigación. *Stenocereus pruinosus* es una especie de una distribución amplia en México, pero de gran importancia económica y cultural en la región centro-occidente del país. Esta región es una de las áreas de mayor diversidad cultural y biológica y de domesticación de plantas de Mesoamérica, donde coexisten los principales y más antiguos escenarios de historia natural y de cultura de aprovechamiento de *S. pruinosus*, por lo que se propone como región primaria de su domesticación. Se estudió la distribución de la variabilidad y diferenciación genéticas de *S. pruinosus* a nivel nacional utilizando microsatélites nucleares, analizando sus posibles causas antrópicas y/o naturales para discutir los posibles centros de domesticación de la especie. La diversidad genética de *S. pruinosus* se concentra en la región Centro-Occidente del país, principalmente en el Istmo de Tehuantepec (mayor valor de $H_E= 0.841$) reduciéndose hacia los extremos (hasta $H_E= 0.242$ en Tamaulipas). La estructura genética es significativamente alta tanto entre poblaciones como entre grupos regionales; se diferenciaron a nivel nacional el grupo formado por poblaciones del norte y sur (Huasteca y Chiapas) y las de la región Centro-Occidente (Valle de Tehuacán-Cuicatlán y Valles Centrales e Istmo de Tehuantepec, Oaxaca). Las diferencias genéticas identificadas en este estudio sugieren que las poblaciones de la Huasteca podrían incluir material de *Stenocereus griseus*, especie difícil de diferenciar taxonómicamente de *S. pruinosus* y que se encuentra registrada para esa región. A nivel regional las poblaciones del Istmo de Tehuantepec se diferenciaron con claridad de las del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. El flujo génico más alto se identificó entre las poblaciones del centro a norte y viceversa, lo que indica que no existen barreras genéticas entre éstas. Existen separaciones poblacionales finas significativas sobre todo en la región Centro-Occidente, las cuales podrían ser resultado de un efecto combinado de barreras genéticas, geográficas y otras asociadas al manejo. El Istmo de Tehuantepec es un reservorio importante de diversidad genética en poblaciones silvestres de *S. pruinosus* donde la reproducción sexual contribuiría con la mayor parte debido a las óptimas condiciones de humedad de la región. En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán el manejo es, sin embargo, más activo y con poblaciones con altos niveles de diversidad genética a pesar de la limitada reproducción sexual. Se propone que esta región pudo ser un área donde se originó la domesticación *S. pruinosus*.

Palabras clave: Mesoamérica, *Stenocereus pruinosus*, centro de origen de domesticación, reservorios de diversidad genética, Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Istmo de Tehuantepec.

INTRODUCCIÓN

La domesticación es un proceso evolutivo dirigido por seres humanos principalmente a través de selección artificial (Darwin, 1859). Es continuo, habiéndose originado hace miles de años se mantiene vigente en la actualidad (Casas *et al.*, 2007; Parra *et al.*, 2010; Aguirre-Duguá *et al.*, 2012). Los mecanismos mediante los cuales opera son muy diversos, pero éstos han sido relativamente poco documentados, pues de cerca de 3,000 especies de plantas domesticadas en el mundo se tiene información de cómo ha ocurrido el proceso en una centena de casos (Casas *et al.*, 2007). Mesoamérica, la región cultural comprendida entre el sur de México y el norte de Costa Rica (Matos-Moctezuma, 1994), es uno de los principales centros de domesticación de plantas en el mundo (Harlan 1975; Vavilov, 1951; Pickersgill 2007). Ahí se han identificado alrededor de 200 especies de plantas nativas en estado avanzado de domesticación, así como aproximadamente 700 especies nativas en estadios intermedios o incipientes de manejo y domesticación (Caballero *et al.*, 1998; Casas y Parra, 2007). Esta región es, por lo tanto, un sitio clave para estudiar la diversidad de mecanismos de este proceso evolutivo.

La domesticación es la expresión de fenómenos bioculturales (Boege, 2008; Toledo y Barrera-Bassols, 2008). El amplio conjunto de especies manejadas y en proceso de domesticación en Mesoamérica constituye un complejo entramado de historias ecológicas y culturales integradas a través del tiempo. Representan procesos históricos, pero al ser vigentes su estudio permite reconstruir cómo éstos se originaron y cómo se desarrollaron. Las preguntas de cuándo, donde, cómo y por qué se originó la domesticación se han contestado sólo en términos generales, y por eso el estudio de los procesos del presente constituye una oportunidad para reconstruir la historia y responder con mayor profundidad estas preguntas.

Los estudios arqueológicos de la prehistoria en Mesoamérica identificaron etapas tempranas de domesticación de plantas en el Valle de Tehuacán (MacNeish, 1967) y en Guilá Naquitz, Oaxaca (Flannery, 1986) y los arqueólogos que exploraron esos sitios propusieron que la Cuenca del Río Balsas es un área de gran interés para entender la historia cultural de tales regiones (MacNeish, 1967, 1992). Estas áreas comprenden la región centro-occidente de México y, en efecto, la antigüedad de los restos arqueológicos y la presencia de parientes silvestres de importantes cultivos mesoamericanos como el maíz, los frijoles y calabazas confirman su importancia para estudiar la historia de la agricultura. Estudios arqueológicos y botánicos sugieren que el sureste mexicano y la región neotropical de México y Centroamérica podría haber conformado otro importante nodo de experiencias de manejo (MacNeish, 1992; Colunga-GarcíaMarín *et al.*, 1996; Colunga-GarcíaMarín y Zizumbo-Villareal, 2004, 2007; Miller y Schaal, 2006) y posiblemente otras áreas del país ameriten un tratamiento similar conforme se desarrolle la investigación. Con su complejidad ecológica y cultural, Mesoamérica representa un variado mosaico de experiencias locales y regionales de manejo y domesticación; en qué regiones iniciaron las experiencias de manejar y domesticar organismos y cómo se influyeron unas a otras a lo largo de la historia, son preguntas que requieren mayor investigación. Hoy en día es posible presenciar en diversas localidades de esta región el inicio de procesos de manejo y domesticación de algunos recursos, así como su pérdida, de manera que

tratar de identificar un solo sitio de origen de agricultura y domesticación en un escenario tan complejo parece una tarea imposible.

Existen herramientas como la genética molecular (Zeder, 2006) que permiten complementar la interpretación de los estudios arqueológicos. Los patrones actuales de la distribución espacial de la diversidad genética constituyen un reflejo de procesos ecológicos y culturales que los influyeron en el pasado. Entre los diversos aportes, la genética molecular ha contribuido a identificar los parientes silvestres de los principales cultivos así como precisar información acerca de la ubicación de las áreas geográficas que habrían aportado los primeros organismos domesticados para diversos cultivos. La genética de poblaciones permite documentar mecanismos evolutivos asociados al manejo humano, cómo se moldea y distribuye espacialmente la diversidad genética y cómo interactúan las poblaciones cultivadas y silvestres. Y más recientemente, la filogeografía ha comenzado a hacer contribuciones refinadas sobre las áreas de origen y rutas de difusión de haplotipos característicos de organismos domesticados, lo que permitirá en el futuro cercano documentar suficientes estudios de caso para proponer patrones históricos en diversos contextos geográficos y culturales.

De acuerdo con Zohary (1996, 1999), existen tres principales fuentes de evidencias que pueden contribuir a contestar la pregunta de dónde se originaron los procesos de domesticación de una especie: 1) la identificación de la ocurrencia de efectos fundadores, donde la mayor o menor intensidad en la reducción de diversidad genética bajo cultivo con respecto a las poblaciones silvestres puede reflejar un único evento de domesticación que ocurrió en un solo sitio, o múltiples eventos que ocurrieron en diferentes sitios, respectivamente; 2) la identificación de caracteres domesticados y la forma en que son genéticamente controlados; si en diferentes variedades de un cultivo un carácter domesticado es influenciado por una o varias combinaciones de genes, o por diferentes mutaciones, la información sugiere un único o múltiples orígenes, respectivamente; y 3) la existencia de diversidad de especies emparentadas con el cultivo; en este caso, si la fuente silvestre posee diferentes taxa candidatos a domesticar, y solo uno de ellos es domesticado, la información sugiere un único o muy pocos eventos de domesticación y viceversa.

La genética de poblaciones permite analizar la distribución espacial de la variabilidad genética de una especie, identificar sitios de alta diversidad genética en poblaciones de sus parientes silvestres, además de regiones con poblaciones manejadas con mayores o menores efectos de cuello de botella (Doebley, 1992; Doebley *et al.*, 2006), las cuales pueden derivarse a su vez de uno o varios efectos fundadores (Mayr, 1942; Gross y Olsen, 2010). Las poblaciones domesticadas pueden ser o no simpátricas con las silvestres, y el nivel de diferenciación y variación en las frecuencias génicas puede revelar el grado de intensidad de manejo y domesticación, información que en su conjunto puede contribuir a identificar el centro de origen de un proceso de domesticación.

La presente investigación aspira a contribuir en esta dirección, analizando el caso de la cactácea columnar *Stenocereus pruinosus*. Estudios previos por nuestro grupo de investigación (Parra *et al.*, 2008, 2010, 2012) y por otros grupos académicos (Luna-Morales y Aguirre, 2001; Luna-Morales *et al.*, 2001) han logrado

documentar detalles sobre los mecanismos de selección artificial y sus consecuencias sobre patrones de variabilidad morfológica y genética. Pero estos estudios se han restringido a las regiones del Valle de Tehuacán y la Mixteca Baja, en el centro de México. Indudablemente tales regiones son actualmente, y muy probablemente lo fueron en el pasado, importantes laboratorios de domesticación de *S. pruinosus*. Pero esta especie ha sido registrada en matorrales xerófilos y selvas bajas de otras regiones de Oaxaca, Chiapas, Guerrero, Tamaulipas, Veracruz, San Luis Potosí, Querétaro, Michoacán y Yucatán (Bravo-Hollis, 1978; REMIB-CONABIO). Tan amplia distribución nacional ofrece la posibilidad de explorar relaciones entre los contextos naturales y culturales y sus posibles relaciones históricas.

En este estudio se propone como hipótesis que *S. pruinosus* se domesticó en la región centro-occidente de México y la experiencia de su manejo se difundió hacia otras áreas en donde se encuentra cultivada en la actualidad. La región centro-occidente comprende el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y el de Oaxaca, así como la cuenca del río Balsas (Casas *et al.*, 1999a). Se propone como región primaria de domesticación de esta especie pues en ella: (1) se encuentra la mayor diversidad y endemismo de especies de cactáceas columnares de México (Valiente-Banuet *et al.*, 1996; Dávila-Aranda *et al.*, 2002) y *S. pruinosus* forma parte de la vegetación natural, (2) coexisten poblaciones silvestres y domesticadas de esta especie, y los procesos de domesticación son sumamente activos en el presente, habiendo generado una gran diversidad de variedades cultivadas claramente diferenciadas (Luna-Morales y Aguirre, 2001; Luna-Morales *et al.*, 2001; Parra *et al.*, 2010, 2012) de las formas que predominan en las poblaciones silvestres; (3) fue ocupada por grupos humanos desde hace más de 12,000 años, los cuales desarrollaron experiencias tempranas de domesticación de plantas (McNeish 1967, 1992; Flannery, 1986); las cactáceas columnares se usaron desde las primeras etapas de ocupación humana del territorio regional (MacNeish, 1967; Smith 1967); (4) en la actualidad se encuentran 20 grupos étnicos indígenas (Casas *et al.*, 1999a,b), los cuales aprovechan las cactáceas columnares y les otorgan una alta importancia cultural y económica (Casas *et al.*, 1999a); de 43 especies de de este grupo en el área, 20 están bajo manejo silvícola y 12 especies son cultivadas en huertos y solares (Casas *et al.*, 1999a,b; Casas y Barbera 2002) y (5) *Stenocereus pruinosus* es una de las cactáceas con mayor valor económico y cultural y la más intensamente manejada en la región (Casas *et al.*, 1999a, 2006, 2008).

Si la hipótesis es correcta, se espera que la diversidad genética en las poblaciones silvestres y manejadas del centro de origen sea mayor que en otras áreas donde se distribuye y que la disminución de la diversidad genética y la ausencia de poblaciones silvestres sean más marcadas conforme aumenta la distancia con respecto al centro de origen. Así mismo, se espera que debido a la amplia distribución de *S. pruinosus* en el territorio mexicano existan factores ambientales que influyan combinadamente con los factores antropogénicos en los niveles de variabilidad genética de sus poblaciones. Para probar estas hipótesis en el presente estudio se evaluó cómo se distribuye la variabilidad y estructura genética de poblaciones silvestres y manejadas de *S. pruinosus* en el rango de su distribución en México. Los principales objetivos fueron: (1) determinar los niveles de diversidad genética de las poblaciones en su distribución nacional, (2) analizar si existen procesos de diferenciación y

estructuración de la diversidad genética de las poblaciones, y (3) analizar posibles causas antrópicas y/o naturales de dichos niveles de diversidad y diferenciación genética y (4) discutir posibles centros de domesticación de *S. pruinosus*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Poblaciones estudiadas

Se muestrearon 25 poblaciones silvestres, cultivadas y de vegetación secundaria de *S. pruinosus* teniendo como referencia la base de datos de la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB), de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Se muestrearon en total 11 poblaciones silvestres establecidas en zonas de selva baja caducifolia, 6 poblaciones cultivadas en huertas familiares y 8 poblaciones en áreas de vegetación secundaria, producto de perturbaciones por potreros y campos de cultivo. La distribución de las poblaciones se puede ver en la Figura 1 y las características de cada una de ellas en la Tabla 1. Estas poblaciones se agruparon en 3 regiones según su ubicación geográfica, y debido a las separaciones espaciales entre las mismas: i) la Huasteca, que comprende las poblaciones de los estados de Guanajuato, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Veracruz, separadas por el eje volcánico de la región ii) Centro-Occidente, que se divide a su vez en El Valle de Tehuacán- Cuicatlán que comprende poblaciones de Puebla y Oaxaca, y Valles Centrales e Istmo de Tehuantepec, que comprende poblaciones de Oaxaca, y finalmente iii) la región de Chiapas con poblaciones pertenecientes a este estado.

Se utilizaron 4 pares de primers polimórficos de microsatélites nucleares, tres de los cuales (Pchi50, Pchi20, y Pchi54) fueron diseñados para *Polaskia chichipe* (Cactaceae) por Otero-Arnaiz *et al.* (2004, 2005) y uno (JCS49) diseñado para *Stenocereus stellatus* por Cruse-Sanders *et al.* (datos no publicados). Se colectó material de 8 a 20 individuos por población, los cuales fueron seleccionados al azar. Se utilizó material vegetativo (pedazos de costilla) el cual fue congelado en nitrógeno líquido y almacenado a -70°C .

Extracción de ADN y caracterización de genotipos (genotipificación)

La extracción de ADN se realizó siguiendo el protocolo desarrollado por Otero-Arnaiz *et al.* (2004, 2005) modificado para *Stenocereus pruinosus* (Parra *et al.*, 2010). Para las reacciones en cadena de la polimerasa (PCR por sus siglas en inglés) se utilizó el PCR kit Multiplex de QIAGEN (www.qiagen.com). Todas las reacciones se llevaron a un volumen final de 5 μL , incluyendo 2.5 μL de Master Mix (que contiene HotStar taq DNA polimerasa, buffer Multiplex PCR, 3 mM MgCl_2 y dNTPs), 1 mM de cada primer, 1.5 μL de agua esterilizada y 0.5–1.0 μL de 50– 100 ng/ μL de DNA. Las amplificaciones se llevaron a cabo en un termociclador GeneAmp PCR System 2720 (Applied Biosystems; www.AppliedBiosystems.com) utilizando el protocolo de PCR para amplificación de loci microsatélites (QIAGEN Multiplex PCR kit; QIAGEN): 15 min at 95°C (paso inicial de activación) seguido de 30-38 ciclos de desnaturalización a 94°C por 30 s, temperaturas de alineamiento primer-

específicas de 56°C para Pchi50, Pchi20 y JCS49 y 60°C para Pchi54, por 30 a 90 s y extensión a 72°C por 60 a 90 s. Se incluyó un paso de extensión final, el cual se llevó a cabo a 60°C por 30 min. Los productos de PCR se mezclaron con formamida y Gene Scan LIZ-500 de tamaño estándar (Applied Biosystems), y se desnaturalizaron por 2 min a 95°C. El análisis de loci de microsatélites se realizó en un secuenciador ABI-PRISM 3100-Avant (Applied Biosystems) para poder detectar los primers etiquetados con fluorescencia y su tamaño estándar interno. Todos los fragmentos obtenidos fueron genotipificados y analizados utilizando el programa GeneMapper 4.0 (Applied Biosystems).

Diversidad genética dentro de poblaciones

Se probó la presencia de alelos nulos, alelos grandes o errores debidos a “sombras” de bandas (en inglés stutter) en la base de datos utilizando el software MICRO-CHECKER 2.2.3 (Van Oosterhout *et al.*, 2004) con 1000 simulaciones bootstrap y un intervalo de confianza de 95%. Así mismo, se probó si existían desviaciones con respecto al equilibrio Hardy-Weinberg (e. g. exceso o déficit de heterocigos) con el software GENEPOP 4.1 (Raymond y Rousset, 1995) utilizando la aproximación de cadenas de Markov (10^3 pasos de dememorización, 1000 batches y 10^3 iteraciones por batch).

Se estimó la diversidad genética de las poblaciones estudiadas mediante el cálculo del número efectivo de alelos (N_e), la heterocigosidad observada (H_o) y la heterocigosidad esperada (H_E) para cada población utilizando GENEALEX 6.2 (Peakall y Smouse, 2006). Se realizó la prueba no-paramétrica de Wilcoxon para probar si existen diferencias significativas de H_E entre regiones y se graficaron las frecuencias alélicas por locus y por región con la finalidad de distinguir su distribución y tendencias. Se analizaron las diferencias de las frecuencias génicas entre regiones con la prueba de Homogeneidad utilizando el programa POPGENE.

Finalmente, se realizó la prueba exacta para el índice de fijación (F_{IS}) utilizando 10^3 iteraciones en el programa FSTAT (Goudet, 1995). Así mismo, se obtuvo el P_{sex} para cada grupo de genotipos repetidos para poder estimar la probabilidad de obtener n genotipos multilocus repetidos por reproducción sexual bajo apareamiento aleatorio, en una muestra de tamaño N (Stenberg *et al.*, 2003), con la finalidad de determinar en qué poblaciones se presentan genotipos multilocus de origen clonal y con qué frecuencia.

Patrones de estructura genética

Se calculó una matriz pareada con las distancias genéticas de Nei (Nei, 1972) y se construyó un dendrograma utilizando el método de UPGMA con el programa TFGA 1.3 (Miller, 1997). Los intervalos de confianza para el dendrograma se calcularon realizando bootstrapping con los datos originales 1000 veces con reemplazos sobre todos los loci. Se realizó la prueba de Mantel utilizando GENEALEX 6.2 (Peakall y Smouse, 2006) para determinar si existe una correlación significativa entre las matrices de distancias genéticas y de distancias geográficas, con una prueba de significancia de 9999 permutaciones. Asimismo, se realizaron modelos de

regresión (Sokal y Rohlf, 1995) para la latitud y parámetros de diversidad genética (A , y H_E) para explorar la relación entre estas variables.

Se realizó un análisis de agrupamiento bayesiano utilizando el programa STRUCTURE versión 2.3.3 (Pritchard *et al.*, 2000; Falush *et al.*, 2003). En este análisis se asignan probabilísticamente los individuos a uno de los grupos predefinidos K (grupos genéticos) para identificar el número óptimo de grupos genéticos (Evanno *et al.*, 2005). El número óptimo (K) se determinó variando el valor de K de 1 a 10 y corriendo el análisis diez veces para cada valor de K , con el fin de determinar el máximo valor de la probabilidad posterior [$\ln P(D)$]. Cada corrida se realizó utilizando 50^4 periodos de verificación (del inglés burn-in) y 10^6 cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC, por sus siglas en inglés) repeticiones después de las verificaciones (burn-in). Se empleó el modelo permitiendo una mezcla con frecuencias alélicas correlacionadas sin ninguna información previa. También se determinó el valor más probable de K usando el valor máximo de ΔK según Evanno *et al.* (2005).

Para identificar posibles barreras geográficas y genéticas entre poblaciones de *S. pruinosus* se utilizó el algoritmo de máxima diferencia de Monmonier mediante el programa BARRIER versión 2.2 (Manni *et al.*, 2004). Este programa crea un mapa de las poblaciones muestreadas con base en las coordenadas geográficas, en el cual se representan las barreras identificadas mediante los valores máximos de distancia genética pareada presentes en las matrices. Para ello se utilizó una matriz de distancias promedio cuadradas (ASD) (Goldstein *et al.*, 1995; Slatkin, 1995) calculada para las 25 poblaciones de *S. pruinosus*. Con el fin de determinar barreras estadísticamente significativas, se efectuó un re-muestreo aleatorio de subgrupos de individuos dentro de poblaciones, el cual aportó 100 réplicas bootstrap de distancias mediante el programa MSA (Dieringer y Schlöterer, 2003). Se visualizan aquellas barreras que fueron construidas con al menos 50% de bootstraps.

Diferenciación genética entre poblaciones

Se realizó un análisis molecular de varianza (AMOVA) con la finalidad de probar si las poblaciones tienen una estructura genética jerárquica, para lo cual se aplicaron dos modelos de mutación: el de mutación de alelos infinitos y el de mutación de alelos por pasos (IAM y SMM en sus siglas en inglés) en el programa ARLEQUIN 3.5 (Excoffier *et al.*, 2005). El análisis comparó los grupos genotípicos efectivos obtenidos mediante STRUCTURE. El objetivo de este análisis fue comparar la distribución de la varianza entre grupos, entre poblaciones dentro de grupos y dentro de las poblaciones; el nivel de significancia se probó utilizando 10^5 permutaciones.

Flujo génico y conectividad

Se estimó la tasa de migración M a partir del cálculo de F_{ST} , entre 3 regiones pre-definidas (Huasteca, Centro-Occidente y Chiapas) utilizando el programa MIGRATE (Beerli y Felsenstein, 1999, 2001) con base en la máxima probabilidad (Maximum likelihood), utilizando el método Browniano, y μ (tasa de mutación) constante.

Se realizó un análisis gráfico de poblaciones (Dyer y Nason, 2004) con el programa Population Graphs, POPGRAPHS (http://dyerlab.bio.vcu.edu/wiki/index.php/Software#Population_Graphs). Con este análisis es posible observar si existe evidencia de aislamiento por distancia y/o eventos de dispersión en distancias largas; es decir, la distribución de estructura genética intraespecífica sin asumir *a priori* ningún agrupamiento de poblaciones. En el gráfico resultante las poblaciones se representan mediante nodos conectados por un conjunto mínimo de líneas que capturan las relaciones de covarianza genética entre todas las poblaciones simultáneamente. En tales diagramas, el largo de las líneas es proporcional a su covarianza y el tamaño de las esferas a la varianza genética dentro de poblaciones (Dyer y Nason, 2004).

Asimismo se analizó el resultado del POPGRAPH al sobreponerlo en un mapa, lo que permite visualizar si las conexiones entre poblaciones son “extendidas”, “comprimidas” o “normales”; es decir, si la distancia genética es mayor, menor o igual, respectivamente, a lo que se esperaría en su relación con respecto a la distancia geográfica (Dyer, 2009).

RESULTADOS

Diversidad genética dentro de poblaciones

Según el análisis con MICRO-CHECKER, la probabilidad de presencia de alelos nulos fue significativa mayormente en los loci Pchi54 y Pchi50, seguido de Pchi50 y finalmente en Pchi20 para 12 poblaciones, y mayormente por un exceso de homócigos. Se verificó la presencia de dichos alelos mediante una exhaustiva revisión de los electrofenogramas y en su caso repitiendo PCR para algunos individuos. De acuerdo con este resultado, se modificaron los genotipos de algunos individuos y se corroboró la presencia de únicamente 10 individuos con alelos nulos en Pchi54, y sólo dos individuos para Pchi50. Se hicieron las modificaciones necesarias a la base de datos para la realización de todos los análisis posteriores. Así mismo, varios grupos de individuos presentaron genotipos multilocus idénticos, cada uno incluyendo de dos a once muestras (Tabla 2). Estos grupos fueron generalmente más numerosos en las poblaciones cultivadas de Tehuacán (CIII y CI) que en las silvestres de esa región, pero en San Luis Potosí (RIOVD) y Tamaulipas (RCALT y DVFER) la presencia de individuos clonales también fue alta. La probabilidad de que estos grupos de individuos con genotipos idénticos aparezcan a través de reproducción sexual (P_{sex}) fue en todos los casos muy baja ($P < 0.05$). En efecto, la clonalidad sería una de las principales causas del exceso de homócigos detectado por MICRO-CHECKER en la mayoría de las poblaciones con alelos nulos.

Se registraron en total 63 alelos para los cuatro loci analizados (Tabla 2). En promedio el número de alelos por locus (A) dentro de poblaciones fue de 5.08 ± 0.274 . El 96% de los loci fueron polimórficos. Los loci que no mostraron variación fueron Pchi50 (en las poblaciones de Tamaulipas como JAUMV, KM12D, TULTP) y JCS49 (en la población HUICH de San Luis Potosí). En total, las tres regiones comparten 23 alelos. Entre la Huasteca y el Centro-Occidente comparten 11 alelos, entre el Centro-Occidente y Chiapas 4 alelos, y no existen alelos compartidos exclusivamente entre la Huasteca y Chiapas. La región Centro-Occidente posee 23 alelos

privados, con una frecuencia total de 0.498, y la Huasteca 2 alelos privados, con una frecuencia total de 0.007. La distribución de las frecuencias alélicas por región se muestran en la Figura 2, donde resalta que hay por lo menos 4 alelos que serían más abundantes en las regiones de la Huasteca y Chiapas, como son el 166 del locus Pchi54, alelo 229 del locus Pchi50, 253 de Pchi20 y 200 para Chiapas y 202 para la Huasteca, ambos alelos del locus JCS49. Existen diferencias significativas en las frecuencias génicas ($P < 0.001$) para todos los loci entre las tres regiones, tanto para Pchi54 ($G^2 = 589.817$), como Pchi50 ($G^2 = 329.837$), Pchi20 ($G^2 = 425.412082$) y JCS49 ($G^2 = 466.257$).

La heterocigosidad observada promedio tiene una tendencia a ser mayor en las poblaciones silvestres de Oaxaca como JUCHI ($H_O = 0.735$), TEHNT ($H_O = 0.724$), seguida por las poblaciones de Guanajuato como CONCA ($H_O = 0.689$). Las poblaciones manejadas con los valores que tienden a ser más altos de H_O fueron CSJGR ($H_O = 0.650$) y TEQUIS ($H_O = 0.625$). En contraste, las poblaciones silvestres de TULTP de Tamaulipas ($H_O = 0.213$) y SNAR de Chiapas ($H_O = 0.276$) tienen los valores más bajos; y CHILR de Chiapas ($H_O = 0.156$) fue la población manejada con menor heterocigosidad observada.

La heterocigosidad esperada en la Región Centro-Occidente es mayor a la de la región Chiapas ($P < 0.05$) y a la de la Huasteca ($P < 0.001$), pero no existen diferencias significativas entre las regiones Huasteca y Chiapas. Asimismo, la H_E entre la sub-región del Istmo de Tehuantepec es significativamente superior a la de la Huasteca ($P < 0.001$), Chiapas ($P < 0.05$) y la diversidad del Valle de Tehuacán- Cuicatlán ($P < 0.05$), y entre esta última y la Huasteca ($P < 0.05$).

Por otro lado, la H_E de las poblaciones de selva baja es mayor que la de las poblaciones de vegetación secundaria ($P < 0.001$) pero no existen diferencias significativas entre poblaciones de selva baja con las de huertas familiares, ni entre estas últimas y las de vegetación secundaria.

La H_E en las poblaciones silvestres de selva baja tiende a ser mayor en las poblaciones de Oaxaca como TEHNT ($H_E = 0.841$), TOLTP ($H_E = 0.833$) y JUCHI ($H_E = 0.820$). En las poblaciones de huertas familiares la heterocigosidad esperada que tiende a ser más alta se registró para CSJGR Oaxaca ($H_E = 0.813$), y TEQUIS ($H_E = 0.778$), ambas del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Los valores más bajos de H_E de las poblaciones de vegetación secundaria se registraron para TUTLP ($H_E = 0.242$), seguido por DVFER ($H_E = 0.345$) y RIOVD ($H_E = 0.377$) de Tamaulipas y San Luis Potosí, respectivamente. Finalmente, la H_E más baja para una población de huerta se registró para CHLR ($H_E = 0.254$) de Chiapas.

Se registraron desviaciones significativas del equilibrio Hardy-Weinberg (Tabla 2) debido a un exceso de heterocigosidad en los loci Pchi20 y JCS49 únicamente para la población cultivada CIII de Tehuacán mientras que en el caso de deficiencia de heterócigos se registro en todos los loci, mayormente para Pchi54 y Pchi50, seguido por JCS49 y Pchi20, siendo más representativo en poblaciones de Oaxaca como TOTLP, SMATM, y JUCHI.

De los valores del coeficiente de endogamia F_{IS} , los positivos significativamente más altos se registraron en las poblaciones de RCALT de Tamaulipas ($F_{IS} = 0.298$, $P = 0.0005$) y SMATM ($F_{IS} = 0.283$,

$P=0.0005$) y TOTLP ($F_{IS}= 0.202$, $P=0.0005$) mientras que no se registraron valores negativos significativos (Tabla 2).

Se registró la presencia de alelos privados principalmente en poblaciones del Istmo de Tehuantepec (Ver Tabla 3) siendo la población SMATM la de mayor número de este tipo de alelos (tres alelos en dos loci), seguido de TOTLP y JUCHI (dos alelos en dos loci). Dos poblaciones de la región norte Huasteca CONCA y HUICH también presentan alelos privados (uno en un locus en cada población).

Análisis de agrupamientos bayesianos

La probabilidad posterior más alta que se obtuvo de la probabilidad bayesiana [$\ln P(D)$] y el ΔK con la aproximación de Evanno *et al.* (2005) reveló que el número efectivo de grupos es $K=2$ (Figura 3). La Figura 4 muestra la proporción de ancestría de cada población e individuos con base en estos dos grupos genéticos representados por los colores verde (poblaciones de La Huasteca, de los estados de Querétaro, Guanajuato, Veracruz, San Luis Potosí, Tamaulipas, así como las de la Región de Chiapas) y rojo (poblaciones de la región Centro-Occidente a la que corresponden el Valle de Tehuacán-Cuicatlán e Istmo de Tehuantepec) los cuales parecen ser muy diferentes entre sí, mientras que la Figura 5 representa las proporciones de ancestría a nivel poblacional como diagramas de pastel presentados sobre un mapa de la región de estudio.

Sin embargo, este análisis también indica que $K = 3$ sería el segundo número probable de grupos genéticos (Figura 6). Este segundo resultado provee información acerca de la subestructura dentro de los dos grupos previamente mencionados. El genotipo verde es muy abundante en las poblaciones del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (SI, CI, CIII y TECOM) y una de Valles Centrales, Oaxaca (HUITZ), y representa el grupo más divergente en términos de ancestría genética. En contraste, estas poblaciones poseen una menor proporción del genotipo rojo y el azul está casi ausente. El genotipo azul está muy bien representado en las poblaciones de la región Huasteca y en una población de Chiapas (CHLR), con una menor proporción de los otros genotipos. Las poblaciones de Oaxaca y una de Chiapas (UMOA) muestran al rojo como el genotipo más común, con menor proporción de los otros dos grupos.

Cada valor adicional de K sigue siendo consistente con la sub-estructura mencionada, y es a partir de $K=4$ que se puede observar cómo se diferencian las poblaciones de Chiapas con el genotipo rojo de las del Centro-Occidente, las cuales mantienen internamente los dos grupos previamente descritos, ahora con el genotipo verde para el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, y el genotipo amarillo predominando para el Istmo de Tehuantepec y los Valles de Oaxaca, y el genotipo azul para la Huasteca (véase Figura 7)

Adicionalmente, se excluyeron las poblaciones de la región Centro-Occidente lo que permitió discriminar con claridad las diferencias entre las poblaciones de Chiapas y las de la Huasteca (Figura 8).

Distancias genéticas.

El análisis UPGMA clasificó las 25 poblaciones en tres grupos principales, el primero de ellos formado por las poblaciones de Chiapas (SNAR, CHILR), las cuales son las genéticamente más diferenciadas de todas las poblaciones. El segundo grupo está formado por un subgrupo que incluye a las poblaciones del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (SI, CI, CIII y TECOM), mientras que el segundo subgrupo está formado por poblaciones del Istmo Tehuantepec (TEHNT y TEQUIS, TOTLP y GUELT, SMATM, JUCHI, TEQUIS) y del Valle de Oaxaca (HUITZ). El tercer grupo está formado por poblaciones de San Luis Potosí (HUICH y KM12D, RIOVD y DVFER), Tamaulipas (JAUMV y RCALT), Veracruz (VER) y la población UMOA de Chiapas. Los bootstrap proporcionan valores de soporte mayores al 25% para la mayoría de los grupos (Figura 9). La prueba de Mantel indica que existe correlación positiva significativa entre las distancias genéticas y geográficas ($R_{XY}= 0.224$, $P = 0.008$). Finalmente, los análisis de correlación indican que existe una correlación lineal negativa significativa entre latitud y H_E ($R^2= 0.294$, $p=0.005$) al igual que entre latitud y A ($R^2= 0.247$, $p=0.011$); es decir, las poblaciones distribuidas hacia el norte tienden a disminuir su variabilidad genética.

Diferenciación genética entre poblaciones

Para $K=2$ como el número efectivo de grupos genotípicos, se realizó el análisis jerárquico de varianza molecular (AMOVA) para ambos modelos de mutación (Tabla 4). Este análisis indica que la mayor parte de la variación se encuentra dentro de las poblaciones (F_{ST} 69.32 % $P= 0.001$; R_{ST} 69.95% $P < 0.001$), seguido por la variación entre poblaciones dentro de grupos para SMM (R_{ST} 16.47% $P < 0.001$), y la variación entre grupos para IAM (F_{ST} 16.35% $P < 0.001$). Luego se tiene la variación entre poblaciones dentro de grupos para IAM (F_{ST} 14.32%, $P < 0.001$) y finalmente la variación entre grupos para SMM (R_{ST} 13.59% $P < 0.001$).

La diferenciación total entre poblaciones (Φ_{ST}) es muy alta (Wright 1978) y significativa ($\Phi_{ST} = 0.30676$ para IAM y $\Phi_{ST} = 0.30052$ para SMM ; $P < 0.001$), mientras que la diferenciación entre grupos ($\Phi_{CT} = 0.16353$ para IAM y 0.13586 para SMM ; $P < 0.001$) y entre poblaciones dentro de grupos ($\Phi_{SC} = 0.17123$ para IAM y $\Phi_{SC} = 0.19055$ para SMM; $P < 0.001$) también indican estructura moderada y significativa.

Flujo génico entre regiones y niveles de conectividad

El flujo génico promedio estimado directamente a partir de F_{ST} fue mayor desde la región Centro-Occidente (Valle de Tehuacán-Cuicatlán e Istmo de Tehuantepec) hacia la Huasteca, siendo de 5.567 individuos por generación, mientras que en sentido contrario (de la Huasteca a la región Centro-Occidente) fue de 4.382. La tasa de migración desde la región centro-occidente a Chiapas es de 2.257, mientras que en sentido contrario es de 2.122. Los valores promedio más bajos de flujo génico se registraron desde la región Huasteca hacia Chiapas (1.253) y en la dirección contraria (1.509).

El análisis mediante POPGRAPHS muestra gráficamente a los 25 nodos (poblaciones) interconectados entre sí por un total de 45 líneas (Figura 10a). Las poblaciones del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (SI, CI, CIII,

TECOM) y la de HUITZ forman un grupo distante del resto, conectándose únicamente vía la población GUELT de Oaxaca, y mostrando desconexión de las demás probablemente por algunas barreras. Existe un sutil agrupamiento entre las poblaciones del Istmo de Tehuantepec y las de Chiapas vía CSJGR y TEHTN, con las poblaciones SNAR y CSJGR con la población UMOA. En esta transición se observa la desconexión entre CHILR y UMOA que representaría una barrera. Por otro lado, las poblaciones UMOA de Chiapas y JUCHI del Istmo se conectan con HUICH de San Luis Potosí. Del resto de poblaciones de la Huasteca cabe resaltar a JAUMV, VER y RCALT como nodos centrales interconectados con 4 a 5 poblaciones cada uno. Por ejemplo, la población VER se conecta aunque lejanamente, con SNAR de Chiapas y HUICH de San Luis Potosí, XICHU en Querétaro y más cercanamente con DVFER. Otro aspecto a resaltar es la desconexión entre XICHU de Querétaro, y CONCA de Guanajuato, representando otra barrera.

Por otro lado, al hacer el análisis espacial de la distribución de las poblaciones y sus conexiones (Figura 10b), resalta que las poblaciones de la Huasteca estarían relacionadas con las de Chiapas a pesar de la gran distancia que las separa, mas no con las del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y Huitzo, concordando con la Figura 9a. La población de Veracruz sería un nodo crucial en las conexiones entre la región Huasteca y Chiapas. Asimismo se observa que las distancias genéticas entre las poblaciones del Centro-Occidente principalmente, son muy altas en contraste con las cortas distancias que las separan, reflejando posibles barreras.

Patrones de estructura genética

Los resultados del Análisis de Barreras realizado con base en 100 bootstrapping de las matrices de Average Square Genetic Distances (ASD) muestran seis barreras respaldadas por más del 50% de los bootstrap. Se observó una única Barrera 1 entre las poblaciones SNAR y CHLR de Chiapas. La Barrera 2 separa UMOA y SNAR de las del Istmo de de Tehuantepec, y ésta, en combinación con la compleja Barrera 3, divide a JUCHI de las demás poblaciones, lo que también ocurre con la Barrera 4 que separa a TEHNT del resto. La Barrera 5 es otro complejo que separa a HUITZ del resto de poblaciones. Hacia la Huasteca, la Barrera 6 separa XICHU de Guanajuato, de CONCA de Querétaro, y a XICHU de las poblaciones RIOVD, DVFER y KM12D de San Luis Potosí (véase Figura 5).

DISCUSIÓN

***Stenocereus pruinosus* en el Istmo de Tehuantepec.**

Los valores más altos de diversidad genética se registraron en la sub-región del Istmo de Tehuantepec, tanto en las poblaciones de selva baja como en las de huertas. En las poblaciones manejadas los pobladores toleran individuos que ya estaban en sus terrenos e incluso introducen plantas juveniles originarias de poblaciones silvestres, lo cual contribuiría a explicar tan alta diversidad, tomando en cuenta que *S. pruinosus* es una especie auto-incompatible, de reproducción cruzada y polinizada por murciélagos (Cortés-Díaz, 1996; Casas *et al.*,

1999c). La frecuencia de reclutamiento y establecimiento de plántulas en esta región es alta. Por lo tanto, en el Istmo de Tehuantepec la reproducción sexual parece tener un papel central para explicar los altos niveles de diversidad genética. De acuerdo con Guillén *et al.* (2011), *S. pruinosus* es una cactácea columnar que tiene los mayores requerimientos de humedad, comparada con otras especies de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. El reclutamiento se ve favorecido en el Istmo, donde las poblaciones se encuentran en climas semicálidos a cálidos subhúmedos (García, 1981), donde la precipitación media anual va de 580 mm en la entrada a los Valles Centrales, hasta 1300 mm hacia Juchitán (Servicio Meteorológico Nacional, 2012, Ver Tabla 1). Al contrario, esta es una condición limitante importante en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, donde la precipitación media anual es de 394.6 mm, lo cual determinaría eventos episódicos de germinación y establecimiento de plántulas y por lo tanto una reproducción predominantemente clonal.

Los altos valores de diversidad genética registrados para la región del Istmo de Tehuantepec tanto en condiciones silvestres como bajo cultivo o manejo no indican *per se* que esta región sea el centro de origen de domesticación de esta especie. Lo que sugiere esto, respaldado además por la presencia importante de alelos privados en poblaciones del Istmo (formas endémicas), es que se trata de un centro de diversidad de *S. pruinosus* y probablemente de su cultivo debido a la coincidencia en la distribución de la diversidad silvestre con respecto a lo cultivado, basándonos en lo descrito por Vavilov (1951). Sin embargo, las evidencias no son aún contundentes. Como menciona Harlan (1975), un centro de diversidad no necesariamente implica un centro de origen de un cultivo, haciendo falta evidencias históricas de su manejo, como son los restos arqueobotánicos.

Por otro lado, también es necesario considerar la intensidad de manejo a la que se encuentra sometido el recurso en la actualidad (Blancas *et al.*, 2010). La calidad de sus partes útiles, su importancia en la subsistencia campesina, la disponibilidad de productos en condiciones silvestres y la facilidad de manipulación son aspectos importantes para evaluar la intensidad de manejo y/o domesticación (Casas *et al.*, 1999a). En el Istmo de Tehuantepec *S. pruinosus* es un recurso de relativamente baja importancia cultural que se cosecha principalmente de poblaciones silvestres, donde es abundante. El cultivo *ex situ* es solamente ocasional, y también se toleran individuos en los terrenos y construyen cercos con ramas vivas o secas, siendo en general actividades poco comunes. Si bien estos datos indican que *S. pruinosus* está siendo cultivado en el Istmo de Tehuantepec, ello no implica necesariamente que esté siendo o haya sido domesticado en esta región (Harlan, 1975). Asimismo, el efecto de cuello de botella en la diversidad genética bajo cultivo que se suele observar en poblaciones bajo procesos prolongados de selección artificial (Doebley *et al.*, 2006) no sería tan perceptible en poblaciones de esta región, en contraste con las del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán la reproducción sexual de *S. pruinosus* tiene mayores limitaciones que en el Istmo de Tehuantepec, debido a que las poblaciones se distribuyen en zonas de climas áridos (García, 1981). Sin embargo, las poblaciones han mantenido altos niveles de diversidad, incluso en las poblaciones bajo manejo

humano (Parra *et al.*, 2008, 2010, 2012). En esta región, a diferencia de lo que ocurre en el Istmo de Tehuantepec, las poblaciones silvestres de *S. pruinosus* son escasas. Su distribución se encuentra restringida a algunas zonas aluviales, debido a los altos requerimientos de humedad para la germinación de semillas y establecimiento de plántulas (Guillén *et al.*, 2011). Es probable que su distribución se haya reducido en el Holoceno medio debido al incremento de la aridez de esta región; así, se sabe que en el cuaternario tardío (10 000 a 1000 años antes del presente) ocurrieron importantes variaciones climáticas que resultaron en la formación de abanicos aluviales (Brunet, 1967; McAuliffe *et al.*, 2001), que se mantuvieron en los períodos de sequía y donde se distribuye *S. pruinosus* en la actualidad. En efecto, Buckler *et al.* (1998) mencionan que ocurrieron cambios importantes en la vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán entre los 12,000 y 4000 A.P. En la transición entre el Pleistoceno y el Holoceno, se incrementaron radicalmente la intensidad de las precipitaciones, por lo que en el Holoceno temprano (10, 000- 8200 A.P) esta región era más húmeda y tenía una capa freática alta. Pero hacia el Holoceno Medio (5000 A.P), el clima se volvió más seco, resultando en una significativa reducción del nivel de la capa freática (Brunet, 1967) y especies de los géneros *Lemaireocereus*, *Stenocereus*, *Opuntia*, *Ceiba*, *Agave*, entre otras, habrían sido más abundantes. En los alrededores de la Cueva de Coxcatlán evidencia arqueobotánica revela que cerca de los 5700 A.P abundaban especies xéricas, mientras que especies mésicas como *Spondias* y *Persea* eran raras. Y debido a los requerimientos de humedad (más altos que en otras cactáceas de la región) de *S. pruinosus*, es probable que las poblaciones originalmente distribuidas desde el Istmo de Tehuantepec hayan sido afectadas por las condiciones de aridez del Valle, que fueron incluso más xéricas que en la actualidad (Buckler *et al.*, 1998).

De haber ocurrido la contracción de las poblaciones del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, así como la disminución de la tasa de reclutamiento sexual, ambos procesos debieron provocar un efecto de cuello de botella sobre la diversidad genética de dichas poblaciones. Tal restricción en la disponibilidad del recurso pudo ser un factor determinante en la decisión de manejarlo, como se pueden apreciar en el presente en diversos recursos vegetales (Casas *et al.*, 1997; González-Insuasti y Caballero, 2007; Blancas *et al.*, 2010), incluyendo la propia especie *S. pruinosus* (Parra *et al.*, 2010, 2012). En efecto, Parra *et al.* (2012) documentaron que en pueblos alejados de las poblaciones silvestres de *S. pruinosus* los campesinos le dan más importancia al cultivo de esta especie en huertos y solares que en aquellos sitios que están cerca de las poblaciones silvestres.

La alta variabilidad genética y morfológica bajo manejo, la distribución simpátrica de poblaciones silvestres y manejadas, y la limitada abundancia en condiciones silvestres de *S. pruinosus*, en contraste con el Istmo de Tehuantepec, son elementos que contribuyen a argumentar que la domesticación de esta especie pudo originarse en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Esta hipótesis parece apoyarse en la existencia de restos arqueobotánicos del género *Stenocereus*, registrados en la Cueva del Maiz en Coxcatlán (MacNeish, 1967; Smith, 1967) para el periodo Coxcatlán (7000-5400 AP), y la abundancia en restos desde el periodo Abejas (3500-2300 AP) hasta Venta Salada (700-1540 DC, Callen, 1967) Sin embargo, la identidad precisa de los restos

registrados aún requiere investigación. Un estudio filogeográfico permitiría responder con mayor precisión dónde se domesticó *Stenocereus pruinosus*.

En la Huasteca y en Chiapas.

Las poblaciones en los extremos de distribución, tanto en la Huasteca como en Chiapas, presentan valores significativamente menores de diversidad genética, comparados con la región del Centro-Occidente (Tabla 2), siendo hasta un 50% menor con respecto al Istmo de Tehuantepec. En la Huasteca, las poblaciones TULTP, en Tamaulipas y las poblaciones RIOVD y DVFER en San Luis Potosí presentaron los valores más bajos de diversidad, y son las poblaciones en las que la reproducción clonal es más alta (Tabla 1). En Chiapas, la población CHLR también presenta valores bajos de variabilidad genética y corresponde a una cerca viva establecida principalmente mediante propagación clonal (Tabla 1). Estas poblaciones se encuentran en el extremo noreste y sureste de la distribución de las poblaciones registradas en la base de datos de la REMIB-CONABIO (2007), y coinciden con los límites de distribución de la Tribu Pachycereeae (Dávila-Aranda *et al.*, 2002). Ambas fuentes sugieren la condición de poblaciones periféricas de esta especie en su rango de distribución. Las poblaciones periféricas generalmente se encuentran en condiciones ambientales relativamente extremas e inestables (Arnaud-Haond *et al.*, 2006), que determinan una baja variabilidad y alta divergencia genéticas con respecto a las zonas centrales de su distribución (Lonn y Prentice, 2002; Gapare y Aitken, 2005; Eckert *et al.*, 2008). En el caso estudiado, las condiciones de aridez son más marcadas en las poblaciones del noreste y es posible que éstas limiten en mayor grado que en Tehuacán la germinación y el establecimiento de plántulas, ocasionando su empobrecimiento genético y afectando también su estructura (Arnaud-Haond *et al.*, 2006). El efecto combinado de las condiciones de semi-aridez y temperaturas semicálidas (García, 1981) podría ser el factor determinante para restringir la reproducción sexual de estas poblaciones. En esta parte de la distribución, la temperatura promedio anual va de 20 a 24° entre Río Verde San Luis Potosí y Ciudad Victoria, Tamaulipas, y la temperatura máxima promedio oscila entre los 27 a 30°C y la precipitación media anual entre 400 a 600 mm (Servicio Meteorológico Nacional, 2012, véase Tabla 1). A esto se suma también las temporadas de crecimiento más cortas asociadas a la latitud lo que favorece la reproducción asexual sobre la sexual, siendo esta una estrategia común en especies con sistemas mixtos de reproducción bajo condiciones ambientales adversas (Peck *et al.*, 1998; Eckert, 2002; Silvertown, 2008). Los resultados demuestran que existe una disminución de diversidad genética (H_E) y de número de alelos (A) al incrementarse la latitud en la distribución de las poblaciones, lo que probablemente responde a las condiciones referidas. Asimismo, las poblaciones de la Huasteca se encuentran mayormente en zonas de vegetación secundaria, donde la perturbación por ganado y la presión de cambio de uso de suelos hacia suelos agrícolas. Tales condiciones podrían contribuir también a mermar aún más la variabilidad genética de estas poblaciones debido a la remoción de la vegetación y con ello la supresión de interacciones de facilitación que en condiciones de aridez son fundamentales para esta especie (Guillén *et al.*, 2011, 2012). Asimismo, el consumo de plántulas y plantas juveniles por el ganado limita

directamente la regeneración de esta especie. En contraste, en las poblaciones de la región Centro-Occidente las poblaciones silvestres se mantienen en buen estado de conservación y regeneración, y los efectos de la agricultura y ganadería no son tan drásticos.

En Chiapas, la baja diversidad genética parece ser una consecuencia del tipo de manejo en el caso de la población CHLR (cerca viva construida a partir de ramas), y el grado de perturbación en el caso de la población SNAR). El impacto del cambio de uso de suelo combinado con las condiciones climáticas locales de tipo cálidas subhúmedas (García, 1981), donde la temperatura media anual es de 25.5°C y la precipitación promedio de 935 mm anuales (Servicio Meteorológico Nacional, 2012, ver Tabla 1), pueden ser limitantes para el reclutamiento y establecimiento de plántulas. La sección de selva baja caducifolia donde se encuentran las primeras dos poblaciones aparece luego de una extensa discontinuidad desde la población UMOA ubicada en el límite entre Oaxaca y Chiapas. Esta podría ser una causa importante de la interrupción del flujo génico (menos de 2.5 individuos por generación) entre el Istmo de Tehuantepec y la región de Chiapas.

Diferenciación genética y estructura poblacional: ¿más de una especie?

Las relaciones genéticas entre poblaciones que se observan en el dendrograma (Figura 9) reflejan un patrón de divergencia entre las poblaciones de Chiapas con las del centro Centro-Occidente y la Huasteca, las cuales forman un único clado. Este último a su vez se divide en dos grupos. Tales agrupamientos sugieren la posibilidad de que el material muestreado en este estudio pertenezca a diferentes especies de *Stenocereus* morfológicamente similares y que pueden confundirse entre sí. Las poblaciones de Chiapas se separan del resto de poblaciones, lo que sugiere que en esta región el material estudiado podría tratarse de otra especie, probablemente *S. laevigatus*, la cual ha sido reportada para la zona. En la Huasteca el material podría tratarse de *Stenocereus griseus*, pues esta especie ha sido registrada en la zona; en el Centro-Occidente *S. pruinosus* y en Chiapas a *S. laevigatus*. No obstante, se identificaron subgrupos como el que se distingue a las poblaciones del Valle de Tehuacán-Cuicatlán de las del Istmo de Tehuantepec. La población de Chiapas UMOA, es agrupada junto con las poblaciones de la Huasteca, lo que podría deberse a polimorfismos ancestrales compartidos o a procesos históricos de hibridación (antes de la fragmentación y transformación de bosques naturales por cambio de uso de suelo) entre esta población con antiguas poblaciones del Golfo de México. Tales hipótesis requieren estudios futuros para caracterizar los fenotipos de *S. griseus* y *S. laevigatus*.

El análisis de la distribución de ancestría genética realizado con STRUCTURE muestra un patrón similar, mostrando dos grupos muy diferentes entre sí (Figura 5). La definición de dos grupos genotípicos es consistente con la propuesta de que la distribución norteña, que en la región Huasteca (genotipo rojo) podría tratarse de *Stenocereus griseus* (Bravo-Hollis, 1978; Meyrán, 1984; Martínez-Ávalos y Jurado, 2005) y confirmaría que la del Valle de Tehuacán-Cuicatlán e Istmo de Tehuantepec corresponde a un único grupo genotípico, *S. pruinosus* (genotipo verde).

La distribución geográfica tan diferenciada de genotipos también se refleja en el AMOVA. Si bien la mayor parte de la variación genética se encuentra distribuida dentro de las poblaciones representando para IAM 69.32% y SMM 69.95%, la distribución de la diversidad entre grupos (entre regiones) que representa para IAM 16.35%, y SMM 13.59% posee una estructura significativa moderada a alta tanto para IAM ($\Phi_{CT} = 0.16353$) como para SMM ($\Phi_{CT} = 0.13586$). También la estructura dentro de los grupos es significativa para IAM y SMM ($\Phi_{SC} = 0.171$ y $\Phi_{SC} = 0.190$ respectivamente), lo que resulta consistente con los subgrupos que identifica el UPGMA para la región Centro-Occidente principalmente.

Stenocereus griseus en la Huasteca

De corroborarse la identidad de ser *S. griseus* para el material colectado en la Huasteca, su origen distante (las Antillas y el caribe Venezolano, según Bravo-Hollis, 1978) plantea retos de investigación acerca de su difusión en México. Los muy bajos niveles de diversidad que presentan estas poblaciones podrían reflejar efectos de cuello de botella producto de eventos fundadores a partir de poblaciones distantes. Esto podría haber ocurrido por procesos naturales de movimiento de propágulos por el Golfo de México vía dispersores naturales de semillas como aves y/o murciélagos, o por el transporte humano de ramas (propágulos vegetativos), o de semillas como resultado del consumo de sus frutos. Existen trabajos que documentan el uso de *S. griseus* principalmente para la construcción de cercas vivas, debido a la facilidad de propagación vegetativa, así como el consumo de sus frutos por diferentes pueblos indígenas (Yetman, 2006, 2007; Emaldi *et al.*, 2007; Petit, 2009; Villalobos *et al.*, 2007). Sin embargo, poco se sabe acerca de su manejo. Para probar la relación de parentesco del material mexicano con *S. griseus* aun hace falta un extenso trabajo de muestreo en toda su distribución y análisis filogeográficos.

Stenocereus laevigatus en Chiapas

El grupo que se registró hacia el sur, no obstante formar parte del genotipo rojo, podría tratarse de otra especie, probablemente *S. laevigatus* de acuerdo con los registros de Bravo-Hollis (1978). Algunas evidencias son el resultado de STRUCTURE con todas las poblaciones para $K=4$, donde los grupos genotípicos se diferencian con claridad entre las 3 grandes regiones mencionadas, más un grupo genotípico adicional, en color verde, correspondiente a las poblaciones del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, que se diferencian de las del Istmo de Tehuantepec (Figura 7). Esto concuerda con lo mostrado en el dendrograma (Figura 9), aunque no es concluyente.

Por otro lado, la exclusión de poblaciones de la región Centro-Occidente del análisis de STRUCTURE indica que las poblaciones de Chiapas y las de la Huasteca pertenecen a grupos diferentes al ser estadísticamente significativo para $K=3$ según Evanno *et al.* (2005) (Figura 8). Estos resultados, aunados a las diferencias significativas de las frecuencias génicas entre regiones (no obstante que comparten casi el 37 % de alelos entre

sí), y la importancia de la región Centro-Occidente en alelos privados, sustentaría la hipótesis de que en los taxa registrados como *S. pruinosus* podrían ser 3 especies diferentes.

Sin embargo, hace falta trabajo taxonómico y morfométrico más detallado tomando un amplio número de muestras en la distribución tanto de *S. pruinosus* como *S. laevigatus*, así como y un estudio filogenético del género *Stenocereus* para poder corroborar esta hipótesis.

Barreras y conectividad entre poblaciones.

Las barreras identificadas son congruentes con el nivel de diferenciación de las poblaciones determinado por el AMOVA, el cual refleja estructura entre regiones y dentro de las regiones. En el análisis de BARRIERS (Figura 5) las discontinuidades son a un nivel fino, aparentemente no detectadas en los análisis UPGMA y STRUCTURE. Tales discontinuidades podrían ser resultado de un efecto combinado de los patrones locales de heterogeneidad orográfica y barreras genéticas asociadas al tipo de manejo y la fragmentación de los hábitats de las poblaciones, así como a las diferencias de especies que se discuten arriba. Las poblaciones de Chiapas se separan claramente de las del Istmo de Tehuantepec, y ello se explicaría por la presencia de las montañas de la Sierra Madre del Sur, así como a que posiblemente se trate de otra especie. También podría deberse a que el Istmo de Tehuantepec que actualmente es una franja de tierras bajas, estuvo cubierto por agua entre el Plioceno y parte del Pleistoceno fungiendo como la principal barrera al flujo génico y determinando diferencias genética hacia ambos lados del Istmo en diferentes grupos taxonómicos (Barrier *et al.*, 1998; Morrone, 2006; Twyford *et al.*, 2012). Este patrón ha sido previamente detectado por estudios filogeográficos con *Palicourea padifolia* de la familia Rubiaceae (Gutiérrez *et al.*, 2011).

También existe una barrera entre UMOA ([B2]) y CHILR con SNAR, la cual se explicaría por la extensa discontinuidad entre el bosque tropical caducifolio donde se encuentra UMOA y las poblaciones de SNAR y CHLR. La distinción entre CHILR y SNAR, no obstante ser muy cercanas geográficamente, podría ser reflejo del origen cultivado del primero, que es parte de un cerco vivo, mientras que SNAR es una población silvestre asociada a potreros y campos de cultivo. Por otro lado, hacia el Istmo de Tehuantepec, las barreras dividen a diferentes poblaciones con mayor nivel de detalle. La Barrera 5 aísla la población HUITZ del resto de poblaciones del Istmo y del Valle de Tehuacán-Cuicatlán lo que estaría reflejando un posible origen cultivado de individuos con genotipos probablemente ya extintos en la región. De acuerdo con información etnobotánica obtenida en esta investigación, antes era frecuente la presencia de plantas de *S. pruinosus* en huertas del pueblo, pero éstas fueron eliminadas gradualmente en la medida que avanzó el proceso de urbanización. La separación hacia el este con GUELT y hacia el sur de las del Istmo de Tehuantepec, podría deberse al aislamiento determinado por la Sierra Madre, mientras que hacia el norte, hacia las del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, la separación podría deberse a la distancia geográfica y a la alta perturbación debida a desarrollos urbanos. La separación de TEHNT con TEQUIS, podría explicarse por un efecto combinado entre el manejo bajo el cual se encuentra TEQUIS (población tolerada dentro del pueblo) y el efecto de la sierra como barrera fisiográfica. Y

hacia el norte de TEHNT la separación con CSJGR podría deberse al efecto de la barrera fisiográfica que significa la Sierra y a que entre estas dos poblaciones hay una extensa discontinuidad en la distribución de *S. pruinosus* pues existe un valle agrícola que abarca las localidades de Nejapa de Madero y El Camarón de Yautepec. JUCHI y SMATM están separados por la Barrera 3 a pesar de su cercanía geográfica, que podría ser originada por efecto de la costa, ya que la población de SMATM se encuentra muy cerca a suelos inundables y salinos.

Por otro lado hacia el norte, dentro de la región Huasteca la Barrera 6 que separa XICHU de CONCA, coincide con la presencia de cadenas montañosas de la Sierra Madre Oriental, cuyo efecto también estaría separando XICHU de las de San Luis Potosí. De hecho, en esta última localidad se encuentran especies de cactáceas geográficamente restringidas debido al efecto de la Sierra (Santa Anna *et al.*, 2009) determinando una alta tasa de endemismos dentro de esta familia.

El programa BARRIERS no identifica a la provincia fisiográfica del Eje Volcánico como discontinuidad espacial entre las poblaciones del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y las de la Huasteca a pesar de que en su extensión no existen registros de la presencia de *S. pruinosus* (según REMIB-CONABIO). En el caso de cactáceas en general, esta provincia sí representa una importante barrera geográfica (Santa Anna *et al.*, 2009). Sin embargo, existen algunas especies como *Echinocactus platyacanthus* y *Myrtillocactus geometrizans* cuya distribución sigue a lo largo de la Sierra al otro lado del Eje Volcánico y principalmente hacia el Valle de Tehuacán- Cuicatlán (Santa Anna *et al.*, 2009). Este podría ser el caso de *S. pruinosus*, pues no obstante la presencia de una potencial barrera geográfica se registraron altos niveles de flujo génico entre la Huasteca y el Centro-Occidente, lo que contrarrestaría algún posible efecto de aislamiento por distancia, y en parte contradiciendo la hipótesis de la distribución de una especie diferente a *S. pruinosus* en esta región.

El análisis con POPGRAPHS (Figura 10) es moderadamente consistente con los análisis previos. Este análisis agrupa a casi todas las poblaciones de las 3 regiones, norte, centro y sur, en un mismo entramado, con algunas discontinuidades. Las poblaciones de Chiapas serían parte de una transición entre las poblaciones del Istmo y las de la Huasteca, siendo las de Chiapas y la Huasteca más conectadas y más cercanas genéticamente entre sí, lo cual coincide parcialmente con lo obtenido con los análisis Bayesianos, sustentando un origen diferente de las poblaciones de estas dos regiones. Es importante destacar que la única población muestreada en el centro del Golfo de México, la población VER, podría ser una evidencia de que entre estas dos distantes regiones probablemente en el pasado se distribuyeron poblaciones de esta especie como un continuo, pero el dramático cambio de uso de suelo que ha ocurrido en la zona habría contribuido a la drástica reducción en su distribución.

Es de destacarse que el análisis identifica al grupo del Valle de Tehuacán-Cuicatlán como un grupo diferente. El nivel de diferenciación de esta región con respecto al Istmo de Tehuantepec puede ser reflejo de un proceso de diversificación, el cual podría ser el resultado al menos parcialmente de las condiciones particulares de esta región como son el efecto de la sombra orográfica de la Sierra Madre Oriental combinada con el de la

Sierra Madre Occidental, sus particularidades climáticas (estabilidad térmica, predecibilidad de clima, aridez) y el mosaico geológico y variedad de tipos de suelos (García, 1981; Valiente 1991; Dávila *et al.*, 2002). Asimismo, este análisis revela la desconexión de las poblaciones de la Región centro-Occidente, principalmente del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, de las de la Huasteca, que coincide con la presencia del Eje Volcánico. Sin embargo, contrasta con BARRIERS, que no detecta esta discontinuidad

Complejidad de la clasificación taxonómica de *Stenocereus pruinosus* como parte del complejo *S. griseus*.

Los resultados de este estudio con marcadores moleculares sustentan diferencias en la distribución de posiblemente hasta tres especies distintas; no obstante, los paralelismos evolutivos que ocurren en las cactáceas contribuyen a confusiones taxonómicas con base en caracteres morfológicos (Wallace, 2002). En este caso, la información molecular confirma la sugerencia de Gibson (1991) de que *Stenocereus pruinosus* es parte de un complejo taxonómico junto con *S. griseus*, *S. laevigatus* y *S. hystrix*, en el cual los traslapes entre algunos caracteres vegetativos y reproductivos dificultan la identificación de dichas especies a nivel morfológico.

Las claves taxonómicas para tales especies elaboradas por Bravo-Hollis (1978), dan peso a diferencias en características como: a) número de costillas, de 8 a 10 en *S. griseus*, y de 6 a 7 en *S. pruinosus* y *S. laevigatus*; b) pruinosidad o presencia de bandas de cera blanquecinas, en principio más evidentes para *S. griseus*; c) textura de los bordes de costillas, de canto redondeado en *S. laevigatus*, y afilado para *S. pruinosus*; y d) ancho de tubo receptacular de la flor, mayor en *S. laevigatus* que en *S. pruinosus*. Sin embargo, trabajando conjuntamente con el Dr. Salvador Arias (especialista en cactáceas) en la comparación de ejemplares de herbario de estas especies, la gran variabilidad de las características mencionadas en las claves incluso dentro de cada especie dificulta su identificación. Aparentemente el número de costillas es mayor en *S. griseus*, 7 en promedio en su distribución en México (determinadas como tal en el Herbario MEXU), pero las claves mencionan de 8 a 10. *S. pruinosus* presenta 6 costillas en promedio, pero Gibson (1991) sostiene que ésta es una característica de gran variación incluso dentro de una misma población. En efecto, bajo cultivo *Stenocereus pruinosus* ha sido confundida con *Stenocereus griseus* en Puebla y Oaxaca, como menciona Luna-Morales *et al.* (2001) pero esto podría deberse a que frecuentemente hibridizan con *S. stellatus*, y los híbridos presentan mayor número de costillas que un ejemplo típico de *S. pruinosus* (7 costillas en el posible híbrido *S.stellatus* x *S.pruinosus*, frente a 5.7 costillas en *S.pruinosus*)

La coloración de los tépalos generalmente es de blanco a rojizo en la apertura floral para *S. pruinosus* y *S. laevigatus*, y de rojizo a pardo rojizo en *S. griseus*. Pero según observaciones personales en la Huasteca, dichas características son muy similares a las observadas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán aunque con algunas diferencias tales como aparente menor tamaño de flores, y color de perianto rojizo. En este caso podría tratarse de una variación latitudinal como se ha documentado para otras especies de suculentas, tal como *Agave lechugilla* en el desierto de Chihuahua (Silva-Montellano y Eguiarte, 2003).

El porte de la planta es otra característica que diferenciaría a *S. griseus* de *S. pruinosus*. De acuerdo con Salvador Arias (comun. person.) la primera especie tendría generalmente un porte arbóreo con un tronco bien definido y con un crecimiento regular de las ramas, en el que son claramente identificables distintos grados de ramificación (1°, 2°, 3°, etc.), a diferencia de *S. pruinosus*, y *S. laevigatus*. Sin embargo, el porte arbóreo de los individuos de poblaciones de la Huasteca es variable, siendo las de San Luis Potosí, y las de Querétaro y Guanajuato más parecidas a las de la región Centro-Occidente. En efecto el porte arbóreo con ramas casi verticales es algo raro dentro del complejo *S. griseus* (Gibson, 1991)

Otra característica, aunque más sutil, sería la compactación de la terminación apical de las ramas reproductivas. Esto no es completamente claro para *S. pruinosus* en la región centro-occidente, encontrándose ramas muy robustas tanto en el Istmo como en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, al igual que en la región Huasteca (observ.pers.). Pero aún con estas precisiones, existe mucha variabilidad que dificulta la distinción entre las tres especies.

Finalmente, hacen falta estudios taxonómicos más finos que analicen la anatomía de tejidos de ramas incluyendo análisis químicos detallados de *S. griseus*, *S. pruinosus* y *S. laevigatus* (*S. pruinosus* contiene ácido olinoleico según Gibson y Horak, 1978) tomando de un amplio número de muestras en toda distribución. Asimismo es necesario un minucioso estudio de caracteres morfológicos reproductivos y vegetativos de estas especies para poder diferenciarlas con mayor claridad en el momento de su recolección, así como el uso de los mismos marcadores moleculares utilizados para *S. pruinosus* en el presente trabajo, para estudiar a *S. griseus* y *S. laevigatus* en sus distribuciones poblacionales claramente identificada, más otro tipo de marcadores como por ejemplo secuencias de ITS para la construcción y análisis de árboles filogenéticos intra e interespecíficos.

CONCLUSIONES

La diversidad genética de *S. pruinosus* se concentra en la región Centro-Occidente del país, principalmente en el Istmo de Tehuantepec, reduciéndose a medida que las poblaciones se alejan de esta región. Existiría un importante aporte de la reproducción sexual en el Istmo de Tehuantepec debido a condiciones óptimas de disponibilidad de humedad, mientras que las condiciones de aridez del Valle de Tehuacán-Cuicatlán dentro de la misma región la limitan y favorecen la propagación clonal. La diversidad en el Istmo de Tehuantepec es significativamente superior a la de la Huasteca, donde la reproducción clonal también es altamente frecuente, pero donde la drástica disminución de diversidad también pueda ser producto de un efecto de cuello de botella como consecuencia de eventos fundadores ocurridos históricamente.

La estructura genética de las poblaciones puede ser vista a dos escalas: (i) nacional, donde se diferencian claramente el grupo formado por poblaciones del norte y sur (Huasteca y Chiapas) del grupo formado por las del Centro-Occidente (Valle de Tehuacán-Cuicatlán y los Valles Centrales de Oaxaca más el Istmo e Tehuantepec), que sustentaría que lo hallado en el norte sea otra especie, *S. griseus*, y (ii) regional, diferenciándose las poblaciones de los Valles Centrales de Oaxaca más el Istmo e Tehuantepec de las del Valle de Tehuacan-

Cuicatlán, probablemente por un efecto de las diferencias en cuanto a la disponibilidad de agua, lo que a su vez podrían aportar indicios de un proceso de diversificación de esta especie.

En contraparte, no existen barreras de ningún tipo que limiten la tasa de migración, que es alta entre la Huasteca y la región Centro-Occidente, lo cual podría descartar la hipótesis de la existencia de otra especie en la distribución norte. Por otro lado existen separaciones poblacionales finas significativas sobre todo dentro de la región Centro-Occidente, las cuales serían resultado de un efecto combinado de barreras de tipo genéticas, geográficas y por manejo humano.

Hace falta más evidencia etnobotánica, arqueológica y filogenética para apoyar la conclusión que deriva de este análisis: que el Istmo de Tehuantepec es un centro de diversidad y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán el área en la que pudo haberse originado la domesticación de *S. pruinosus*.

Finalmente, hacen falta estudios taxonómicos que incluyan indicadores morfológicos, anatómicos, químicos y filogenéticos más finos para poder diferenciar claramente *S. pruinosus*, *S. griseus* y *S. laevigatus* y profundizar en el análisis de la posible confluencia de procesos evolutivos naturales y el manejo humano y domesticación vigente o potencial de cada una de estas especies en su distribución espacial simpátrica.

REFERENCIAS

- Aguirre-Duguá, A., L.E. Eguiarte, A. González-Rodríguez y A. Casas. 2012. Round and large: morphological and genetic consequences of artificial selection on the gourd tree *Crescentia cujete* by the Maya of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Annals of Botany* 109 (7): 1297-1306.
- Arnaud-Haond, S., S.I. Teixeira, C. Mssa, P. Billot, G. Saenger, C. M. Coupland, A. Duarte y A. Aerraos. 2006. Genetic structure at range edge: low diversity and high inbreeding in Southeast Asian mangrove (*Avicennia marina*) populations. *Molecular Ecology* 15: 3515–3525.
- Barrier, E., L. Velasquillo, M. Chavez y R. Gaulon. 1998. Neotectonic evolution of the Isthmus of Tehuantepec (southeastern Mexico). *Tectonophysics* 287: 77–96.
- Berli, P. y J. Felsenstein. 1999. Maximum-likelihood estimation of migration rates and effective population numbers in two populations using a coalescent approach. *Genetics* 152: 763-773.
- Berli, P. y J. Felsenstein. 2001. Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in n subpopulations by using a coalescent approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 98(8):4563-4568.
- Blancas, J., A. Casas, S. Rangel-Landa, A. Moreno-Calles, I. Torres, E. Pérez-Negrón, L. Solís, A. Delgado-Lemus, F. Parra, Y. Arellanes, J. Caballero, L. Cortés y R. Lira. 2010. Plant Management in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany* 64 (4): 287-302.
- Boege, E. 2008. *El patrimonio biocultural de los pueblos indígenas de México: Hacia la conservación in situ de la biodiversidad y agrobiodiversidad de los territorios indígenas*. México. INAH.
- Bravo-Hollis, E. 1978. *Las Cactáceas de México. Volumen I*. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Brunet, J. 1967. Geologic studies. En: Byers D.S., (Ed.). *The Prehistory of the Tehuacan Valley. Environment and Subsistence, vol I*, EUA, University of Texas Press. Pp. 66-90.
- Buckler, E., D. Pearsall y T. Holtsford. 1998. Climate, Plant Ecology, and Central Mexican Archaic Subsistence. *Current Anthropology* 39 (1): 152-164
- Caballero, J, A. Casas, L. Cortés L y C. Mapes. 1998. Patrones en el conocimiento, uso y manejo de plantas en pueblos indígenas de México. *Revista de Estudios Atacameños* 16: 181–196.
- Casas, A., B. Pickersgill, J. Caballero y A. Valiente-Banuet. 1997. Ethnobotany and domestication in xoconochtli, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and la Mixteca Baja, México. *Economic Botany* 51: 279-292.
- Casas, A., J. Caballero, y A. Valiente-Banuet,. 1999a. Use, management and domestication of columnar cacti in the South-Central México: A historical perspective. *Journal of Ethnobiology* 19 (1): 71-95.

- Casas, A., J. Caballero, A. Valiente-Banuet, J.A. Soriano y P. Dávila. 1999b. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 522-533.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez y P. Dávila. 1999c. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 534-542.
- Casas, A. y G. Barbera. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion of cacti. En: Nobel, P. S. (Ed.). *Cacti: Biology and Uses. Capítulo 9*. University of California Press, Los Angeles, California: pp. 143-162.
- Casas, A., J. Cruse, E. Morales, A. Otero-Arnaiz, y A. Valiente-Banuet. 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* 100:1101-1115.
- Casas, A., S. Rangel, I. Torres, E. Pérez-Negrón, L. Solís, F. Parra, A. Delgado, J. Blancas, B. Farfán y A. Moreno. 2008. *In situ* management and conservation of plant resources in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico: An ethnobotanical and ecological approach. Pages 1-25 En: U.P De Albuquerque y M. Alves- Ramos, (Eds.). *Current topics in Ethnobotany*. Research Signpost, Kerala, India.
- Casas, A. y F. Parra. 2007. Agrobiodiversidad, parientes silvestres y cultura. *LEISA Revista de Agroecología* 23(2): 5-8
- Colunga-GarcíaMarín, P., E. Estrada-Loera y F. May-Pat, F., 1996. Patterns of morphological variation, diversity, and domestication of wild and cultivated populations of *Agave* in Yucatán, Mexico. *American Journal of Botany* 83: 1069-1082.
- Colunga-GarcíaMarín, P. y D. Zizumbo-Villareal, 2004. Domestication of Plants in Mayan Lowlands. *Economic Botany* 58 (Supplement): S101-S110.
- Colunga-GarcíaMarín, P. y D. Zizumbo-Villareal, 2007. Tequila and other *Agave* spirits from west-central Mexico: current germplasm diversity, conservation and origin. *Biodiversity and Conservation* 16:1653-1667.
- Cortés-Díaz, V. 1996. *Biología de la polinización de Stenocereus pruinosus en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México*. Tesis de Licenciatura. Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Iztacala, México. Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Darwin, C. 1859. *The origins of species by means in natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. Londres. Inglaterra.
- Dávila, P., M. C. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J. L. Villaseñor, A. Casas, y R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11:421-442.
- Dávila-Aranda, P., S. Arias-Montes, R. Lira-Saade, J.L. Villaseñor, y A. Valiente-Banuet. 2002. Phylogeography of the columnar cacti (Tribe Pachycereeae) in México: A Cladistic Approach. En: T. Fleming y A. Valiente-Banuet, (Eds.). *Columnar Cacti and their mutualists. Evolution, Ecology and Conservation*. The University of Arizona Press. USA.
- Dieringer, D. y C. Schotterer. 2003. Microsatellite Analyzer (MSA): a platform independent analysis tool for large microsatellite data sets *Molecular Ecology Notes* 3: 167-169.
- Doebley, J. 1992. Molecular systematics and crop evolution. En: P.S. Soltis, D. Soltis, y J.J. Doyle, (Eds.). *Molecular Systematics of plants*. Chapman and Hall. London. Pp. 202-222.
- Doebley, J., B. Gaut y B. Smith. 2006. The Molecular Genetics of Crop Domestication. *Cell*: 1309-1321.
- Dyer, R.J. y J.D. Nason. 2004. Population graphs: the graph theoretic shape of genetic structure. *Molecular Ecology* 13: 1713-1727.
- Dyer, G., A. Serratos-Hernández, H. Perales *et al.* 2009. Dispersal of transgenes through maize seed systems in Mexico. *PLoS ONE*. 4(5): e5734.
- Eckert, C.G., K.E. Samis, S.C. Lougheed. 2008. Genetic variation across species' geographical ranges: the central-marginal hypothesis and beyond. *Molecular Ecology* 17: 1170-1188.
- Emaldi, U., J. Nassar y C. Semprum. 2006. Pulpa del fruto del cardón dato (*Stenocereus griseus*, Cactaceae) como materia prima para la elaboración de mermelada. *Archivos latinoamericanos de Nutrición*. 56 (1)
- Excoffier, L., G. Laval y S. Schneider, S. 2005. Arlequin (version 3.0): An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics*. Online 1:47-50.
- Evanno, G., S. Regnaut, y J. Goudet. 2005. Detecting the Number of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular Ecology* 14: 2611-2620.
- Falush, D., M. Stephens y J.K. Pritchard. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164: 1567-1587.
- Flannery, K. V. 1986. *Guilá Naquitz*. Academic Press, New York

- Gapare, W.J. y S.N. Aitken. 2005. Strong spatial genetic structure in peripheral but not core populations of Sitka spruce [*Picea sitchensis* (Bong.) Carr.]. *Molecular Ecology* 14: 2659–2667.
- García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Gibson, A. C. 1991. The systematics and evolution of Subtribe Stenocereinae. *Cactus and Succulent Journal* 63: 92-98.
- Gibson, A.C. y K.E. Horak. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of mexican columnar cacti. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 65: 999- 1057.
- Goldstein, D.B., A. Ruiz-Linares, L.L. Cavalli-Sforza y M.W. Feldman. 1995. An evaluation of genetic distances for use with microsatellite loci. *Genetics* 139: 463-471.
- Gonzales-Insuasti, M. y J. Caballero. 2007. Managing plant resources: How intensive can it be? *Human Ecology* 35: 303-314.
- Goudet, J. (1995) Fstat version 1.2: a computer program to calculate F statistics. *Journal of Heredity* 86: 485–486.
- Gross, B. y K. Olsen. 2010. Genetic perspectives on crop domestication. *Trends in Plant Science* 15: 529–537.
- Guillén, S., T. Terrazas, E. De la Barrera y A. Casas. 2011. Germination differentiation patterns of wild and domesticated columnar cacti in a gradient of artificial selection intensity. *Genetic Resources and Crop Evolution* 58: 409–423.
- Guillén Rodríguez. 2012. *Germinación y establecimiento de plántulas de poblaciones silvestres y domesticadas de cactáceas columnares*. Tesis de Doctorado. Posgrado en Ciencias Biológicas. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Gutiérrez-Rodríguez, C., J.F. Ornelas y F. Rodríguez-Gómez. 2011. Chloroplast DNA phylogeography of a distylous shrub (*Palicourea padifolia*, Rubiaceae) reveals past fragmentation and demographic expansion in Mexican cloud forests. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 603–615.
- Harlan, J. 1975. *Crops and man*. Madison. Wisconsin: Foundation for modern crop science series. American Society of Agronomy.
- Lonn, M. y H.C. Prentice. 2002. Gene diversity and demographic turnover in central and peripheral populations of the perennial herb *Gypsophila fastigiata*. *Oikos* 99: 489–498.
- Luna-Morales, C. y J.R. Aguirre. 2001. Variación morfológica del fruto y domesticación de *Stenocereus pruinosus* (Otto) Buxb. y *S. stellatus* (Pfeiff.) Riccob. (Cactaceae) en la Mixteca Baja, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 24: 213–221.
- Luna-Morales, C., R. Aguirre y C. Peña. 2001. Cultivares tradicionales mixtecos de *Stenocereus pruinosus* y *S.stellatus* (Cactaceae). *Anales del Instituto de Biología. Serie Botánica* 72 (2): 131-155
- MacNeish, R. S. 1967. A summary of the subsistence. Pages 290–331. En D. S. Byers, (Ed.). *The prehistory of the Tehuacán Valley. Vol. 1. Environment and subsistence*. University of Texas Press, Austin.
- Macneish, R.S. 1992. *The origins of agriculture and settled life*. University of Oklahoma Press, Norman.
- Manni, F, E. Guérard y E. Heyer. 2004. Geographic patterns of (Genetic, Morphologic, Linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier’s Algorithm. *Human Biology* 72: 173-190
- McAuliffe, J.R., P.C. Sundt, A. Valiente-Banuet, A. Casas y J.L. Viveros, 2001. Pre-columbian soil erosion, persisten ecological changes, and collapse of a subsistence agricultural economy in the semi-arid Tehuacán Valley, Mexico’s ‘Cradle of Maize’. *Journal of Arid Environment* 47: 47-75.
- Martínez-Ávalos, J. y E. Jurado. 2005. Geographic distribution and conservation of Cactaceae from Tamaulipas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 14: 2483-2506.
- Matos-Moctezuma, E. 1994. *Mesoamérica*. En: L. Manzanilla y L. López-Luján, (Eds). *Historia antigua de México. Vol. I. El México antiguo, sus áreas culturales, los orígenes y el horizonte Preclásico*. México. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Universidad Nacional Autónoma de México, Porrúa. Pp. 49–73.
- Mayr, E., 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- Meyrán, J. 1984. Observaciones sobre *Stenocereus griseus*. *Cactáceas y suculentas Mexicanas* 29: 9-10
- Miller, M.P. 1997. Tools for population genetics analyses (TFPGA) 1.3. A windows program for the analysis of allozymes and molecular population genetic data. Computer software distributed by author.
- Miller, A. y B. Schaal. 2006. Domestication and the distribution of genetic variation in wild and cultivated populations of the Mesoamerican fruit tree *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* 15: 1467–1480.
- Morrone, J.J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on an biogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 467–494.
- Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106: 283-292.

- Otero-Arnaiz, A., J. Cruse-Sanders, A. Casas y J.L. Hamrick. 2004. Isolation and characterization of microsatellites in the columnar cactus: *Polaskia chichipe* and cross-species amplification within the Tribe Pachycereeae (Cactaceae) *Molecular Ecology Notes* 4 (2): 265.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, J.L. Hamrick y J. Cruse-Sanders. 2005. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Molecular Ecology* 14: 1603–1611.
- Parra, F., N. Pérez-Nasser, R. Lira, D. Pérez-Salicrup y A. Casas. 2008. Population genetics and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments* 72: 1997–2010.
- Parra, F., A. Casas, J.M. Peñaloza-Ramírez, A. Cortés- Palomec, V. Rocha-Ramírez y A. González-Rodríguez. 2010. Process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Annals of Botany* 106:483-496.
- Parra, F., J.J. Blancas y A. Casas. 2012. Landscape management and domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley: Human guided selection and gene flow. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*. 8:32.
- Peakall, R., y P.E. Smouse. 2006. GENALEX 6, genetic analysis in Excel: population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6: 288–295.
- Peck, J.R., J.M. Yearsley y D. Waxman. 1998. Explaining the geographic distributions of sexual and asexual populations. *Nature* 391: 889–892.
- Petit, S. 2009. Combatting Cactus Clearance on Curaçao. *Cactus and Succulent Journal* 81(1):16-19.
- Pickersgill, B. 2007. Domestication of plants in the Americas: Insights from mendelian and molecular genetics. *Annals of Botany* 100: 925-940.
- Pritchard, J.K., M. Stephens y P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945–959.
- Raymond, M., y F. Rousset. 1995. GENEPOP (Version 1.2): Population genetics software for exact tests and ecumenicism. *Journal of Heredity* 86:248-249.
- Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB). Comisión Nacional de para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México. 2012. http://www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remib_esp.html
- Santa Anna, H. del C., R. Contreras-Medina y I. Luna-Vega. 2009. Biogeographic analysis of endemic cacti of the Sierra Madre Oriental, Mexico. *Biological Journal of the Linnean Society* 97: 373–389.
- Servicio Meteorológico Nacional. México. 2012. <http://smn.cna.gob.mx/>
- Silva-Montellano, S. y L. Eguiarte. 2003. Geographic patterns in the reproductive ecology of *Agave lechugilla* (Agavaceae) in the Chichuahuan Desert. I. Floral characteristics, visitors and fecundity. *American Journal of Botany* 90(3): 377-387.
- Silvertown, J. 2008. The Evolutionary maintenance of sexual reproduction: evidence from the ecological distribution of asexual reproduction in clonal plants. *International Journal of Plant Science* 169 (1): 157-168.
- Slatkin, M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139, 457-462.
- Smith, E. C. 1967. Plant remains. Pages 220–255. In: D. S. Byers, (Ed.). *The prehistory of the Tehuacán Valley. Vol. 1. Environment and subsistence*. University of Texas Press, Austin
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*, 3rd edn. New York: W.H. Freeman.
- Stenberg, P., M. Lundmark y A. Saura A. 2003. MLGsim: a program for detecting clones using a simulation approach. *Molecular Ecology Notes* 3: 329-331.
- Toledo, V.M. y N. Barrera-Bassols. 2008. *La memoria biocultural. La importancia ecológica de las sabidurías tradicionales*. Icaria Editorial, Barcelona.
- Twyford, A., C. Kidner, N. Harrison y R.A. Ennos. 2012. Population history and seed dispersal in widespread Central American *Begonia* species (Begoniaceae) inferred from plastome-derived microsatellite markers. *Botanical Journal of the Linnean Society*.
- Valiente-Banuet A., M.C. Arizmendi, A. Rojas-Martinez y L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological Relationships between Columnar Cacti and Nectar-Feeding Bats in México. *Journal of Tropical Ecology* 12: 103-119.
- Valiente, B.L. 1991. *Patrones de precipitación en el Valle semiárido de Tehuacán, Puebla, México*. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico.
- Van Oosterhout, C., W.F. Hutchinson, D.P. Wills y P. Shipley. 2004. MICRO-CHECKER : software for identifying and correcting genotyping errors in microsatellite data. Program Note. *Molecular Ecology Notes* 4:535-538.
- Vavilov, N.I. 1926. Centers of origin of cultivated plants. Publicado originalmente en *Papers on Applied Botany and Plant Breeding* 16. En: Dorofeyev V.F. (ed.).

- Vavilov, N.I. 1951. The Origen, variation, immunity and breeding of cultivated plants. *Crónica Botánica* 13: 1-366.
- Villalobos, S., O. Vargas y S. Melo. 2007. Uso, manejo y conservación de “yosú”, *Stenocereus griseus* (Cactaceae), en la alta guajira colombiana. *Acta bioógica. Colombiana* 12 (1) 99 – 112.
- Wallace, R. 2002. The phylogeny and Systematic of Columnar cacti: An Overview. In México: A Cladistic Approach. En: *Columnar Cacti and their mutualists. Evolution, Ecology and Conservation*. Fleming, T. y A. Valiente- Banuet (Eds.). The University of Arizona Press. USA.
- Yetman, D. 2006. *The Organ Pipe Cactus*. The University of Arizona Press. USA.
- Yetman, D. 2007. *The Great Cacti: Ethnobotany and Biogeography*. The University of Arizona Press. USA.
- Zeder, M. 2006. Central Questions in the domestication of Plants and Animals. *Evolutionary Anthropology* 15:105–117.
- Zohary, D. 1996. The mode of domestication of the founder crops of Southwest Asian agriculture. In: Harris, D.R., (Ed). *The origins and spread of agriculture and pastoralism in Eurasia*. University College London Press, London. Pp. 142–158.
- Zohary, D. 1999. Monophyletic vs. polyphyletic origin of the crops on which agriculture was founded in the Near East. *Genetic Resources and Crop Evolution* 46: 133–142.

TABLAS

Tabla 1. Descripción de características ambientales de poblaciones de *S.pruinosus* estudiadas en México. (Servicio Meteorológico Nacional, México, 2012; CONABIO, 2012)

Región	Estado	Población	Localidad	Altitud (m)	Vegetación	Temperatura media anual	Temperatura máxima media anual	Precipitación anual (mm)	Suelos	
HUASTECA	Tamaulipas	TULTP	Km14 Tula-Tamaulipas	1052	Secundaria	19.6	27.0	400.3	Litosol	
		JAUMV	Km128 Jaumave-Tamps	708	Secundaria	21.8	30.4	468.6	Litosol	
		RCALT	Rancho los Altos. Km 15 Mpio. Llera	235	Secundaria	24.1	30.3	727.5	Vertisol crómico	
	San Luis Potosí	RIOVD	La Providencia. Río Verde	994	Secundaria	22.2	29.4	511	Castadozem cálcico	
		DVFER	Desviación Ciudad Fernández, carretera Río Verde a S.L.P.	1013	Secundaria	22.2	29.4	511	Feozem Lúvico	
		KM12D	12 Km de DVFER	1093	Selva baja caducifolia	22.2	29.4	511	Xerosol gypsico	
		HUICH	Rancho "El Huiche"	30	Huerta familiar	25.0	30.7	1017	Vertisol crómico	
	Veracruz	VER	Puente Nacional	400	Secundaria	27.2	33.3	1186.5	Vertisol pélico	
	Guanajuato	XICHU	4 Km. antes de Xichú	1550	Selva baja caducifolia	21.4	29.5	583.5	Litosol	
	Querétaro	CONCA	Conca	660	secundaria	21.8	29.1	518.3	Litosol	
CENTRO-OCCIDENTE	Valle de Tehuacán-Cuicatlán (PUEBLA-OAXACA)	SI	Santa Lucía, Coatepec	1900	Selva baja caducifolia	18.0	26.0	394.6	Litosol	
		CI	San Luis Atolotitlán	1903	Huerta familiar	18.0	26.0	394.6	Litosol	
		CIII	Venta Salada, Coxcatlán	1145	Huerta familiar	18.0	26.0	394.6	Regosol calcárico	
		TECOM	Tecomavaca	660	Selva baja caducifolia	24.2	31.8	437.9	Cambisol Cálculo (calcárico)	
	Valles Centrales e Istmo de Tehuantepec (OAXACA)	HUITZ	San Pablo Huitzo	1554	Secundaria	20.2	27.9	659.5	Regosol eutríco	
		GUELT	Desviación a San Miguel Amatlán. Gueletao de Juárez	1526	Selva baja caducifolia	20.2	29.4	761.4	Cambisol crómico	
		TEQUIS	Tequisistlán	200	Huerta familiar	26.3	33.5	677.7	Cambisol eutríco	
		CSJGR	San Jose de Gracia	782	Huerta familiar	24.6	32.4	571	Litosol	
		TOTLP	14 Km. antes San Pedro Totolapan	1565	Selva baja caducifolia	N.D	N.D	N.D	Litosol	
		TEHNT	Km. 180 Oaxaca-Tehuantepec	810	Selva baja caducifolia	26.3	33.5	677.7	Luvisol cromico	
		SMTM	San Mateo del Mar	43	Selva baja caducifolia	27.2	31.3	1288.2	Litosol	
	JUCHI	Juchitán	20	Selva baja caducifolia	27.3	32.5	1036.1	Vertisol pélico		
	CHIAPAS	Chiapas	UMOA	Barranca de Umoa, Cintalapa	676	Selva baja caducifolia	23.8	29.3	977.5	Regosol eutríco
			CHILR	El Chilar. Pasando Villa de Acala	460	Huerta familiar	25.5	31.9	937.4	Fluvisol eutríco
SNAR			Narciso Mendoza	476	Selva baja caducifolia	25.5	31.9	937.4	Feozam háplico	

Tabla 2 Parámetros para estimar diversidad genética, prueba exacta de equilibrio Hardy-Weinberg y frecuencia de clones estimado para 25 poblaciones de *S.pruinosus* en México (¹ solo un alelo esta presente o 2 alelos se detectaron pero uno de ellos solo presenta un a copia aparte de los loci presentados).

Región	Estado	Pob.	N	Ne	H _o (d.s)	U _H E (d.s)	Fis	HW (DH)	HW (EH)	Número de clones	N° de genotipos con clones
HUASTECA	Tamaulipas	TULTP	20	1.591	0.212 (0.125)	0.242 (0.156)	0.125	0.0022 (Pchi54) ¹	n.s. ¹	9	2
		JAUMV	20	2.710	0.417 (0.159)	0.492 (0.184)	0.155	0.0071 (Pchi20) ¹	n.s. ¹	3	1
		RCALT	20	2.472	0.370 (0.133)	0.523 (0.145)	0.298**	0.000 (JCS49) 0.024 (Pchi50)	n.s.	7	3
	San Luis potosí	RIOVD	20	1.730	0.289 (0.110)	0.378 (0.109)	0.238	0.01 (Pchi54)	n.s.	6	2
		DVFER	13	1.623	0.346 (0.120)	0.344 (0.104)	-0.005	0.04 (Pchi20)	n.s.	5	2
		KM12D	10	1.703	0.325 (0.125)	0.350 (0.137)	0.075	nn ¹	n.s. ¹	-	-
		HUICH	10	2.976	0.438 (0.189)	0.565 (0.190)	0.238	0.0071 (JCS49) ¹	n.s. ¹	-	-
	Veracruz	VER	10	2.064	0.375 (0.144)	0.438 (0.116)	0.151	n.s	n.s	-	-
	Guanajuato	XICHU	10	2.587	0.461 (0.131)	0.550 (0.153)	0.17	n.s	n.s.	-	-
	Querétaro	CONCA	12	2.874	0.689 (0.173)	0.627 (0.087)	-0.104	0.0075 (JCS49)	n.s.	4	1
CENTRO-OCCIDENTE	Valle de Tehuacán-Cuicatlán (PUEBLA-OAXACA)	SI	20	3.081	0.650 (0.079)	0.678 (0.049)	0.044	0.005 (Pchi54)	n.s	4	2
		CI	20	3.086	0.549 (0.047)	0.653 (0.076)	0.164	0.004 (Pchi54)	n.s	8	3
		CIII	20	2.124	0.529 (0.219)	0.524 (0.056)	-0.011	0.000 (Pchi54, Pchi50)	0.03 (Pchi20, JCS49)	11	1
		TECOM	20	3.893	0.670 (0.068)	0.758 (0.019)	0.119	0.01 (Pchi50)	n.s.	-	-
	Valles Centrales e Istmo de Tehuantepec-(OAXACA)	HUITZ	13	2.154	0.550 (0.104)	0.559 (0.036)	0.018	n.s	n.s.	-	-
		GUELT	13	3.763	0.633 (0.052)	0.763 (0.015)	0.177	0.04 (Pchi50)	n.s.	2	1
		TEQUIS	10	4.607	0.625 (0.125)	0.778 (0.070)	0.205	0.002 (Pchi54)	n.s.	3	1
		CSJGR	10	5.270	0.650 (0.132)	0.813 (0.058)	0.191	0.0015 (Pchi54)	n.s.	2	1
		TOTLP	19	5.627	0.670 (0.141)	0.833 (0.028)	0.202**	0.0196 (Pchi 54) 0.03 (JCS49) 0.000 (Pchi50)	n.s.	5	2
		TEHNT	19	6.181	0.724 (0.069)	0.841 (0.040)	0.142	0.0029 (JCS49)	n.s.	-	-
SMATM	20	4.858	0.531 (0.139)	0.734 (0.106)	0.283**	0.0005 (Pchi54) 0.046 (JCS49)	n.s.	2	1		
JUCHI	19	5.574	0.735 (0.106)	0.820 (0.041)	0.106	0.000 (Pchi54) 0.0095 (Pchi50)	n.s.	-	-		
CHIAPAS	Chiapas	UMOA	15	2.946	0.618 (0.113)	0.628 (0.094)	0.017	0.02 (JCS49)	n.s	2	1
		CHILR	8	1.382	0.156 (0.031)	0.254 (0.094)	0.402	0.02 (Pchi54) 0.06 (Pchi20) ¹	n.s	4	1
		SNAR	16	1.881	0.276 (0.061)	0.457 (0.069)	0.362	0.000 (Pchi54, Pchi20)	n.s	-	-

Tabla 3. Alelos privados identificados en las poblaciones de *S.pruinosus* de México.

Población	Locus	Alelos	Frecuencia
TOTLP	Pchi50	219	0.053
TOTLP	JCS49	230	0.028
TEHNT	Pchi20	247	0.026
SMATM	Pchi20	241	0.026
SMATM	JCS49	220	0.050
SMATM	JCS49	226	0.025
JUCHI	Pchi20	245	0.028
JUCHI	Pchi20	279	0.028
TEQUIS	Pchi50	221	0.150
CONCA	Pchi54	162	0.045
HUICH	Pchi54	164	0.050

Tabla 4. Análisis Molecular de Varianza (AMOVA) usando F_{ST} y R_{ST} para los dos grupos genéticos obtenidos en el STRUCTURE para las poblaciones de *S.pruinus*. Los asteriscos indican valores estadísticamente significativos ($P < 0.01$). La prueba se basó en 50000 permutaciones aleatorias.

	Fuente de variación	SS	Componentes de la varianza	Porcentaje de variación	Indice de fijación
F_{ST}					
	Entre regiones	110.863	0.26608	16.35	$\Phi_{CT} = 0.16353^{***}$
	Entre poblaciones dentro de regiones	189.398	0.23304	14.32	$\Phi_{SC} = 0.17123^{***}$
	Dentro de poblaciones	838.072	1.12796	69.32	$\Phi_{ST} = 0.30676^{***}$
	Total	1138.333	1.62708		
R_{ST}					
	Entre regiones	8412.659	19.62276	13.59	$\Phi_{CT} = 0.13586^{***}$
	Entre poblaciones dentro de regiones	19005.024	23.78249	16.47	$\Phi_{SC} = 0.19055^{***}$
	Dentro de poblaciones	75063.484	101.02757	69.95	$\Phi_{ST} = 0.30052^{***}$
	Total	102481.167	144.43282		

FIGURAS.

Figura 1. Área de estudio. Mapa de distribución de poblaciones de las *Stenocereus pruinosus* en México

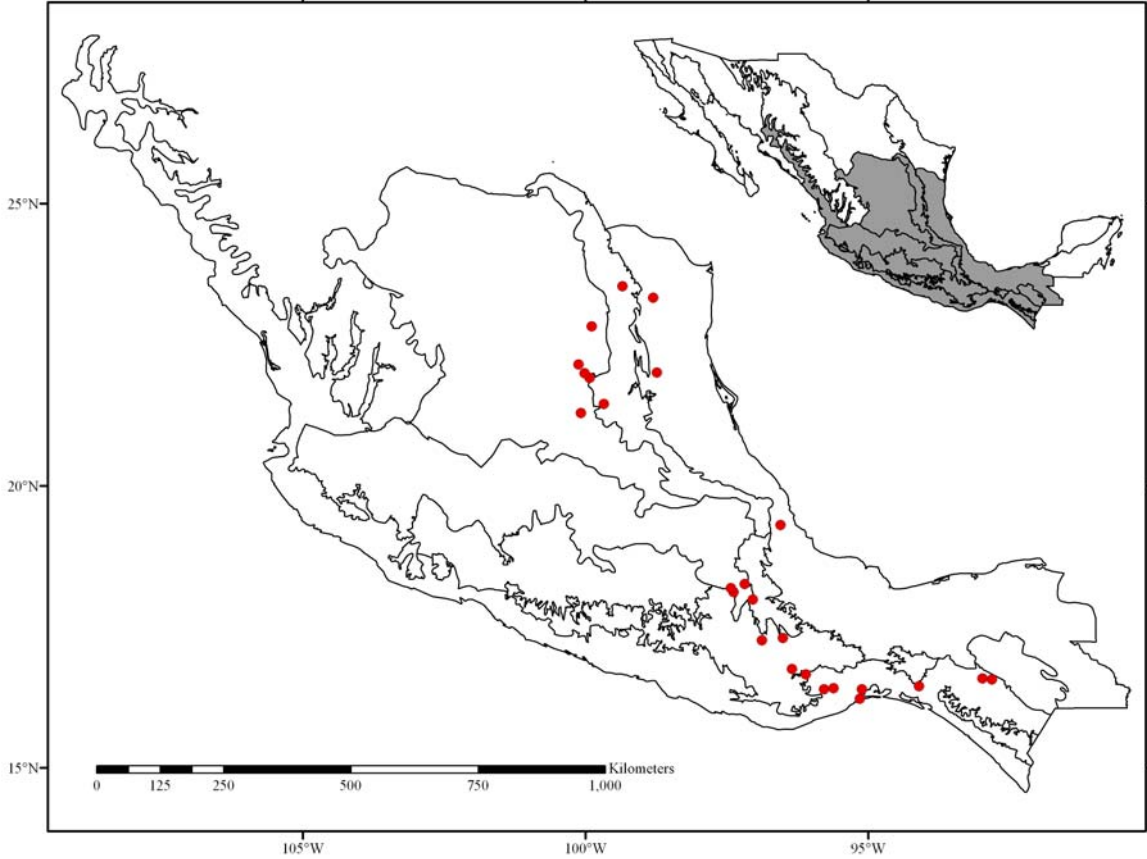


Figura 2. Distribución de las frecuencias alélicas por locus entre regiones. (■ Chiapas, ■ Centro-Occidente, □ Huasteca).

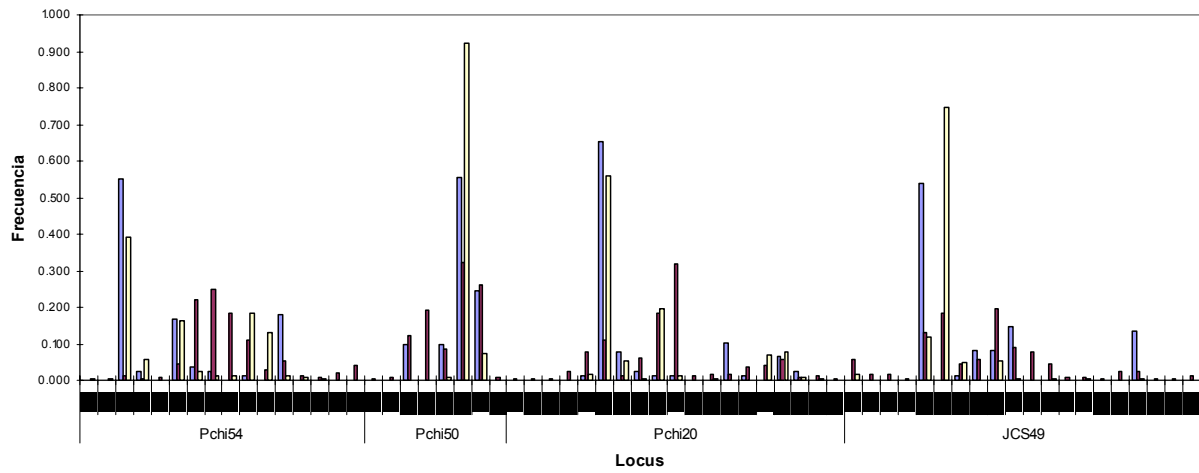


Figura 3. Número estimado de grupos genéticos (K) derivado del análisis de grupos realizado con STRUCTURE. La magnitud de ΔK fue calculado utilizando el método descrito por Evanno *et al.*, (2005)

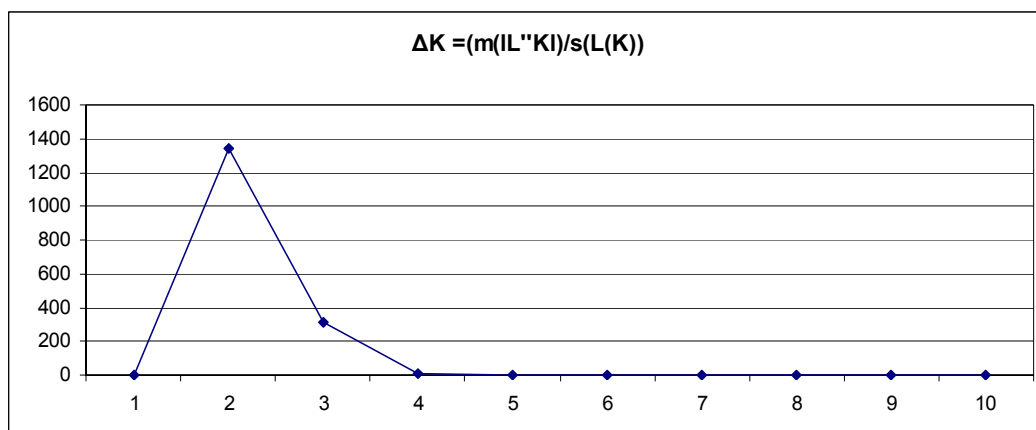


Figura 4. Grupos genéticos obtenidos con K=2. Cada individuo es representado por una línea vertical con K segmentos coloreados proporcionalmente de acuerdo a su pertenencia a un grupo genético. Las líneas negras separan individuos de las diferentes poblaciones.

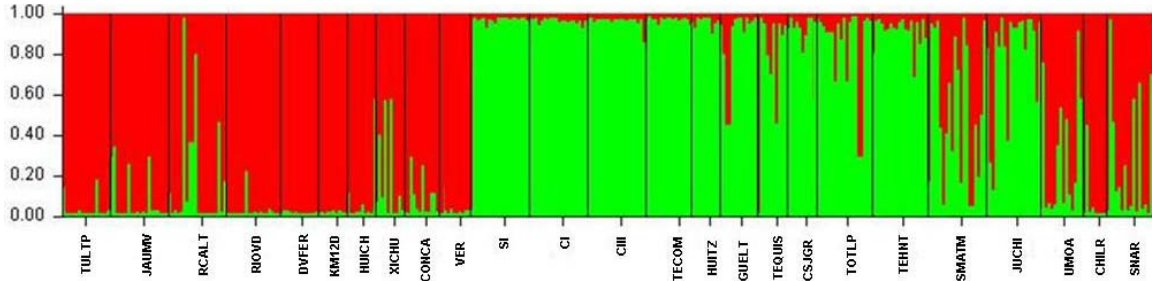


Figura 5. Distribución de las poblaciones de *Stenocereus pruinosus* en México indicando barreras entre poblaciones (líneas verdes) y las frecuencias de distribución de los genotipos obtenidos con los análisis Bayesianos por población.

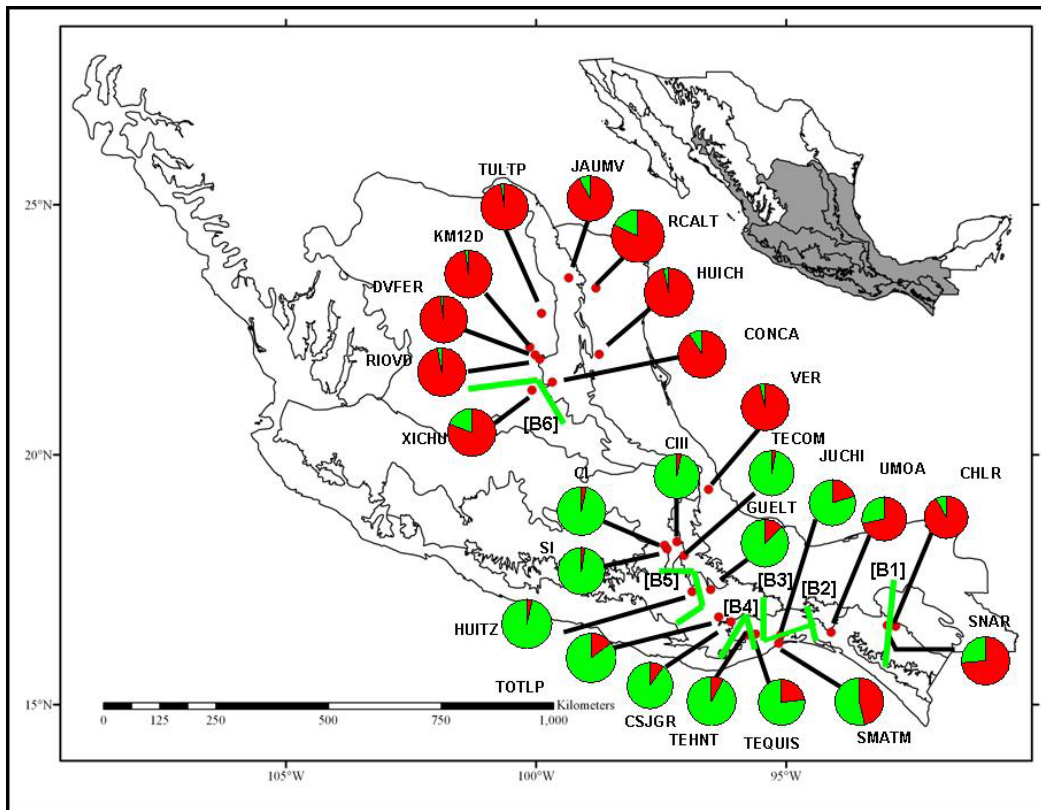


Figura 6. Grupos genéticos obtenidos para K=3 grupos.

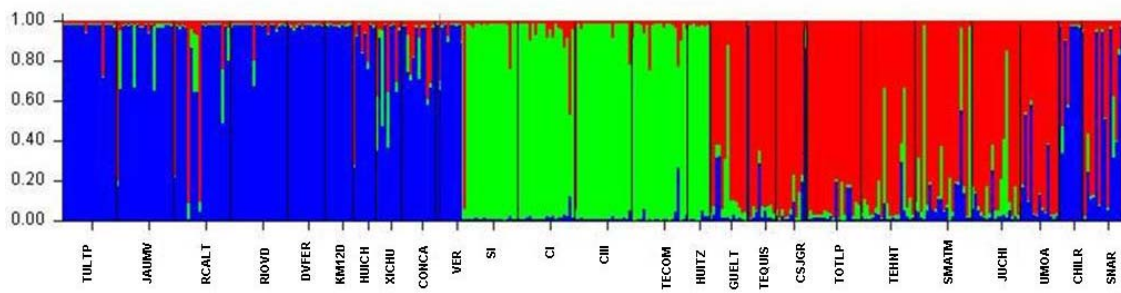


Figura 7. Grupos genéticos obtenidos para K=4 grupos.

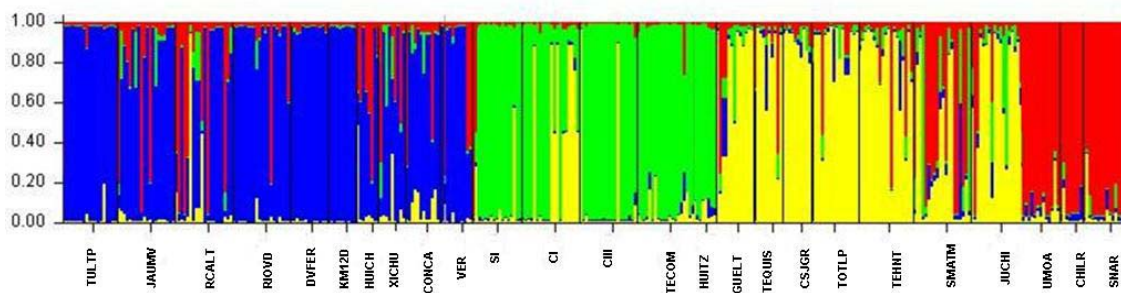


Figura 8. Grupos genéticos obtenidos para K=3 grupos, excluyendo las poblaciones de la Región Centro-Occidente.

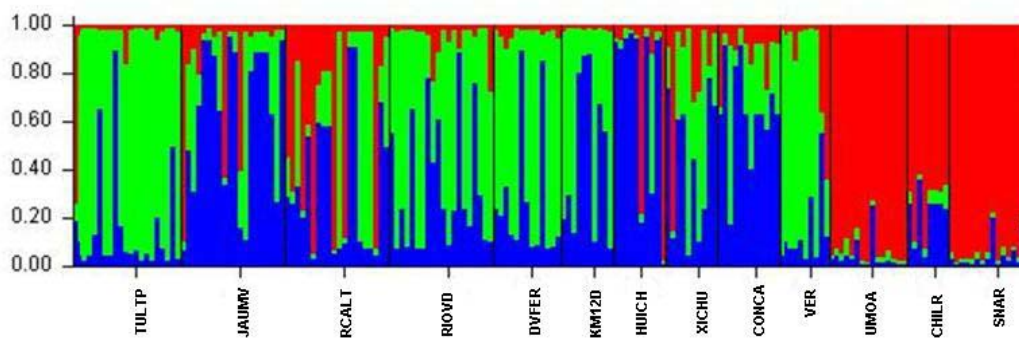


Figura 9. Dendrograma construido con el método de UPGMA con base en la distancia genética de Nei (1972).

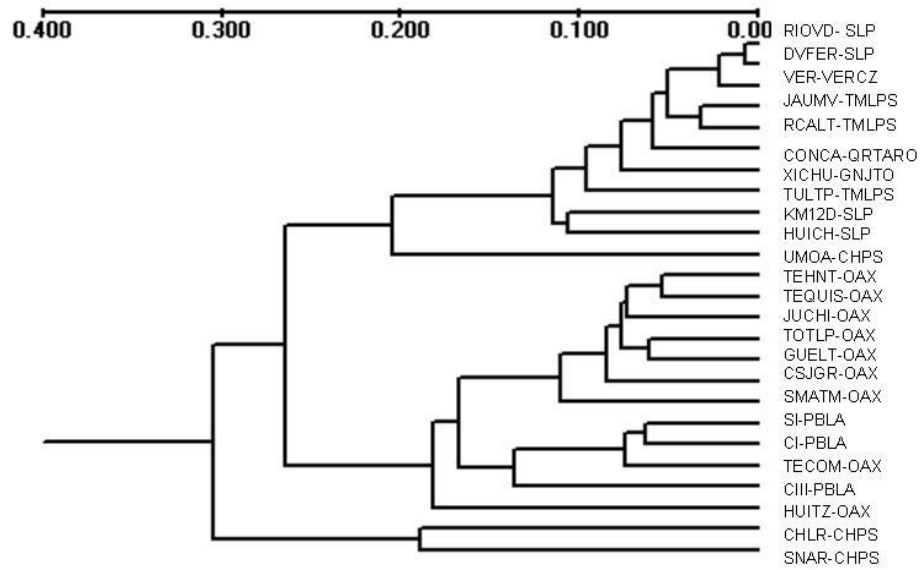
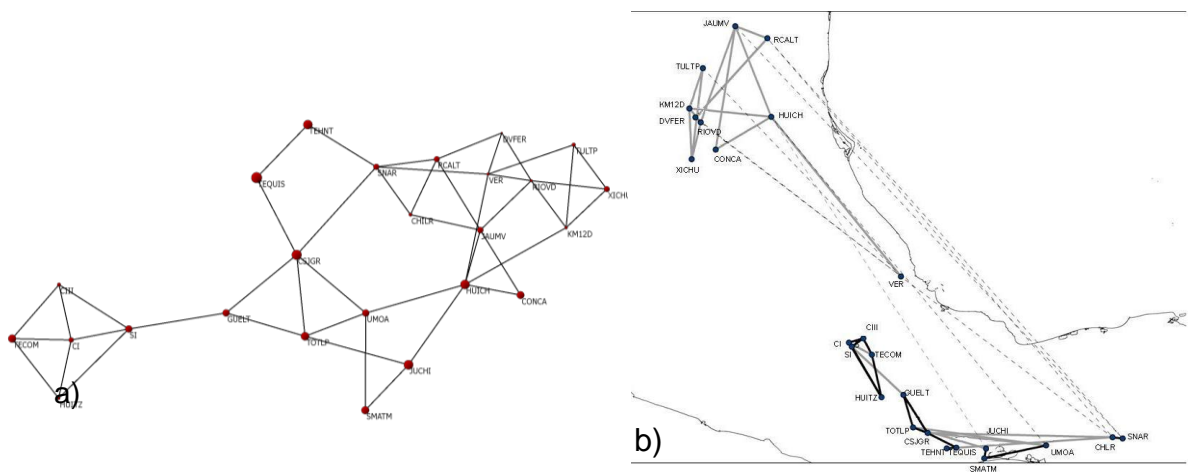


Figura 10. Análisis de POPGRAPHS mostrando conexiones significativas entre las poblaciones estudiadas de *S. pruinosus*. a) En tres dimensiones, donde el largo de las líneas es proporcional a su covarianza y el tamaño de las esferas a la diversidad genética, y b) relación entre distancias geográficas entre poblaciones y su relación con a), donde las líneas muestran las relaciones significativas entre la covarianza genética que se predijo con respecto a la distancia geográfica a pesar de que las poblaciones son: distantes (-----), cercanas (■) o si son congruentes entre sí (■).



DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

En el presente trabajo se documentaron los procesos y motivaciones culturales involucradas en la selección artificial y domesticación de *S. pruinosus*. Se analizaron las consecuencias de la domesticación en generación y conservación de variabilidad morfológica y genética de poblaciones de esta especie en el Valle de Tehuacán. Asimismo, se evaluó la distribución y estructura de la variabilidad genética de poblaciones de esta especie en su distribución nacional, con el fin de identificar reservorios importantes de diversidad y posibles sitios de origen de la domesticación de esta especie. Se utilizaron estudios etnobotánicos para documentar las prácticas de manejo, uso y los criterios y mecanismos de selección artificial de *S. pruinosus*, así como métodos morfométricos y marcadores moleculares como herramientas para el análisis de genética de poblaciones silvestres y manejadas.

Evolución bajo domesticación de cactáceas columnares: *Stenocereus pruinosus*

Autores como Zeder *et al.* (2006) y Pickersgill (2007) sostienen que la tasa de evolución en cultivos perennes ocurre más lentamente de lo que se esperaría, debido a aspectos de la historia de vida de este tipo de especies. A pesar de ello, hay ejemplos de plantas perennes cultivadas que divergen de sus parientes silvestres a nivel morfológico y genético. Estas plantas frecuentemente son propagadas clonalmente, aunque la probabilidad de establecimiento de plántulas en eventos cíclicos es alta (Zohary y Spiegel-Roy, 1975). Por lo tanto, este tipo de cultivos puede mantener una alta proporción de la variabilidad genética encontrada en condiciones silvestres debido a los pocos ciclos de reproducción

sexual que separan genéticamente a las poblaciones silvestres y cultivadas (Miller y Gross, 2011).

Mediante estudios que utilizaron isoenzimas, AFLPs y microsatélites, Miller y Gross (2011) encontraron que plantas cultivadas perennes conservan en promedio 94.8% de la diversidad genética de las poblaciones silvestres, lo que supera al 60% que conservan en promedio las plantas cultivadas anuales. Incluso, en algunas especies de plantas perennes la diversidad genética de plantas cultivadas llega a ser superior a la de poblaciones silvestres (> 100%) como lo documentado para *Inga edulis*, *Leucaena esculenta*, *Malus xdomestica*, *Stenocereus pruinosus* y *Vitis vinifera* (Aradhya *et al.*, 2003; Coart *et al.*, 2003; Zárate *et al.*, 2005; Hollingsworth *et al.*, 2005; Parra *et al.*, 2008, 2010), lo cual contradice lo propuesto por Doebley *et al.* (2006). Diversas características de la historia natural de este tipo de cultivos tienen efectos importantes sobre dicha variabilidad. En el caso de plantas leñosas perennes, el sistema reproductivo y el síndrome de polinización tienen un papel crucial en determinar la cantidad de diversidad genética de las poblaciones (Hamrick y Godt, 1996; Miller y Gross, 2011). En plantas perennes predomina el tipo de reproducción cruzada y son especies altamente heterocigas (Hamrick y Godt, 1996; Petit y Hampe, 2006), por lo que la población clonal retendría gran parte de esta alta variabilidad producto de la propagación selectiva. Este patrón se ha observado en un 75% de árboles domesticados (Miller y Gross, 2011).

Los altos niveles de diversidad genética que se encuentran en cultivos perennes domesticados se debe a que este tipo de cultivos son generados a partir de múltiples orígenes, lo cual enriquece aun más las reservas genéticas en huertas

(Zohary y Hopf, 2000; Miller y Gross, 2011). Más aún, la continua introducción deliberada de propágulos vegetativos o sexuales puede tener grandes repercusiones en los niveles de heterocigosidad de las poblaciones cultivadas al ser uno de los principales generadores de flujo génico entre poblaciones. (Ellstrand *et al.*, 1999; Pujol *et al.*, 2005; Casas *et al.*, 2006; Scarcelli *et al.*, 2006; Mckey *et al.*, 2010; Parra *et al.*, 2010, 2012)

El grupo de las cactáceas columnares es uno de los casos de plantas perennes en los que ha sido posible documentar cómo ocurre el proceso de domesticación dentro de un gradiente de intensidad de manejo. Los efectos de la selección artificial sobre la genética de poblaciones de cactáceas columnares ha registrado que especies que sólo tienen manejo *in situ* como *Escontria chiotilla* (Tinoco *et al.* 2006), *Polaskia chende* (Ruiz-Durán, 2007) y una especie cultivada a baja escala como *Polaskia chichipe* (Otero-Arnaiz *et al.* 2005a,b) poseen en sus poblaciones manejadas niveles de diversidad genética inferiores a las de las poblaciones silvestres, los que reflejan eventos regulares de cuello de botella.

En contraparte, el estudio de *Stenocereus stellatus*, una especie intensamente manejada en el Valle de Tehuacán (Casas *et al.*, 2006) detectaron que tanto en poblaciones manejadas *in situ* o silvícolas como en cultivadas, los niveles de variabilidad pueden ser incluso superiores que en las poblaciones silvestres. Este patrón se debe al flujo génico natural y mediado por el hombre, al introducir propágulos de diferentes orígenes, desde poblaciones silvestres a huertas y sistemas agroforestales (Casas *et al.*, 1997, 1999, 2006). Este patrón se registró también para *S. pruinosus*, la especie de cactácea columnar bajo mayor intensidad de manejo en el Valle de Tehuacán, en la cual el valor de la heterocigosidad total encontrada con isoenzimas para poblaciones manejadas y

cultivadas ($H_E = 0.578$ y $H_E = 0.584$ respectivamente, véase Parra *et al.*, 2008) es muy superior a lo registrado para *S. stellatus* (véase Casas *et al.*, 2006). De igual manera, usando microsatélites las poblaciones manejadas y cultivadas ($H_E = 0.743$ y $H_E = 0.700$) (Parra *et al.*, 2010) presentan una elevada diversidad, mayor que en la única otra especie de cactácea columnar analizada con estos marcadores, *P. chichipe* (Otero-Arnaiz *et al.*, 2005a).

Los altos niveles de flujo génico registrados entre todas las poblaciones ($Nm \gg 1$) explicaría el mantenimiento de tan altos y similares niveles de diversidad dentro de las poblaciones y que los niveles de diferenciación sean moderados a pesar de la selección artificial, por lo que podemos considerar que éstas forman parte de una metapoblación a nivel del Valle de Tehuacán (Parra *et al.*, 2008). Todo esto parece ser resultado del continuo movimiento de material vegetativo y propágulos sexuales dentro y entre poblaciones. Particularmente importante es la práctica realizada por cerca de 11% de las unidades de producción estudiadas, las cuales afirmaron introducir ramas de *S. pruinosus* desde poblaciones silvestres a las huertas, contribuyendo con nuevos genotipos e incrementando la diversidad tanto bajo cultivo (huertas) como en poblaciones silvícolas, donde a su vez se siembran ramas provenientes de los pueblos (Parra *et al.*, 2010, 2012). Un patrón similar ha sido documentado por Casas *et al.* (1997) para *S. stellatus* en la Mixteca y el Valle de Tehuacán, así como para *Lemaireocereus hollianus* por Rodríguez-Arévalo *et al.* (2006) en el Valle de Zapotitlán, Tehuacán.

De los marcadores genéticos utilizados, las isoenzimas revelaron similitudes genéticas con respecto al tipo de manejo (Parra *et al.*, 2008), lo que indica el papel significativo del manejo en la estructuración de la diversidad de *S. pruinosus*.

Aunque lo encontrado con los microsatélites nucleares no fue completamente consistente con este patrón (Parra *et al.*, 2010), el análisis reveló grupos genéticos que reflejan tanto el tipo de manejo como el origen de los individuos, asociando principalmente a las poblaciones silvícolas con las cultivadas en los pueblos.

Esto refleja el doble papel del flujo génico de *S. pruinus* promovido por los humanos; en particular, que: i) contribuye a enriquecer los acervos genéticos que se encuentran tanto en poblaciones cultivadas como silvícolas del Valle de Tehuacán al aportar nuevos genotipos, y ii) diluye las diferencias que puedan encontrarse entre poblaciones producto de la selección artificial y cambios en frecuencias génicas, conectando las diferentes poblaciones que funcionarían como una metapoblación. Por lo tanto, los altos niveles de flujo génico se deben a la combinación del movimiento humano de propágulos, probablemente más importante que en otras especies de cactáceas columnares manejadas en la región debido a la importancia cultural y económica de este recurso, con el flujo natural guiado por polinizadores (murciélagos) y dispersores naturales (murciélagos, aves).

Conservación y generación de diversidad morfológica de *S. pruinus* en el Valle de Tehuacán- Cuicatlán.

La diversidad morfológica en plantas cultivadas suele ser generalmente mayor a lo que se encuentra en condiciones silvestres (Hawkes, 1983; Pickersgill, 2007). En el caso de *S. pruinus* el flujo génico producto del movimiento de propágulos desde poblaciones silvestres a manejadas o entre las manejadas, y dentro y entre pueblos es uno de los factores generadores de tan alta variabilidad. Si bien es importante el movimiento de propágulos desde poblaciones

silvestres (Parra *et al.*, 2010, 2012), también lo es la existencia de redes de intercambio de propágulos entre familias de un mismo pueblo o entre pueblos (Parra *et al.*, 2012). En efecto, la difusión de un recurso es un reflejo del interés y su éxito entre los pobladores de una comunidad (Aguilar-Stöen *et al.*, 2009) y es una característica de los sistemas agrícolas tradicionales que puede tener repercusiones en la conservación *in situ* de este cultivo y de la diversidad de sus variantes (Dennis *et al.*, 2007; Thomas y Van Damme, 2010) y que convierte a la huerta en un escenario clave para la red local de mantenimiento de agrobiodiversidad (Miller *et al.*, 2006).

Por otro lado, la generación de variabilidad es consecuencia de la selección diferencial asociada al manejo (Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006); la diversidad de criterios para la selección artificial (Casas y Parra, 2007), como lo documentado aquí sobre las preferencias de los pobladores, es la base de este tipo de sistemas tradicionales de gran diversidad morfológica. En este caso la selección a favor de caracteres de mejor calidad de fruto como principalmente sabor, tamaño y color de pulpa, combinado con selección hacia menor espinosidad en fruto, grosor de cáscara y cantidad de semillas (Parra *et al.*, 2012) ha tenido como consecuencia la existencia de 15 variedades de pitaya y estaría más condicionado a los gustos o necesidades personales para el autoconsumo. En este sentido, Pickersgill (2007) menciona que es la agudeza perceptiva de los campesinos la que permite distinguir la amplia variabilidad dentro de un cultivo y por lo tanto seleccionar sobre ésta, y es lo que Boster (1985) denomina selección por percepción de las diferencias a este tipo de procesos, haciendo referencia a las diferencias en las características morfológicas de las variantes tradicionales, en el cual la variabilidad es producto de los esfuerzos de los campesinos por distinguir y mantener diversidad

Patrones de variabilidad y diferenciación fenotípica.

A nivel interespecífico se esperaba que los niveles de variabilidad morfológica de *S. pruinosus* fueran más altos con respecto a otras cactáceas columnares, y que la diferenciación fenotípica fuera más marcada entre poblaciones bajo diferentes tipos de manejo por ser la especie bajo mayor intensidad de manejo en la región del Valle. Los análisis univariados y multivariados de variación morfológica (Parra *et al.*, 2012) mostraron que efectivamente hay divergencias significativas como consecuencia del manejo humano. Pero los índices de diversidad morfológica y de diferenciación fenotípica que se calcularon sugieren que el manejo por sí sólo no explica los patrones encontrados. La diversidad morfológica total encontrada para *S. pruinosus* (DM= 0.600) fue muy alta pero menor a la de *Myrtillocactus schenkii* (Blancas *et al.*, 2009), especie bajo menor intensidad de manejo. Y la diferenciación fenotípica entre poblaciones fue de las más bajas tanto entre poblaciones silvestres y silvícolas (PD= 0.070) como entre silvestres y cultivadas (PD= 0.277) con respecto a lo descrito para las otras especies (Parra *et al.*, 2012).

Los resultados mencionados deben discutirse como producto combinado del manejo humano y la historia natural de la especie en cuestión. La reproducción sexual en *S. pruinosus* al menos en el Valle de Tehuacán es muy rara debido a los altos requerimientos de humedad que presentan sus semillas y plántulas para germinar y establecerse, respectivamente (Guillén *et al.*, 2011), por lo que su aporte a la variabilidad genética depende de eventos episódicos de elevada precipitación (Parra *et al.*, 2010). El manejo de propágulos vegetativos no es suficiente para alcanzar el nivel de variabilidad registrado en *M. schenkii* (Blancas *et al.*, 2009), especie con

reproducción sexual mucho más frecuente así como reproducción clonal. Por otro lado, las diferenciaciones fenotípicas tan bajas reflejan el doble rol del manejo el cual mediante la selección artificial genera diferencias en las frecuencias de los fenotipos entre poblaciones, pero a la vez implica manejo del flujo génico por movimiento deliberado de propágulos entre poblaciones, lo cual tiende a diluir las divergencias creadas inicialmente.

El manejo *in situ* de *S. pruinosus* y los sistemas agroforestales.

El manejo de *S. pruinosus* en los sistemas agroforestales es similar a lo documentado previamente para *S. stellatus*, *Polaskia chichiipe*, *P. chende*, *Myrtillocactus schenkii*, *M. geometrizzans*, *Lemaireocereus hollianus*, *Lophocereus marginatus* y *Escontria chiotilla* en el Valle de Tehuacán. Estas especies generalmente son dejadas en pie al desmontar bosque, además de ser propagados *in situ* y protegidos (Casas *et al.*, 1997; Arellano y Casas, 2003; Carmona y Casas, 2005; Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006; Blancas *et al.*, 2009, 2010). En general en esta región estas prácticas son ampliamente difundidas como documenta Blancas *et al.* (2010) para casi 300 especies de plantas.

Sin embargo, la combinación de estas prácticas con el cultivo en sistemas agroforestales es más significativo para *S. pruinosus* y es equivalente únicamente al de *S. stellatus*, lo que presenta un manejo similar en la Mixteca y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, donde los pobladores suelen sembrar ramas de las huertas en bordes de milpa (Casas *et al.*, 1997), en áreas que corresponden a sistemas agroforestales donde sí crece naturalmente *S. stellatus*. En el caso de *S. pruinosus* es particularmente importante debido a que se introduce en ambientes silvestres donde no crece originalmente, por lo que el cultivo

contribuye a incrementar aun más la diversidad genética de estas poblaciones, y explicaría los patrones de diferenciación genética y morfológica así como de flujo génico que documentaron Parra *et al.* (2010), lo cual tiene repercusiones en el proceso de domesticación de esta especie. En el caso de *S. pruinosus* las poblaciones manejadas poseen una alta variabilidad genética (Parra *et al.*, 2010), superior a la encontrada en poblaciones silvestres ($H_E= 0.743$ y $H_E= 0.720$ respectivamente), por lo que constituyen importantes reservorios de diversidad morfológica que estarían incluso conservando variedades raras con mayor frecuencia que en las huertas, según lo documentado por Parra *et al.* (2012).

La alta diversidad genética encontrada en los sistemas agroforestales es de hecho una característica de los sistemas tradicionales del Valle de Tehuacán que incluyen una gran diversidad de cactáceas columnares (Casas *et al.*, 1997; Arellano y Casas, 2003; Carmona y Casas, 2005; Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006; Blancas *et al.*, 2009, 2010). En promedio estos sistemas conservan un 94% de la diversidad genética encontrada en condiciones silvestres (Moreno-Calles *et al.*, 2010) tanto en chichiperas y jiotillales como en garambullales (véanse tipos de vegetación descritos por Valiente-Banuet *et al.*, 2000, 2009, y Blancas *et al.*, 2009).

La introducción de especies pertenecientes a otros tipos de vegetación, que también se ha identificado para el resto de los neotrópicos (Alcorn, 1990), es característico de pueblos de Mesoamérica, pero principalmente en bosques tropicales húmedos. Se han documentado casos de sistemas de bosque manejado dominado por especies introducidas como el *pet-kot* o bosques artificiales mayas (Gómez-Pompa, 1987; Gómez-Pompa *et al.*, 1987, Ford y Nigh, 2009), donde la diversidad atípica de especies de importancia para

las comunidades mayas sería resultado de la introducción de material vegetal. Asimismo, es posible encontrar otros ejemplos en los que se realiza la introducción de especies nativas útiles de otras zonas ecológicas y árboles raros locales, como en el *telom* huasteco (Alcorn, 1983, 1990), manejo por lacandones (Nigh and Nations, 1983) y totonacos en acahuals mayormente (Del Ángel-Peréz y Mendoza, 2004), así como en otros grupos indígenas (Lucero y Ávila, 1974; Martín, 1993; Cabrera *et al.*, 2001; Vázquez-Dávila, 2001; De Ita 1993, 1994). Por lo tanto, el enriquecimiento de poblaciones silvícolas de *S. pruinosus* asociadas a sistemas agroforestales es uno de los pocos casos documentados en zonas áridas de México.

Reservorios de diversidad genética de *S. pruinosus* en México: primeras aproximaciones para identificar el origen de su domesticación.

El estudio de la distribución de la variabilidad genética de *S. pruinosus* en México reveló la importancia de los altos requerimientos de humedad de esta especie para germinar (Guillén *et al.*, 2011) y que éstos podrían estar determinando que los más altos niveles de diversidad genética se restrinjan a zonas de alta disponibilidad de humedad, como es el Istmo de Tehuantepec. En esta zona la diversidad genética más alta es de $H_E= 0.843$ en la población TEHNT y sugiere que el reclutamiento y establecimiento de plántulas es muy exitoso. De esta magnitud son los valores de diversidad encontrados en la región, donde incluso en la muestra de poblaciones bajo manejo, la diversidad va de $H_E= 0.813$ en CSJGR a $H_E=0.778$, reflejando que la reducción de la diversidad no es drástica, y mostrando valores muy superiores a los registrados en los cultivos de Tehuacán que en CI registró $H_E= 0.653$ y en CIII $H_E= 0.524$, y donde la población silvestre SI posee una $H_E= 0.678$. En el caso de Tehuacán, en general la disponibilidad de humedad

es el factor determinante para la germinación de cactáceas (Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; Rojas-Aréchiga *et al.*, 2001) y debido a que la precipitación suele ser escasa e impredecible (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991), el establecimiento de plantas perennes suele ser episódica. En el Valle de Tehuacán el establecimiento de poblaciones silvestres de *S. pruinosus* está limitado a suelos aluviales y, como describieron Parra *et al.*, (2010), la presencia de genotipos producto de propagación clonal es significativa tanto para estas poblaciones como para las cultivadas, y la reproducción sexual sería sólo episódica.

Esto indicaría que la variabilidad genética en las poblaciones del Istmo de Tehuantepec tanto en condiciones silvestres como manejadas resulta principalmente del aporte de la reproducción sexual que continuamente genera nuevas combinaciones de alelos. La propagación por ramas es una práctica poco frecuente, siendo más común el tolerar el establecimiento espontáneo de plántulas producto de semillas o introducir plántulas provenientes de poblaciones silvestres aledañas a los pueblos. Sin embargo, no es resultado de prácticas frecuentes de selección y enriquecimiento de los acervos genéticos en huertas mediante la introducción de propágulos de múltiples orígenes como se ha documentado en el Valle de Tehuacán (Parra *et al.*, 2010, 2012). De acuerdo con observaciones personales realizadas en el Istmo de Tehuantepec, la presencia de *S. pruinosus* en huertas de pueblos de esta región es muy baja, y la intensidad de manejo y la diversidad de prácticas tradicionales asociadas al uso de *S. pruinosus* en esta región son mucho menor a la documentada en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

En el caso de las poblaciones silvestres del Valle de Tehuacán, el que la diversidad genética sea inferior a lo registrado en el Istmo de

Tehuantepec podría deberse a un efecto de cuello de botella ocurrido en el Holoceno medio, período en el que las condiciones de aridez fueron más extremas incluso que en la actualidad (Buckler *et al.*, 1998) y en el que debido a los requerimiento de humedad las poblaciones de *S. pruinosus* se habrían restringido a suelos estrictamente de origen aluvial y hábitats relativamente más húmedos, los cuales son relativamente escasos en la región.

Aunado a este posible escenario histórico, existe actualmente un factor determinante de una menor diversidad genética en las poblaciones del Valle de Tehuacán, la propagación clonal. Si bien la propagación clonal puede multiplicar un genotipo que frecuentemente es heterocigo por tratarse de una especie perenne leñosa (Hamrick y Godt, 1996; Petit y Hampe, 2006), este tipo de reproducción suele generar homogenización genética en una población (Silvertown, 2008). En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se registraron altos niveles de clonalidad tanto en condiciones silvestres como bajo cultivo. Sin embargo, la reducción de la diversidad genética bajo manejo no sólo no es drástica sin que en algunos casos incluso se incrementa (Parra *et al.*, 2008, 2010) por el flujo génico vía movimiento de propágulos vegetativos previamente seleccionados (Parra *et al.*, 2010, 2012). Por lo tanto, en este caso la conservación y generación de variabilidad en poblaciones cultivadas y manejadas *in situ* sería principalmente producto de prácticas humanas de selección artificial más que por un efecto de la reproducción sexual espontánea.

Este estudio también ha detectado que las poblaciones del Valle de Tehuacán están diferenciándose de las del Istmo de Tehuantepec, a pesar de que forman parte de una misma especie y que sus poblaciones son afines genéticamente. Esta diferenciación parece ser también producto de condiciones de humedad contrastantes entre ambas

regiones, así como de las condiciones particulares que caracterizan al Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Por ejemplo, su aridez como efecto de la sombra orográfica de la Sierra Madre Oriental combinada con la de la Sierra Madre Occidental, sus particularidades climáticas (estabilidad térmica, predecibilidad de clima) y el mosaico geológico y variedad de tipos de suelos (García, 1981; Valiente 1991, Dávila *et al.*, 2002) por lo cual se puede observar en esta región una diversidad biológica autóctona. En efecto, esta región es importante porque estos procesos han resultado en una alta tasa de endemismos, de 13.9% del total de plantas (Dávila *et al.*, 2002). Las cactáceas son uno de los grupos con mayor número de especies endémicas en la región (28 especies), siendo el género *Mamillaria* el más importante (11 especies) y con caso excepcionales en cuanto a cactáceas columnares ya que existen tres géneros que son endémicos del Valle, *Escontria*, *Polaskia* y *Mitrocereus* (Dávila *et al.*, 2002). Por lo tanto, la diferenciación de las poblaciones de *S. pruinosus* del Valle de Tehuacán de las del Istmo de Tehuantepec puede ser resultado de procesos incipientes de especiación. Sin embargo, es necesario realizar estudios filogenéticos que permitan detectar diferencias concretas entre estas poblaciones para poder afirmarlo.

Finalmente, como parte de los resultados se encontró que aparentemente las poblaciones estudiadas en el presente trabajo pertenecen a por lo menos dos especies. Inicialmente tomamos todas las poblaciones como una sola especie según la base de datos de la REMIB-CONABIO. Sin embargo los marcadores moleculares detectaron diferencias significativas entre la distribución de las poblaciones del Centro-Occidente, La Huasteca en el Norte y Chiapas en el Sur. Esto pone en evidencia que existen problemas en la determinación taxonómica de la especie, que de

hecho pertenece a un complejo de cuatro especies denominado el complejo Griseus, según Gibson (1991) cuyas similitudes morfológicas puede generar confusiones. Por lo tanto surge la necesidad de establecer criterios taxonómicos más consistentes para diferenciar *S. pruinosus* y principalmente evitar la confusión con *S. griseus*, especie que se extendería hacia el norte pero cuyas características morfológicas en México no coinciden con las descritas por Bravo-Hollis (1978), las cuales corresponderían a la descripción de *S. griseus* en la región de origen propuesta que es Venezuela y las Antillas. Asimismo sería importante realizar un análisis filogenético para corroborar si efectivamente las poblaciones en su distribución norte corresponden a otra especie, más un estudio filogeográfico para corroborar cual es el sitio de origen real de *S. griseus* y como se difundió en México.

Procesos vigentes de evolución bajo domesticación: el caso de *Stenocereus pruinosus*, conclusiones y perspectivas.

La región Centro-Occidente de México posee una gran diversidad biológica y cultural, y es donde confluyen los principales y más antiguos escenarios de historia natural y de cultura de uso de *S. pruinosus*. En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán esta especie es una de las cactáceas columnares bajo mayor intensidad de manejo existiendo procesos activos y continuos de uso, aprovechamiento y selección artificial dentro de un contexto tradicional, los que están detonando procesos de domesticación de esta especie. Estos mecanismos están generando diversidad y divergencias genéticas y morfológicas entre poblaciones silvestres y manejadas de esta especie, principalmente por el continuo recambio e introducción de germoplasma nuevo a las huertas desde poblaciones silvestres, silvícolas, otros

pueblos o regiones, pero donde las diferencias continuamente se contrarrestan por el flujo natural de genes así como el flujo de genes promovido por los humanos. De esta manera, el manejo tradicional a través de prácticas continuas de selección artificial, que actúan tanto en cultivos en huertas familiares como en sistemas de manejo *in situ*, está determinando procesos de domesticación aún incipientes debido a que no se interrumpen los procesos de selección natural. *S. pruinosus* es capaz de sobrevivir y reproducirse sin depender completamente de la intervención humana. Pero el incremento de tamaño y mejora de calidad del fruto bajo cultivo en huertas y solares demuestra que la domesticación de esta especie está ocurriendo.

En el Valle de Tehuacán el manejo es más activo que en la región del Istmo de Tehuantepec y no obstante las limitaciones regionales para la reproducción sexual, sus poblaciones mantienen altos niveles de diversidad genética, así como de diversidad morfológica que sería resultado de los diferentes mecanismos y criterios de selección aplicados por los pobladores locales durante el manejo de esta especie. Debido a esto y la larga historia de uso de esta y otras especies documentado por evidencias arqueobotánicas, se propone que esta región pudo ser un área donde se originó la domesticación *S. pruinosus*. En contraparte, el Istmo de Tehuantepec sería un reservorio importante de diversidad genética en poblaciones silvestres de *S. pruinosus* donde la reproducción sexual contribuiría con la mayor parte debido a las óptimas condiciones de humedad de la región, pero lo cual no sería evidencia contundente para definirla *per se* como un centro de origen de domesticación de esta especie, debido a que su manejo en la región no es tan importante como el documentado en el Valle. Sin embargo, hace falta más evidencia etnobotánica, arqueológica y filogenética para apoyar ambas conclusiones.

Un aspecto interesante que se desprende de este estudio es que las poblaciones de *S. pruinosus* del Valle de Tehuacán-Cuicatlán están divergiendo genéticamente de las de Valles Centrales e Istmo de Tehuantepec, probablemente por un efecto de las diferencias en cuanto a la disponibilidad de agua, lo que a su vez podrían aportar indicios de un proceso de diversificación de *S. pruinosus* hacia el Valle, que en efecto es una zona de particularidades tanto biológicas como ambientales donde es posible documentar diversos casos de este tipo de eventos evolutivos actuando en otros recursos locales.

Finalmente, este estudio sugiere que la distribución de las poblaciones de la Huasteca podrían incluir material de *Stenocereus griseus*, especie que es muy difícil de diferenciar taxonómicamente de *S. pruinosus*. Sin embargo, para confirmarlo se requiere mayor trabajo de muestreo tanto en toda su distribución, así como análisis filogeográficos para determinar su origen y cómo se distribuye la variación genética, morfométrica y morfológica en el territorio mexicano. De tratarse efectivamente de *S. griseus*, este sería potencialmente otro sistema interesante para el estudio de procesos de manejo y domesticación de plantas perennes longevas.

El presente trabajo busca de esta manera contribuir a contestar preguntas acerca de cuáles son las consecuencias de la domesticación y dónde se originaron dichos procesos para un recurso específico, las cuales son cruciales para el entendimiento y la reconstrucción de la historia de los orígenes de la agricultura. Aún son pocas las investigaciones en este sentido, por lo que orientar esfuerzos en el estudio de estos procesos en el mayor número de recursos genéticos posible contribuiría a identificar patrones de manejo y uso de recursos vegetales que nos ayuden a complementar la información obtenida mediante estudios arqueológicos acerca de la domesticación.

En este sentido la filogeografía es un enfoque relativamente nuevo, sobre todo en el caso del estudio de plantas domesticadas y sus parientes silvestres en América, que ha comenzado a hacer contribuciones refinadas sobre las áreas de origen y las rutas de difusión de haplotipos característicos de organismos domesticados (Olsen y Schaal, 1999; Miller y Schaal, 2005; Chacón *et al.*, 2007; Arias *et al.*, 2010; Petersen *et al.*, 2011; Aguirre-Duguá *et al.*, 2012; Serrano-Serrano *et al.*, 2012) y esta última área de investigación permitirá en el futuro cercano documentar suficientes estudios de caso como para establecer patrones históricos en diversos contextos geográficos y culturales.

Pero además de una reconstrucción histórica, este tipo de estudios también contribuiría con la recuperación de gran diversidad de conocimientos, prácticas y tecnologías tradicionales utilizadas en el manejo de muchas de estas especies y que pueden ser de gran importancia para el diseño de estrategias y programas de conservación de recursos genéticos. Incluir la cultura de uso y manejo tradicional de recursos vegetales en propuestas de manejo y conservación tanto para *S. pruinosus* como para otras especies de importancia económica y cultural del Valle de Tehuacán y otras regiones del país, es necesario para conservar los agroecosistemas tradicionales y la agrobiodiversidad que éstos poseen.

Sin embargo, para conseguir una eficiente aplicación de dichas propuestas es crucial fomentar políticas públicas que permitan la continuidad del acceso libre y racional de los grupos culturales indígenas a los recursos genéticos utilizados históricamente por ellos, así como la libre aplicación de prácticas y tecnologías tradicionales en el uso y manejo de sus recursos, como es el caso de promover la libre disponibilidad de germoplasma o semillas así como el fomentar el movimiento espacial de este material. El libre flujo

de semillas y propágulos vegetativos mediado por los principales actores que son los campesinos tradicionales, es una efectiva práctica tanto para conservar como para generar diversidad en agroecosistemas tradicionales. Además, es un elemento esencial en el fortalecimiento de la seguridad y soberanía alimentaria de los pueblos tradicionales que hacen uso de estas semillas y propágulos vegetativos tanto a escala local como regional.

REFERENCIAS

- Aguilar-Stoen, M., S. Moe y S. Camargo-Ricalde. 2009. Home Gardens Sustain Crop Diversity and Improve Farm Resilience in Candelaria Loxicha, Oaxaca, Mexico. *Human Ecology* (2009) 37:55–77.
- Aguirre-Duguá, X., L.E. Eguiarte, A. González-Rodríguez y A. Casas. 2012. Round and large: morphological and genetic consequences of artificial selection on the gourd tree *Crescentia cujete* by the Maya of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Annals of Botany* 109(7): 1297-1306.
- Alcorn, J.B. 1983. El te‘lom huasteco: presente, pasado y futuro de un sistema de silvicultura indígena. *Biótica* 8: 315-331.
- Alcorn, J.B. 1990. Indigenous agroforestry strategies meeting farmers’ needs. En: Anderson, A (Ed.). *Alternatives to deforestation. Steps toward sustainable use of the Amazon Rain Forest*. Columbia University. Pp 141- 151.
- 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.
- Aradhya , M. K., G. S. Dengl , B. H. Prins , J. M. Boursiquot , M. A. Walker , C. P. Meredith , y C. J. Simon . 2003. Genetic structure and differentiation in cultivated grape, *Vitis vinifera* L. *Genetical Research* 81: 179 – 192.
- Arias, D., J.M. Peñaloza-Ramírez, O. Dorado, P. Cuevas-Reyez, E. Leyva, A.L Albarrán-Lara y G. Rangel-Altamirano. 2010. Phylogeographic patterns and possible incipient domestication of *Jacaratia mexicana* A. DC. (Caricaceae) in Mexico. *Genetic Resources and crop evolution* 57(8): 1227-1238.
- Blancas, J., A. Casas, R. Lira y J. Caballero. 2009. Traditional management and morphological

- patterns of *Myrtillocactus schenckii* in the de Tehuacán Valley, Central México. *Economic Botany* 63: 375–387.
- Blancas, J., A. Casas, S. Rangel-Landa, A. Moreno-Calles, I. Torres, E. Pérez-Negrón, L. Solís, A. Delgado-Lemus, F. Parra, Y. Arellanes, J. Caballero, L. Cortés y R. Lira. 2010. Plant Management in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany* 64 (4):287-302.
- Boster, J.S. 1985. Selection for perceptual distinctiveness: evidence from Aguaruna cultivars of *Manihot esculenta*. *Economic Botany* 39: 310–325.
- Buckler, E., D. Pearsall y Holtsford. 1998. Climate, Plant Ecology, and Central Mexican Archaic Subsistence. *Current Anthropology* 39(1): 152-164.
- Bravo-Hollis, E. 1978. *Las Cactáceas de México*. Volumen I. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Cabrera, A., C. Incháustegui, A. García y V.M. Toledo. 2001. Etnoecología Mazateca: una aproximación al complejo kosmos–corpus–praxis. *Etnoecológica* 8:61–83.
- Carmona, A. y Casas A. 2005. Management, domestication and phenotypic patterns of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 60: 115-132.
- Casas, A, B. Pickersgill, J. Caballero y A. Valiente-Banueta. 1997. Ethnobotany and domestication in xoconochtlí, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and la Mixteca Baja, México. *Economic Botany* 51: 279-292.
- Casas, A., J. Caballero, A. Valiente-Banueta, J.A. Soriano y P. Dávila. 1999. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 522-533.
- Casas, A., J. Cruse, E. Morales, A. Otero-Arnaiz y A. Valiente-Banueta. 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. y F. Parra. 2007. Agrobiodiversidad, parientes silvestres y cultura. *LEISA Revista de Agroecología* 23(2): 5-8.
- Chacón, M.I., B. Pickersgill, D.G. Debouck y J. Salvador Arias. 2007. Phylogeographic analysis of chloroplast DNA variation in wild common Bean (*Phaseolus vulgaris*) in the Americas. *Plant systematics and Evolution* 266: 175-195.
- Coart, E., S. Van Glabeke, M. De Loose, A. S. Larsen y I. Roldán- Ruiz. 2006. Chloroplast diversity in the genus *Malus*: New insights into the relationship between the European wild apple (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) and the domesticated apple (*Malus domestica* Borkh.). *Molecular Ecology* 15: 2171 – 2182.
- Dávila, P., M. C. Arizmendi, A. Valiente-Banueta, J. L. Villaseñor, A. Casas y R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11: 421–442.
- De Ita, C. 1994. Playa del Tigre: estrategia nutricional en una comunidad zoque de la selva tabasqueña. *América Indígena* 54: 299–340.
- Del Angel-Pérez, y M.A. Mendoza. 2004. Totonac homegardens and natural resources in Veracruz, Mexico. *Agriculture and Human Values* 21: 329–346.
- Dennis, E, J. Ilyasov, E. Dusen, S. Treshkin, M. Lee y P. Eyzaguirre. 2007. Local Institutions and Plant Genetic Conservation: Exchange of Plant Genetic Resources in Rural Uzbekistan and some Theoretical Implications World Development Vol. 35, No. 9, pp. 1564–1578, 2007.
- Doebly, J., Gaut, B., Smith B. 2006. The Molecular Genetics of Crop Domestication. *Cell*: 1309-1321.
- Ellstrand, N. C., H. C. Prentice y J. F. Hancock. 1999. Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30: 539 – 563
- Ford, A. y A. Nigh. 2009. Origins of the Maya Forest Garden: Maya Resource Management. *Journal of Ethnobiology* 29(2):213-236.
- García, E. 1981. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Gibson, A. 1991. The systematics and evolution of Subtribe Stenocereinae. *Cactus and Succulents Journal* 63: 92-98.
- Godínez-Álvarez, H., T. Valverde y P. Ortega-Baes. 2003. Demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69(2): 173-203.
- Gómez-Pompa, A. 1987. On Mayan silviculture. *Mexican studies/Estudios Mexicanos* 3:1-17.
- Gómez-Pompa, A., E. Flores y V. Sosa. 1987. The «pet-kot»: a man-made tropical forest of the Maya. *Interciencia* 12: 10-15.
- Guillen, S., T. Terrazas, E. De la Barrera y A. Casas. 2011. Germination differentiation patterns of wild and domesticated columnar cacti in a gradient of artificial selection intensity. *Genetic Resources and Crop Evolution* 58:409–423.

- Hamrick, J. L. y M. J. W. Godt. 1996. Effects of Life History Traits on Genetic Diversity in Plant Species. *Philosophical Transactions. Biological Sciences* 351: 1291-1298.
- Hawkes, J.G. 1983. *The diversity of crop plants*. Londres, Harvard University Press.
- Hollingsworth, P. M., I. K. Dawson, W. P. Goodall-Copestake, J. E. Richardson, J. C. Weber, C. Sotelo Montes, y R. T. Pennington. 2005. Do farmers reduce genetic diversity when they domesticate tropical trees? A case study from Amazonia. *Molecular Ecology* 14: 497–501.
- Lucero, S. y J. Ávila. 1974. Las relaciones ecológicas en el Norte de la Chinantla. *Cultura y Sociedad* 2:48–58.
- Martin, G. J. 1993. Ecological classification among the Chinantec and Mixe of Oaxaca, Mexico. *Etnoecológica* 2:17–31.
- McKey, D., M. Elias, B. Pujol y A. Duputié. 2010. The evolutionary ecology of clonally propagated domesticated plants. *New Phytologist* 186: 318–332
- Miller, R., J. Penn y J. Van Leeuwen. 2006. Amazonian homegardens: their ethnohistory and potential contribution to agroforestry development. B.M. Kumar and P.K.R. Nair, (Eds.). *Tropical Homegardens: A Time-Tested Example of Sustainable Agroforestry* pp. 43–60.
- Miller, A. y Gross B. 2011. From forest to field: perennial fruit crop domestication. *American Journal of Botany* 98(9): 1389–1414.
- Miller, A. y B. Schaal. 2005. Domestication of a Mesoamerican cultivated fruit tree, *Spondias purpurea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 102(36): 12801-12806.
- Moreno-Calles, A., A. Casas, E. García-Frapolli, y I. Torres. 2010. Traditional agroforestry systems in the arid Tehuacán Valley: their management and role in people's livelihoods. *Agricultural Systems* 80:315–331.
- Nigh, R. B. y J. Nations. 1983. *La agrosilvicultura tropical de los lacandones de Chiapas*. Configuraciones de la diversidad. CADAL y Centro de Estudios del Tercer Mundo, México, D. F., México.
- Olsen, K. y B. Schaal. 1999. Evidence on the origin of cassava: Phylogeography of *Manihot esculenta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 96: 5586- 5591.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, J.L. Hamrick y J. Cruse-Sanders. 2005a. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Molecular Ecology* 14: 1603–1611.
- Otero-Arnaiz, A, A. Casas y J.L.Hamrick. 2005b. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe* an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* 14: 4313-4322.
- Parra, F., N. Pérez-Nasser, R. Lira, D. Pérez-Salicrup y Casas A. 2008. Population genetics and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments* 72: 1997–2010.
- Parra, F., A. Casas, J.M. Peñaloza-Ramírez, A. Cortés- Palomec, V. Rocha-Ramírez, A. González-Rodríguez. 2010. Process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Annals of Botany* 106: 483-496.
- Parra, F., J.J. Blancas y A. Casas. 2012. Landscape management and domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley: Human guided selection and gene flow. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*. 8: 32.
- Petersen, J., I.M. Parker y D. Potter. 2011 Origins and close relatives of a semi-domesticated neotropical fruit tree: *Chrysophyllum cainito* (Sapotaceae). *American Journal of Botany* 99(3): 585-604.
- Petit, R. J. y A. Hampe. 2006. Some evolutionary consequences of being a tree. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 37: 187–214
- Pickersgill, B. 2007. Domestication of plants in the Americas: Insights from mendelian and molecular genetics. *Annals of Botany* 100: 925-940.
- Pujol, B., P. David y D. McKey. 2005. Microevolution in agricultural environments: how a traditional Amerindian farming practice favors heterozygosity in cassava (*Manihot esculenta* Crantz, Euphorbiaceae). *Ecology Letters* 8: 138–147.
- Rodríguez-Arévalo I., A. Casas, R. Lira y J. Campos. 2006. Uso, manejo y procesos de domesticación de *Pachycereus hollianus* (F.A.C. Weber) Buxb. (Cactaceae), en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Interciencia* 31(9): 677-685.
- Rojas-Aréchiga, M., A. Casas y C. Vázquez-Yañes. 2001. Seed germination on wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 49:279–287.
- Ruíz-Durán, M.E. 2007. Patrones de diversidad genética y proceso de domesticación de *Polaskia chende* (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán. Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.

- Scarcelli, N., S. Tostain, Y. Vigouroux, C. Agbangla, O. Dainou y J.L. Pham. 2006. Farmers' use of wild relative and sexual reproduction in a vegetatively propagated crop. The case of yam in Benin. *Molecular Ecology* 15: 2421–2431.
- Serrano-Serrano, M.L., J. Hernández-Torres, G. Castillo-Villamizar, D. G. Debouck y M.I. Chacón. 2012. Gene pools in wild Lima bean (*Phaseolus lunatus* L.) from the Americas: Evidences for an Andean origin and past migrations. *Molecular phylogenetics and evolution* 54(1): 76-87.
- Silvertown, J. 2008. The Evolutionary maintenance of sexual reproduction: evidence from the ecological distribution of asexual reproduction in clonal plants. *International Journal of Plant Science* 169 (1): 157-168.
- Tinoco, A., A. Casas, R. Luna y K. Oyama. 2005. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural managed populations in the Tehuacán Valley, Central México. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52: 525-538.
- Thomas, E. y P. Van Damme. 2010. Plant use and management in homegardens and swiddens: evidence from the Bolivian Amazon. *Agroforestry Systems* 80: 131–152.
- Valiente-Banuet, A. y E. Ezcurra, E. 1991. Shade as a Cause of the Association Between the Cactus *Neobuxbaumia Tetetzo* and the NursePlant *Mimosa Luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 9: 961-971.
- Valiente-Banuet, A., A. Casas, A. Alcántara, P. Dávila, N. Flores-Hernández, M. C. Arizmendi, J. L. Villaseñor, y J. Ortega. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67: 25-74.
- Valiente Banuet, A., L. Solís, P. Dávila, M.C. Arizmendi, C. Silva, J. Ortega-Ramírez, J. Treviño, S. Rangel-Landa y A. Casas. 2009. *Guía de la vegetación del Valle de Tehuacán – Cuicatlán*. México. UNAM, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad 2009. 206pp.
- Vásquez-Dávila, M. A. 2001. Etnoecología Chontal de Tabasco, México. *Etnoecológica* 8:42–60.
- Valiente, B.L. 1991. *Patrones de precipitación en el valle semiárido de Tehuacán, Puebla, México*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico
- Zárate, S., N. Pérez-Nasser, y A. Casas. 2005. Genetics of wild and managed populations of *Leucaena esculenta* subsp. *Esculenta* (Fabaceae; Mimosoideae) in La Montaña of Guerrero, Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52: 941 – 957.
- Zeder, M. A., E. Emshwiller, B. D. Smith, y D. G. Bradley. 2006. Documenting domestication: The intersection of genetics and archaeology. *Trends in Genetics* 22: 139 – 155.
- Zohary, D., y P. Spiegel-Roy. 1975. Beginnings of fruit growing in the old world. *Science* 187: 319 – 327.
- Zohary, D. y M. Hopf. 2000. *Domestication of plants in the Old World*. Oxford University Press. New York, New York, USA.