



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

**GERMINACIÓN DE SEMILLAS Y ESTABLECIMIENTO DE
PLÁNTULAS DE POBLACIONES SILVESTRES Y
DOMESTICADAS DE CACTÁCEAS COLUMNARES.**

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P R E S E N T A

M en C. SUSANA GUILLÉN RODRÍGUEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ

COMITÉ TUTORAL: DRA TERESA TERRAZAS SALGADO

DR. ERICK DE LA BARRERA MONTPELLIER

MORELIA, MICHOACÁN

JUNIO, 2012.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



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 13 de febrero del 2012, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna **GUILLÉN RODRÍGUEZ SUSANA** con número de cuenta **505016830**, con la tesis titulada: "**Germinación de semillas y establecimiento de plántulas de poblaciones silvestres y domesticadas de cactáceas columnares**", bajo la dirección del **Dr. Alejandro Casas Fernández**.

Presidente:	Dra. Beatriz Rendón Aguilar
Vocal:	Dr. José Alejandro Zavala Hurtado
Secretario:	Dr. Erick de la Barrera Montppellier
Suplente:	Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez
Suplente:	Dra. Teresa Terrazas Salgado

Sin otro particular, quedo de usted.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 25 de abril 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), al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), a la Dirección General de Estudios de Posgrado (DGEP) y a la Coordinación General de Estudios de Posgrado (CEP) por el apoyo económico otorgado a través de las becas para la realización de mis estudios de posgrado.

A las siguientes instituciones y programas por el financiamiento otorgado para la realización de este Proyecto: Programa de Apoyo a proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), por medio de los proyectos “Bases Ecológicas para el Aprovechamiento y Conservación de Recursos Vegetales en las Zonas Áridas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán” (IN205111-3) y “Manejo y conservación *in situ* de los recursos vegetales de las zonas áridas de México: un enfoque ecológico y etnobotánico” (IN219608). Fondos sectoriales SEMARNAT-CONACyT por apoyar el proyecto “Recursos Genéticos de México: manejo *in situ* y Bioseguridad” (2002-C1-0544) 2010-2013, así como al proyecto CONACYT, Ciencia Básica “Manejo y conservación *in situ* de recursos genéticos de zonas áridas de México: un enfoque etnobotánico, ecológico y evolutivo (Proyecto CB-2008-01-103551)”. El Royal Botanic Gardens Kew, que apoyo el proyecto “Integral Study of the columnar cacti of the Tehuacan-Cuicatlán Biospher Reserve”.

Agradezco a mi tutor el Dr. Alejandro Casas Fernández por su asesoría, sabiduría, enseñanzas, apoyo, paciencia, confianza, etc. A la Dra. Teresa Terrazas Salgado y al Dr. Erick De La Barrera, miembros de mi Comité Tutoral por sus comentarios y observaciones que enriquecieron éste trabajo durante el desarrollo de ésta investigación. A los miembros del Jurado que revisó la presente tesis, Dra. Beatriz Rendón Aguilar, Dr. José Alejandro Zavala Hurtado y a la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez, muchas gracias por sus

comentarios y sugerencias. Al Dr. Ernesto Vega y al Dr. Alejandro Martínez Palacios, por su ayuda técnica y estadística durante la investigación del tercer capítulo de ésta tesis.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A la Universidad Nacional Autónoma de México, me siento muy orgullosa por haber tenido la oportunidad de aprender entre sus aulas, estoy comprometida con mi país.

Al Dr. Alejandro Casas Fernández, gracias por aceptarme en tu laboratorio y ser parte de tu equipo de trabajo. Gracias por levantarme muchas veces, cuando sentía que ya no podía más y por sembrar en mí el espíritu de la perseverancia. Te admiro mucho Casas, por la entrega total a tu trabajo y por muchas otras cosas más, eres un gran ser humano.

Al Dr. Alejandro Martínez Palacios del IIAF-UMSNH, gracias por todas las facilidades para poder culminar esta etapa. Al volver a mi *Alma máter* sentí como si nunca me hubiese ido. Espero algún día poder volver a las aulas que me formaron para dar algo de lo mucho que recibí.

Al técnico académico Edgar Pérez Negrón por su apoyo en laboratorio y campo. Con tu ayuda pude alcanzar muchos de mis objetivos, más allá de la amistad que tenemos, conmigo siempre fuiste muy profesional y la experiencia que tienes en campo es envidiable. Gracias por decirme en el momento más oscuro de mi paso por el CIEco que el Sol brillaría, tenías razón mi Chalino.

A Heberto Ferreira Medina y 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 María Dolores Lugo Aquino "Doña Lolita", Juan Martínez Cruz y al Dr. Santiago Arizaga, por su disposición en las cámaras de germinación y el jardín botánico. A Dolores Rodríguez Guzmán, Lilia Espinoza, Dr. Ernesto Armando Rodríguez Reyes por su apoyo y facilitación administrativa.

A mis compañeros y amigos del laboratorio de Ecología y Evolución de los Recursos Vegetales, he aprendido mucho de todos ustedes, los admiro por su entrega y

perseverancia (en orden alfabético): Abejandro, Agavejandro, Ana “la rana”, Ana Isabel, América, Carmen, Carmen Julia, Caro, Danaé, Fabiola, José, Juanita, Mariana, Nacho, Raúl, Sele, Xitlali y Yayeé. Gracias por escuchar mis proyectos y Susano-aventuras fantásticas, los estimo.

A las comunidades de los diferentes municipios de la Reserva de Biosfera Tehuacán-Cuicatlán por las que pasamos pidiendo frutos de sus árboles, gracias por abrirnos las puertas de sus hogares y compartirnos su conocimiento, este trabajo es para ustedes y sus conocimientos que tiene un valor inconmensurable.

A mis grandes amigos que en cada una de las etapas de mi formación han estado ahí, los quiero y aquí estoy incondicionalmente para lo se requiera, gracias por compartir tanta locura, cada quien hemos hecho lo que más nos gusta: Joseph Sánchez, Carlos Perea, Pablito y Nachito.

Y a los nuevos amigos y a los no tan nuevos, muchas gracias.

Y finalmente a toda la comunidad del CIEco, todos sabemos que tenemos un papel fundamental en esta comunidad científica y en el ecosistema.

DEDICATORIA

En memoria de mi amado padre

Julio Guillén

Gracias por todas las lecciones, nuestro sueño se cumplió!

A mi madre Merceditas, muchas gracias por tanto cariño y confianza, eres la mejor en todos los aspectos, te amo con todas mis fuerza!

Con mucho cariño a la familia Guillén, mi familia. Con ustedes todo, sin ustedes nada. Gracias por todo su apoyo, los amo a todos!

Por todo lo que se fué y lo que vendrá.

Me quedo con todas las enseñanzas pasadas que definen lo que ahora soy, y por supuesto, espero todo lo que vendrá con alegría. La vida es maravillosa y jamás quiero dejar de aprender.

ÍNDICE

RESUMEN	2
ABSTRACT	4
INTRODUCCIÓN GENERAL	6
CAPÍTULO 1. Seed germination of wild, <i>in situ</i> -managed, and cultivated populations of columnar cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México.	22
Capítulo 2. Germination differentiation patterns of wild and domesticated columnar cacti in a gradient of artificial selection intensity.	30
CAPÍTULO 3. Differential survival and growth of wild and cultivated seedlings of columnar cacti: ecophysiological consequences of domestication.	46
Capítulo 4. Conductividad del xilema y vulnerabilidad de plántulas de cactáceas columnares silvestres y cultivadas en ambientes xéricos y mésicos.	91
DISCUSIÓN GENERAL	109

RESUMEN

Se estudiaron las consecuencias de la selección artificial en la germinación y el establecimiento de poblaciones silvestres y manejadas (manejadas *in situ* o silvícolas y cultivadas) de las cactáceas columnares *Stenocereus pruinosus*, *S. stellatus*, *Polaskia chichipe*, *Myrtillocactus schenckii*, *Escontria chiotilla* y *P. chende*, las cuales se encuentran en un gradiente de mayor a menor intensidad de manejo, respectivamente. Tres tipos de manejo han sido identificados para las especies: 1) Se colectan los recursos de poblaciones silvestres (S); 2) manejo *in situ* o silvícola (M), durante el aclareo de áreas silvestres para abrir campos de cultivo se toleran selectivamente los individuos con las mejores características en sus frutos (tamaño, sabor, color, cantidad de espinas, etc.), y 3) Cultivo (C) en huertos y/o solares (a excepción de *P. chende* y *E. chiotilla* que no se reproducen vegetativamente). Entre las diferentes poblaciones de cada especie se distingue un gradiente de intensidad de manejo y también entre las diferentes especies siendo *S. pruinosus* y *P. chende* las especies más y menos intensamente manejadas, respectivamente. Estudios previos con las especies analizadas han identificado divergencias morfológicas, fisiológicas y genéticas significativas entre poblaciones silvestres y manejadas, tales divergencias se encuentran asociadas a la selección artificial. También se ha encontrado que las diferencias entre las poblaciones silvestres y manejadas dentro de cada especie dependen de la intensidad de manejo y selección. Se ha propuesto que las divergencias encontradas podrían deberse al éxito diferencial en la germinación y supervivencia de las plántulas en los ambientes silvestres (xéricos) y cultivados (mésicos). En este trabajo se buscó probar la hipótesis de que semillas y plántulas derivadas de poblaciones manejadas tienen mayores requerimientos de humedad y sombra para germinar y establecerse con respecto a las derivadas de poblaciones silvestres, pero que también son más susceptibles en ambientes xéricos. Al comparar los patrones de germinación y establecimiento entre especies esperamos que las diferencias intraespecíficas fueran más evidentes en las especies más intensamente manejadas. En el Capítulo 1 se evaluó la tasa de germinación de poblaciones silvestres, silvícolas y cultivadas *S. pruinosus*, *P. chichipe*, *M. schenckii* y *P. chende* en un gradiente de disponibilidad de humedad para las semillas, que se generó por medio de soluciones de diferentes concentraciones de polietilenglicol (PEG), probando las concentraciones a 0.0, -0.2 y -0.4 Megapascuales (MPa). En todas las especies un análisis de devianza mostró diferencias significativas a lo largo del gradiente de humedad (*S. pruinosus* $X^2= 45.7$, $gl=2$; *P. chichipe* $X^2= 20.19$, $gl=1$; *M. schenckii* $X^2= 47.9$, $gl=2$ y *P. chende* $X^2= 14.01$, $gl=2$; $P \leq 0.001$ en todos los casos). En cuanto al manejo, sólo se encontraron diferencias significativas en *S. pruinosus* y *P. chichipe* ($X^2= 10.6$, $gl=2$ $P=0.001$; $X^2= 12.49$, $gl=2$, $P=0.005$). En el Capítulo 2 se estudiaron las mismas especies, agregando *E. chiotilla*, se amplió el gradiente de humedad hasta -1.0 MPa, se cambió la estrategia de muestreo y se pesaron frutos y semillas. Excepto en *P. chende*, en todas las especies se encontraron diferencias significativas entre el peso de frutos silvestres y manejados (*S. pruinosus* S= 61.30 \pm 11.9 C= 135.36 \pm 13.30, *P. chichipe* S= 4.83 \pm 0.97 C= 7.80 \pm 0.81, *M. schenckii* S= 1.00 \pm 0.015 C= 1.14 \pm 0.212, *E. chiotilla* S= 7.14 \pm 1.35 M= 14.34 \pm 2.72 y *P. chende* S= 16.07 \pm 3.48 M= 19.19 \pm 3.34) y de las semillas (*S. pruinosus* S= 0.1906 \pm 0.0043 C= 0.2410 \pm 0.0263, *P. chichipe* S= 0.0663 \pm 0.0053 C=0.0760 \pm 0.0017, *M. schenckii* S= 0.0408 \pm 0.0034 C= 0.0541 \pm 0.0036, *E. chiotilla* S= 0.1490 \pm 0.018 M= 0.1971 \pm 0.0103, n=100). A lo largo del gradiente de humedad hubo diferencias significativas en la tasa de germinación (*S. pruinosus* $X^2= 69.69$, $gl=4$; *P. chichipe* $X^2=$

50.80, $gl=4$; *M. schenckii* $X^2= 21.64$, $gl=4$; *E. chiotilla* $X^2= 13.90$, $gl=4$ y *P. chende* $X^2= 260.70$, $gl=5$, $P\leq 0.001$ en todos los casos), la especie más susceptible a la humedad fue *S. pruinosus* y la menos *P. chende*. El análisis también mostró diferencias significativas en cuanto al manejo en todas las especies a excepción de *P. chende* (*S. pruinosus*, $X^2= 15.40$, $gl=1$; *P. chichipe* $X^2= 162.51$, $gl=1$; *M. schenckii* $X^2= 31.10$, $gl=1$; y *E. chiotilla* $X^2= 20.1$, $gl=1$, $P\leq 0.001$ en todos los casos). En condiciones de alta disponibilidad de humedad, las poblaciones manejadas de todas las especies mostraron mayor tasa de germinación con respecto a las silvestres y se registró el patrón inverso al disminuir la humedad. Dentro del gradiente de humedad se observó un punto crítico en el que las diferencias intraespecíficas son pronunciadas haciendo visibles las diferencias que se esperaban. En el Capítulo 3 se pesaron semillas y se midieron plántulas de poblaciones silvestres y manejadas de *S. pruinosus*, *S. stellatus*, *P. chichipe* y *E. chiotilla*, y se evaluaron los patrones de supervivencia y tasa relativa de crecimiento (TRC) en un gradiente de sombra y humedad. En todas las especies se encontraron diferencias significativas intraespecíficas en el tamaño de las semillas y en la longitud de las plántulas (*S. pruinosus* $F_{(1,2374)}=136.81$; *S. stellatus* $F_{(1,2374)}=36.708$; *P. chichipe* $F_{(1,2374)}=222.94$ y *E. chiotilla* $F_{(1,2374)}=7.916$, $P<0.01$ en todos los casos) y en la TRC en *S. pruinosus* ($F_{(1,60)}=38.819$ $P<0.01$) y *P. chichipe* ($F_{(1,60)}=8.508$ $P<0.05$) a lo largo del gradiente de sombra y humedad. Se registraron diferencias intraespecíficas significativas en cuanto a sobrevivencia de *S. pruinosus* y *E. chiotilla* a lo largo del gradiente de sombra y humedad y en *P. chichipe* a lo largo del gradiente de sombra. En el Capítulo 4 se caracteriza anatómicamente el sistema conductor de plántulas de *S. pruinosus*, *S. stellatus*, *P. chichipe* y *E. chiotilla*, observando que las plántulas de las poblaciones manejadas presentan un menor número de vasos pero de diámetros amplios en comparación con las silvestres que tienen más vasos pero de diámetros angostos; este patrón podría explicar las diferencias en susceptibilidad en ambientes silvestres y cultivados. La selección artificial ha tenido efecto en el tamaño de los frutos e indirectamente en el tamaño de las semillas y, a su vez, en los patrones de germinación, en el tamaño de las plántulas, en la TRC, en la susceptibilidad de las plántulas en ambientes estresantes que determinan la sobrevivencia en los ambientes silvestres y cultivados. Tales diferencias parecen explicar las divergencias morfológicas y genéticas observadas entre poblaciones simpátricas, a pesar del elevado flujo génico que contrarresta los efectos de la selección artificial. Las diferencias interespecíficas parecen estar asociadas a adaptaciones específicas a los ambientes particulares en los que se distribuyen las especies.

Palabras clave: Domesticación, ecología de la germinación, establecimiento de plántulas, manejo de recursos genéticos, selección artificial, supervivencia de plántulas, peso de semillas, tasa relativa de crecimiento TRC.

ABSTRACT

We studied consequences of artificial selection on seed germination and seedling establishment of wild and managed (*in situ* managed and cultivated) populations of the columnar cacti species *Stenocereus pruinosus*, *S. stellatus*, *Polaskia chichipe*, *Myrtillocactus schenckii*, *Escontria chiotilla*, and *P. chende*, which represent a gradient of higher to lower management intensity, respectively. Three management types had been identified previously in the species studied: 1) wild (W) from which people gather useful resources from wild populations; 2) *in situ* or silvicultural management (M), during land clearing people select and enhance the sparing of particularly desirable individuals through vegetative propagation while eliminating others, 3) cultivation (C) in homegardens (except *P. chende* and *E. chiotilla* because vegetative propagation is difficult). Within each species wild, silvicultural and cultivated populations represent a gradient from lower to higher management intensity and also the species *Stenocereus pruinosus*, *S. stellatus*, *Polaskia chichipe*, *Myrtillocactus schenckii*, *Escontria chiotilla* y *P. chende* are arranged in a gradient from lower to higher management intensity, respectively. Previous studies had identified artificial selection processes through *ex situ* and *in situ* management and different degrees of morphologic, physiologic and genetic divergences between populations associated to different intensities of artificial selection by indigenous people through traditional management. In previous studies it had been proposed that divergences could be due to germination and survivorship differences existing in wild and managed environments. In this study we tested the hypothesis that seeds and seedlings from managed populations would require more water and shade for germination and establishment than seeds and seedlings of wild populations, the former being consequently more susceptible in xeric environments. Since managed environments are wetter than wild environments the differences referred to would be stronger in species more intensively managed. In Chapter 1 we evaluated germination rate of wild, managed *in situ*, and cultivated populations of *S. pruinosus*, *P. chichipe*, *M. schenckii*, and *P. chende* in a water potential humidity gradient whose was generated through solutions with different concentration of polyethylenglicol (PEG) testing 0.0, -0.2, and -0.4 Megapascals (MPa) water potentials. In all species studied deviance analysis showed significant differences through humidity gradient (*S. pruinosus* $X^2= 45.7$, $df=2$; *P. chichipe* $X^2= 20.19$, $df=1$; *M. schenckii* $X^2= 47.9$, $df=2$ y *P. chende* $X^2= 14.01$, $df=2$; $P\leq 0.001$ in all cases). There were significant differences between management types in *S. pruinosus* and *P. chichipe* ($X^2= 10.6$, $df=2$ $P=0.001$; $X^2= 12.49$, $df=2$, $P=0.005$). In Chapter 2 we included the species *E. chiotilla* to the study system, we tested a broader humidity gradient (from 0.0 to -1.0 MPa), and we compared seed and fruit weight. In all species we found significant differences in fruits weight from wild and managed populations (*S. pruinosus* W= 61.30 \pm 11.9 C= 135.36 \pm 13.30, *P. chichipe* W= 4.83 \pm 0.97 C= 7.80 \pm 0.81, *M. schenckii* W= 1.00 \pm 0.015 C= 1.14 \pm 0.212, *E. chiotilla* W= 7.14 \pm 1.35 M= 14.34 \pm 2.72 and *P. chende* W= 16.07 \pm 3.48 M= 19.19 \pm 3.34), and seeds (*S. pruinosus* W= 0.1906 \pm 0.0043 C= 0.2410 \pm 0.0263, *P. chichipe* W= 0.0663 \pm 0.0053 C=0.0760 \pm 0.0017, *M. schenckii* W= 0.0408 \pm 0.0034 C= 0.0541 \pm 0.0036, *E. chiotilla* W= 0.1490 \pm 0.018 M= 0.1971 \pm 0.0103, n=100) but seeds of *P. chende*. Along the humidity gradient we found significant differences in germination rate (*S. pruinosus* $X^2= 69.69$, $df=4$; *P. chichipe* $X^2= 50.80$, $df=4$; *M. schenckii* $X^2= 21.64$, $df=4$; *E. chiotilla* $X^2= 13.90$, $df=4$ y *P. chende* $X^2= 260.70$, $df=5$, $P\leq 0.001$ in all cases) *S. pruinosus* and *P. chende* were the most and the least susceptible species to water stress. The analysis showed significant differences

in management types, but in *P. chende* (*S. pruinosus*, $X^2= 15.40$, $df=1$; *P. chichipe* $X^2= 162.51$, $df=1$; *M. schenckii* $X^2= 31.10$, $df=1$; and *E. chiotilla* $X^2= 20.1$, $df=1$, $P\leq 0.001$ in all cases). In control treatments, managed populations had higher germination rate than wild seeds, but when water availability decreased, the pattern was reversed. Along the gradient of water availability we observed a critical point in which the intraspecific differences were pronounced and the interspecific differences were clear. In Chapter 3 we compared seed weight and the initial size of seedlings from wild and managed populations of *S. pruinosus*, *S. stellatus*, *P. chichipe*, and *E. chiotilla*, and in a greenhouse we experimentally compared survivorship and the relative growth rate (RGR) of seedlings under a gradient of shade and humidity. In all species we found significant intraspecific differences between seed and seedling initial size (*S. pruinosus* $F_{(1,2374)} = 136.81$; *S. stellatus* $F_{(1,2374)} = 36.708$; *P. chichipe* $F_{(1,2374)} = 222.94$ y *E. chiotilla* $F_{(1,2374)} = 7.916$, $P < 0.01$ in all cases). Differences in RGR between wild and cultivated populations were significant in *S. pruinosus* ($F_{(1,60)} = 38.819$ $P < 0.01$), and *P. chichipe* ($F_{(1,60)} = 8.508$ $P < 0.05$) in both shade and humidity gradients. Differences in survival between wild and cultivated populations were significant in *S. pruinosus* and *E. chiotilla* in both shade and humidity treatments, and in *P. chichipe* in shade treatments. Differences between *S. pruinosus* and *P. chichipe* were significant for all variables evaluated. In Chapter 4 we characterized anatomically the conductive system of seedlings of *S. pruinosus*, *S. stellatus*, *P. chichipe*, and *E. chiotilla*. We observed that seedlings from managed populations had lower vessel number but with wide diameters than wild seedlings that had a higher vessel number but with narrow diameters. These observations could explain the susceptibility differences in wild and managed environments. Artificial selection favoring larger fruits has indirectly favored larger seed size, germination rate, seedling size, RGR, and in susceptibility of seedlings to xeric environments. The differences may explain the morphologic and genetic divergences observed for some of the species studied, even when gene flow associated to pollination is relatively high. The interspecific differences may be associated to particular environments between the species are distributed.

Keywords: Artificial selection; columnar cacti; domestication; genetic resources management; germination; seed size ecology; seedling establishment; RGR.

INTRODUCCIÓN GENERAL

CAMBIOS MORFO-FISIOLÓGICOS Y GENÉTICOS ASOCIADOS AL MANEJO Y DOMESTICACIÓN DE CACTÁCEAS COLUMNARES EN EL VALLE DE TEHUACÁN

La domesticación es un proceso evolutivo dirigido por los seres humanos, que resulta de la continua manipulación de la variación morfológica y fisiológica de poblaciones de plantas y animales (Hawkes, 1983, Harlan, 1992; Casas *et al.*, 2007). Se desarrolla principalmente a través de la selección artificial en la que se favorece la supervivencia y reproducción de fenotipos convenientes a los seres humanos, desfavoreciendo o eliminando otros no convenientes (Darwin, 1859; Harlan, 1992). La selección artificial puede tener efecto sobre características morfológicas y fisiológicas, además de determinar cambios en las frecuencias de los fenotipos y genotipos de las poblaciones de organismos manipulados con respecto a las que existen en poblaciones silvestres (Casas *et al.*, 2007). Entre los cambios asociados a la selección artificial que se han documentado en plantas destacan: mayor tamaño y diversidad morfológica de las partes útiles de la planta; cambios fisiológicos como pérdida de latencia en las semillas, mayor velocidad y sincronía de la germinación; así como mayor vigor de las plántulas (Hawkes, 1983; Harlan, 1992; Evans, 1993; Ladizinsky, 1998; Frary y Doganlar, 2003). Algunos de estos cambios involucran pérdida de mecanismos de protección contra herbívoros o la pérdida de mecanismos naturales de reproducción, lo que le resta a las plantas domesticadas capacidad de sobrevivir y reproducirse en ambientes silvestres (Hawkes, 1983; Harlan, 1992).

La domesticación es un proceso continuo. En sus niveles más avanzados las plantas alcanzan una total dependencia del hombre para sobrevivir y reproducirse (Harlan, 1992); sin embargo, aún en los niveles avanzados, la domesticación puede seguir operando generando nuevas variedades de acuerdo a variaciones ambientales, culturales, espaciales y temporales a las que las plantas pueden estar sometidas. Así, particularmente en las áreas donde existen parientes silvestres y existe manejo tradicional campesino, pueden encontrarse plantas con diferentes grados de domesticación, los cuales parecen relacionarse con los grados de intensidad con los que opera la selección artificial o a la antigüedad con la que este proceso se ha llevado a cabo (Harlan, 1992). La domesticación generalmente se asocia al cultivo de plantas, pero diversos autores como Colunga García-Marín y Zizumbo-Villareal (1993), Bye (1993) y Casas *et al.* (1999a; 2007), han propuesto y documentado en diversas especies un modelo de domesticación asociado al manejo silvícola *in situ*, el cual puede explicar la domesticación de algunas plantas anuales, agaves y también de especies perennes y de ciclo de vida largo como diversos árboles mesoamericanos y cactáceas columnares (Casas *et al.*, 2007).

Desde hace poco más de una década, se han realizado diversos estudios con cactáceas columnares en los que se ha analizado cómo opera el proceso de domesticación. El Valle de Tehuacán-Cuicatlán ha sido el escenario idóneo para llevar a cabo estos estudios debido a que es uno de los centros de diversidad de cactáceas columnares más importantes de América, en donde se han registrado 20 especies (Arias *et al.*, 1997). Esta región es además muy diversa culturalmente, con una historia de ocupación humana de más de 10,000 años (MacNeish, 1967). En la actualidad el área es habitada por siete grupos étnicos indígenas que conservan prácticas tradicionales de manejo de las plantas (Casas *et*

al., 2001). En el Valle de Tehuacán se han registrado algunos de los restos más antiguos de la agricultura y domesticación de plantas del Continente Americano (MacNeish, 1967; 1992). Los estudios arqueológicos del Valle de Tehuacán (MacNeish, 1967) y de Guilá Naquitz, Oaxaca (Flannery, 1986) indican que desde la prehistoria los pueblos han usado diversas especies vegetales, destacando las cactáceas columnares, que se encuentran entre los elementos vegetales más importantes. Esto puede deberse a su abundancia y diversidad en el área, además de que la mayor parte de estas especies producen frutos comestibles (Casas y Barbera, 2002). Del total de especies de cactáceas columnares registradas en la región, 12 son manejadas *in situ* (silvícolas) y 8 de éstas son cultivadas (Casas *et al.*, 1999a), esto indica la importancia a nivel regional de las cactáceas columnares para la subsistencia humana.

Las especies que han sido estudiadas en el contexto de la domesticación son: *Stenocereus stellatus* (Casas *et al.*, 1998; 1999a; b), *Polaskia chende* (Cruz y Casas, 2002), *S. pruinosus* (Luna y Aguirre, 2001; Parra, 2008; 2010), *Escontria chiotilla* (Arellano y Casas, 2003; Tinoco *et al.*, 2005; Oaxaca-Villa *et al.*, 2006), *P. chichipe* (Otero-Arnaíz *et al.*, 2003; 2005a; 2005b; Carmona y Casas, 2006), *Pachycereus hollianus* (Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006) y *Myrtillocactus schenckii* (Blancas *et al.*, 2009; Ortiz *et al.*, 2010). Estos estudios han demostrado que el manejo *in situ* y el cultivo *ex situ* han determinado divergencias morfológicas, fisiológicas y genéticas significativas con respecto a las poblaciones silvestres y que el grado de diferenciación entre las poblaciones está asociado a la intensidad con la que la selección artificial está operando (Casas *et al.*, 2007). Las características de manejo favorecen la abundancia de fenotipos que producen frutos con mejores atributos desde el punto de vista humano, siendo más abundantes en las poblaciones manejadas *in situ* con respecto a las silvestres y más aún en las poblaciones

cultivadas, en donde se encuentran fenotipos que están ausentes en las poblaciones silvestres (Casas *et al.*, 1999a).

Una pregunta que se deriva de estos estudios y para la que aún no existe una respuesta clara es cómo se mantiene la diferenciación morfológica y genética que se ha documentado para poblaciones simpátricas silvestres y manejadas (manejadas *in situ* o silvícolas y cultivadas). Estudios sobre la biología reproductiva de *S. stellatus* (Casas *et al.*, 1999c), *Polaskia chichipe* (Otero-Arnaíz *et al.*, 2003; 2005a), *P. chende* (Cruz y Casas, 2002), *E. chiotilla* (Oaxaca-Villa *et al.*, 2005) y *M. schenckii* (Ortiz *et al.*, 2010) indican que aparentemente no existen barreras espaciales ni temporales al flujo de polen, pero faltan por analizarse otros aspectos como la dispersión de semillas y si la capacidad de sobrevivencia de los organismos silvestres y domesticados son diferentes. Los autores de los estudios referidos consideran que en buena medida las divergencias se mantienen como resultado de la continua selección artificial y recambio de materiales en las poblaciones manejadas *in situ* y cultivadas. Además, sugieren que algunos de los fenotipos “deseables” son aparentemente incapaces de sobrevivir en condiciones silvestres y sólo logran hacerlo bajo condiciones de cuidado humano. Esta observación sugiere que los materiales silvestres y cultivados podrían tener diferencias en adecuación y desempeño diferencial en condiciones de ambientes silvestres y cultivados; sin embargo esta hipótesis no ha sido suficientemente estudiada.

En los casos de las diferentes especies de cactáceas columnares previamente estudiadas, la selección artificial opera propagando vegetativamente las ramas de aquellos fenotipos silvestres o cultivados que son de interés para los campesinos dentro de las huertas tradicionales. También se logra tolerando las plántulas que llegan a establecerse “voluntariamente” (*sensu* Pujol *et al.*, 2005) dentro de las huertas a partir de semillas

dispersadas por pájaros, murciélagos o humanos. Esto último lo hacen eventualmente y a partir de estos mecanismos pueden surgir variantes interesantes, como los “xoconostles rabiosos”, una variante que parece ser un híbrido entre *S. stellatus* y *S. pruinosus* que combinan rasgos favorables de ambas especies (Casas *et al.*, 1999a). La selección artificial también ocurre bajo manejo *in situ* o silvícola. En este caso, Casas *et al.* (1999a) encontraron que se lleva a cabo principalmente dejando en pie los fenotipos favorables que estaban presentes en la vegetación original y frecuentemente también aumentando el número de individuos favorables mediante la propagación de sus ramas. En todos los estudios efectuados hasta el presente sobre la domesticación de cactáceas columnares se ha encontrado una alta diversidad morfológica y genética dentro de las poblaciones manejadas *in situ* y cultivadas (Casas *et al.*, 2006; Blancas *et al.*, 2009). Esta diversidad es generada y conservada aparentemente debido al interés de la gente por mantener variantes con diferentes atributos (frutos con diferentes tamaños, colores y sabores, con piel gruesa o delgada de color rojo o verde, con muchas o pocas espinas). Tal diversidad de atributos ofrece diferentes ventajas utilitarias; por ejemplo, los diferentes tamaños, colores y sabores permiten diferentes calidades de los frutos. El grosor de la cáscara puede representar facilidad para extraer la pulpa (los de cáscara delgada) o capacidad para resistir el almacenamiento (cáscara gruesa), y el color y cantidad de espinas en la cáscara representan mecanismos de protección contra los frugívoros (Casas *et al.*, 1999b, 2007; Parra 2010).

La diversidad de ventajas que ofrecen los diferentes fenotipos incentiva una continua introducción y reemplazo de fenotipos en las poblaciones sujetas a manipulación humana. Los altos niveles de variación en las poblaciones manipuladas se debe en parte al continuo recambio de materiales, pero también al elevado flujo génico que existe entre las poblaciones el cual es favorecido por la intervención de murciélagos como polinizadores,

así como de aves y humanos en la dispersión de semillas (Casas *et al.*, 1999b). Casas *et al.*, (1999b) han propuesto que otro factor que podría favorecer la divergencia entre poblaciones silvestres y domesticadas simpátricas, podría ser el éxito diferencial en la germinación de semillas y en la supervivencia de plántulas en distintos ambientes; esto es, que las semillas y plántulas derivadas de poblaciones cultivadas germinen, crezcan y se establezcan exitosamente en ambientes cultivados pero no así en los ambientes silvestres. Si esto está ocurriendo, el mecanismo podría explicar la abundancia de fenotipos convenientes a los humanos en los ambientes antropogénicos. En estudios de germinación con semillas manejadas y silvestres de *S. stellatus* y *P. chichipe* se encontró que en condiciones óptimas de humedad, las semillas de las poblaciones manejadas germinaron en mayor porcentaje y velocidad que las de poblaciones silvestres (Rojas-Aréchiga *et al.*, 2001 y Otero-Arnaíz *et al.*, 2003, respectivamente). Estos resultados sugieren que la domesticación ha tenido un efecto significativo en el desempeño germinativo de poblaciones de ambas especies.

Rojas-Aréchiga *et al.* (2001) sugirieron que las diferencias posiblemente se deban al hecho documentado por Casas *et al.* (1999a) de que al favorecer la abundancia de individuos con frutos más grandes, la domesticación también ha favorecido indirectamente semillas más numerosas y de mayor tamaño. En general, en las plantas domesticadas se ha documentado que las semillas de mayor tamaño tienen también una mayor tasa de germinación (Hawkes, 1983) en comparación con las semillas silvestres que son de menor tamaño. También en cactáceas columnares, diferentes estudios con *S. beneckeii* han encontrado diferencias en la capacidad de germinación, tasas de crecimiento y supervivencia de las plántulas, y éstas están asociadas a diferentes categorías de tamaño de las semillas (Ayala-Cordero *et al.*, 2004; 2006). Estos resultados parecen indicar que el

tamaño de las semillas influye en el vigor de las plántulas y esto podría ser debido a características morfo-anatómicas que se expresan durante las primeras fases del desarrollo y que podrían estar determinando la capacidad de establecimiento exitoso bajo condiciones ambientales específicas, como lo ha sugerido el estudio de Loza-Cornejo y Terrazas(2011), en el que encontraron diferencias significativas en algunos caracteres morfo-anatómicos de diferentes especies de cactáceas columnares que se distribuyen en diferentes condiciones ambientales.

Al parecer, desde los primeros estadios de vida las plántulas tienen características morfo-anatómicas que podrían estar relacionadas con adaptaciones a las condiciones ambientales de las que provienen. Las características anatómicas de los sistemas de conducción hídrica de las plantas impactan en gran medida sobre la eficiencia en su conductividad hidráulica. Bajo condiciones de estrés hídrico ocurre la cavitación en la que se introduce aire en los vasos formando un embolismo (Tyree y Sperry, 1989), que opone resistencia al flujo de agua y esto determina la supervivencia de las plantas. Entre las plántulas silvestres y cultivadas provenientes de semillas de tamaño podrían haber diferencias en cuanto a vulnerabilidad a la cavitación y a su vez podría estar teniendo consecuencias en la supervivencia bajo diferentes condiciones de estrés.

Las semillas y plántulas de mayor tamaño de las plantas domesticadas también podrían tener requerimientos de mayor humedad, debido a que los individuos que las producen podrían haberse adaptado a las condiciones de mayor protección y humedad que existen en los ambientes antropogénicos, en comparación con los existentes en las áreas silvestres como lo han hipotetizado Casas *et al.* (2007). Si esta hipótesis es correcta, entonces además de la continua selección artificial, la selección natural podría estar actuando a través de diferencias en las condiciones ambientales de los sitios silvestres y

cultivados, y esto podría estar determinando la supervivencia diferencial de plántulas silvestres y cultivadas en los distintos ambientes. Se sabe que los ambientes cultivados o antropogénicos presentan condiciones ecológicas en algunas ocasiones contrastantes respecto a los silvestres (Denison *et al.*, 2003). Por ejemplo, en los solares la gente siembra diversas especies de árboles con la finalidad de generar sombra; además es común encontrar diversas especies de animales de traspatio como aves de corral y ganado, y los suelos suelen ser más húmedos debido a la irrigación constante derivada de las actividades cotidianas. En conjunto, estos factores modifican la composición y estructura del suelo; sin embargo, no se han realizado estudios en campo en los que se hayan evaluado las diferencias entre las condiciones de los ambientes silvestres y cultivados y cuál es el grado de diferenciación.

Las etapas de germinación y establecimiento son consideradas fases críticas dentro del ciclo de vida de la mayoría de las plantas, incluyendo a las cactáceas (Steenbergh y Lowe, 1969). Durante estas etapas se presenta la mayor susceptibilidad a la mortandad, por lo que determinan la viabilidad y la estructura de las poblaciones (Steenbergh y Lowe, 1969; Harper, 1977; Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Gutterman, 1993; Godínez-Álvarez *et al.*, 1999). En estas etapas la humedad y la radiación solar son factores determinantes para la supervivencia (Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Rojas-Aréchiga *et al.*, 2001). El potencial hídrico del suelo es uno de los factores con mayor influencia sobre la germinación porque regula la cantidad de agua que la semilla puede tomar durante la imbibición (Evans y Etherington, 1991). Se ha documentado que la cantidad de lluvia y su distribución temporal determinan la emergencia de plántulas como se ha documentado en *Carnegiea gigantea* (Steenbergh y Lowe, 1969) y en *S. stellatus* (Godínez-Álvarez *et al.*, 2005). Esta respuesta podría estar relacionada con el hecho de que en los hábitats áridos y semiáridos la lluvia es

extremadamente variable en tiempo y espacio, y en ocasiones las sequías pueden prolongarse (Noy-Meir, 1973; McGinnies, 1979), por lo que las semillas de especies que habitan estas áreas deben tener mecanismos que les permiten germinar sólo bajo condiciones ambientales determinadas (Bewley y Black, 1994), en este caso condiciones específicas de humedad.

La cantidad de radiación solar es otro factor que determina el establecimiento exitoso de las plántulas (Steenbergh y Lowe, 1977). Así por ejemplo, se ha observado en varias especies de cactáceas del Valle de Tehuacán un mayor porcentaje de supervivencia bajo la sombra de especies perennes llamadas “especies nodrizas” (Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; 2005; Flores *et al.*, 2004; Castillo-Landero y Valiente-Banuet, 2010) con respecto a sitios abiertos. Se ha explicado que esto es consecuencia de una menor cantidad de radiación solar directa que mejora las condiciones de temperatura y evita la rápida evaporación de humedad después de un episodio de lluvia, mientras que la calidad del suelo también mejora (Valiente-Banuet *et al.*, 1991; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; 2005; Flores *et al.*, 2004; Castillo-Landero y Valiente-Banuet, 2010).

Dentro del marco teórico previamente expuesto, la pregunta principal que condujo esta investigación y que derivó de los diferentes estudios de domesticación de cactáceas columnares referidos fue ¿son diferentes los patrones de germinación y establecimiento de las poblaciones silvestres y manejadas bajo diferentes condiciones de sombra y humedad? ¿Influyen tales diferencias en el mantenimiento de la diferenciación morfológica, fisiológica y genética que se ha documentado para poblaciones simpátricas silvestres y manejadas?

Para contestar tales preguntas se analizó el efecto y las consecuencias de la selección artificial sobre la germinación y el establecimiento de plántulas de las cactáceas columnares *S. pruinosus*, *S. stellatus*, *P. chichipe*, *M. schenckii*, *P. chende* y *E. chiotilla*. Estas especies se encuentran entre los elementos más importantes desde el punto de vista cultural y ecológico del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, debido a constituyen elementos dominantes en las asociaciones vegetales en las que se distribuyen y porque son apreciadas como recurso por los habitantes locales, teniendo valor económico en los mercados regionales (Casas *et al.*, 2001).

En estas especies se han identificado tres tipos de manejo: 1) la cosecha de los productos útiles en poblaciones silvestres, 2) el manejo *in situ* o silvícola, el cual consiste en que durante los aclareos de áreas silvestres utilizadas para la agricultura la gente tolera selectivamente algunos individuos de estas especies, tomando en cuenta características deseables de frutos tales como sabor, tamaño, grosor de la cáscara, abundancia de espinas etc., y 3) el cultivo en huertos y solares. Todas las especies referidas arriba son cultivadas, a excepción de *P. chende* y *E. chiotilla* en las que la reproducción vegetativa es difícil (Casas *et al.*, 1999a; 2001). De esta manera entre las diferentes especies se puede distinguir un gradiente de intensidad de manejo, siendo mayor en *S. pruinosus* y menor en *P. chende* y *E. chiotilla*. Al presentar estas especies poblaciones silvestres y manejadas además de diferentes grados de intensidad de manejo, constituyen un sistema adecuado para estudiar la influencia del manejo humano sobre los procesos de germinación y establecimiento.

El planteamiento general del presente estudio es que el análisis comparativo de los patrones de germinación y establecimiento de plántulas derivadas de individuos silvestres y manejados permitiría evaluar las consecuencias de la selección artificial sobre la respuesta de germinación y establecimiento dentro de una misma especie. Además, que al analizar

comparativamente estas respuestas entre especies, debería esperarse una diferenciación más marcada en aquellas especies bajo mayor intensidad de selección artificial.

En el contexto de la información disponible, las hipótesis que guiaron la presente investigación fueron las siguientes:

(1) Si el blanco de la selección artificial son los frutos de mayor tamaño y si los frutos más grandes generan semillas de mayor tamaño, entonces se espera que la germinación de semillas sea diferente entre poblaciones silvestres y manejadas. Esto es, que las semillas de poblaciones manejadas germinen en mayor porcentaje y más rápidamente en condiciones óptimas de humedad; pero también, que muestren mayor susceptibilidad al disminuir su respuesta germinativa en condiciones de baja humedad en comparación con las semillas de poblaciones silvestres. De manera similar, si la hipótesis es correcta se espera que la divergencia en la respuesta germinativa entre semillas silvestres, manejadas *in situ* y cultivadas sea también más o menos pronunciada entre especies sometidas a mayor y menor intensidad de manejo, respectivamente. Es decir, a mayor presión de selección artificial mayor la diferencia en la respuesta germinativa entre las poblaciones silvestres y manejadas ante distintas condiciones de humedad.

(2) Si al igual que la germinación, el tamaño de las plántulas y, consecuentemente, el vigor durante el establecimiento está siendo afectado como consecuencia de la selección artificial, y además por las condiciones de los ambientes cultivados se espera: (a) que las plántulas de poblaciones cultivadas y manejadas *in situ* tengan mayor crecimiento y que también sean más vigorosas durante el establecimiento en condiciones húmedas, pero también (b) que sean más susceptibles en condiciones xéricas que las plántulas de poblaciones silvestres en condiciones xéricas. Si los anteriores supuestos son correctos, se espera que la divergencia en el crecimiento y supervivencia entre plántulas silvestres y

cultivadas sea de más a menos pronunciada a mayor y menor intensidad de manejo de cada especie, respectivamente.

(3) Asimismo, si la selección artificial ha tenido como consecuencia un incremento en el tamaño de las semillas y a su vez en la capacidad de germinación y susceptibilidad a los ambientes hídricos estresantes, entonces también podría tener efecto en las características del sistema conductor de las plántulas. Esto es, que las plántulas manejadas tengan un menor número de vasos pero que estos sean de diámetro más amplio y que las plántulas silvestres tengan mayor número de vasos de diámetro relativamente más angosto. Además, que debido a estas características las plántulas manejadas sean más vulnerables a la cavitación que las plántulas derivadas de semillas silvestres bajo condiciones de estrés. Al tener diferentes especies ubicadas en un gradiente de intensidad de manejo, esperamos que en las especies más intensamente manejadas las diferencias en el sistema vascular de sus poblaciones silvestres y cultivadas sean mayores.

Con el fin de probar las hipótesis anteriores, el presente trabajo se planteó los siguientes objetivos:

(1) Analizar las consecuencias de la selección artificial en los patrones de germinación y establecimiento de diferentes cactáceas columnares.

(2) Analizar el efecto y las consecuencias de la intensidad de la selección artificial sobre la germinación y establecimiento intra e interespecífico.

Para poder llevar a cabo los objetivos planteados realizamos diversos estudios recíprocos o de "jardín común" los cuales se realizaron bajo condiciones controladas de laboratorio y de invernadero.

En el Capítulo 1 se analiza las consecuencias de la domesticación sobre los patrones de germinación intra e interespecíficos de poblaciones silvestres, manejadas *in situ* y cultivadas de *S. pruinosus*, *P. chichipe*, *M. schenckii* y *P. chende* en un gradiente de disponibilidad de humedad que va de 0.0 a -0.4 mega pascales (MPa). El capítulo constituye un artículo científico publicado en la revista *Journal of Arid Environments* (Guillén *et al.*, 2009). En el Capítulo 2 se analizan los patrones de germinación intra e interespecíficos pero teniendo control sobre el tamaño de los frutos y de las semillas de las especies *S. pruinosus*, *P. chichipe*, *M. schenckii*, *P. chende* y *E. chiotilla* y se amplió el gradiente de disponibilidad de humedad que fue de 0.0 a -1.0 MPa. Este capítulo es un artículo publicado en la revista *Genetic Resources and Crop Evolution* (Guillén *et al.*, 2011). En el Capítulo 3 se analizan las características de las condiciones necesarias para el establecimiento por lo que se analiza la tasa relativa de crecimiento y la supervivencia de plántulas de las especies *S. pruinosus*, *S. stellatus*, *P. chichipe* y *E. chiotilla* en un gradiente de sombra y humedad bajo condiciones controladas de invernadero. Este capítulo constituye un artículo enviado a la revista *American Journal of Botany* (Guillén *et al.*, enviado). En el Capítulo 4, se presenta una caracterización anatómica del sistema vascular de conducción de las plántulas derivadas de poblaciones silvestres y cultivadas en condiciones de crecimiento similares. Finalmente, en la Discusión General de la tesis se analizan los resultados derivados de los diferentes estudios realizados y se discute su relevancia para analizar las hipótesis generales referidas y para entender el efecto que la selección artificial ha tenido sobre el tamaño de los frutos así mismo de las consecuencias sobre el tamaño de las semillas, los patrones de germinación y establecimiento de diferentes especies de cactáceas columnares.

LITERATURA CITADA

- ARELLANO, E. Y A. CASAS. 2003. Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 50:439-453.
- ARIAS, S., GAMA, S. Y GUZMÁN, U. 1997. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss.* Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- AYALA-CORDERO, G., T. TERRAZAS, L. LÓPEZ-MATA Y C. TREJO. 2004. Variación en el tamaño y peso de la semilla y su relación con la germinación en una población de *Stenocereus beneckeii*. *Interciencia* 29:692-697.
- AYALA-CORDERO, G., T. TERRAZAS, L. LÓPEZ-MATA, Y C. TREJO. 2006. Morpho-anatomical changes and photosynthetic metabolism of *Stenocereus beneckeii* seedlings under soil water deficit. *Journal of Experimental Botany*, 12: 3165-3174.
- BEWLEY, J. Y M BLACK. 1994. *Seeds. Physiology of development and germination.* Plenum Press. 445 pp.
- BLANCAS, J., A. CASAS, R. LIRA, Y J. CABALLERO. 2009. Traditional management and morphological patterns of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Economic Botany* 63:375-387.
- BYE, R. A. 1993. The role of humans in the diversification of plants in Mexico. *En* T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot, y J. Fa. (Editores). *Biological diversity of Mexico*, 707–731. Oxford University Press, New York, NY
- CASAS, A., A. VALIENTE-BANUET Y J. CABALLERO. 1998. La Domesticación de *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 62:129-140.
- CASAS, A., J. CABALLERO Y A. VALIENTE-BANUET. 1999a. Use, management and domestication of columnar cacti in south central México: a historical perspective. *Journal of Ethnobiology* 19:71-95.
- CASAS, A., A. VALIENTE-BANUET, A. ROJAS-MARTÍNEZ Y P. DÁVILA. 1999b. Morphological variation and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 522-533.
- CASAS, A., 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, México.* *Economic Botany* 55:129-162.

- CASAS, A. Y G. BARBERA. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion. En: *Cacti: Biology and Uses*. P. S. Nobel. California University Press. California.
- CASAS, A., J. CRUSE-SANDERS, E. MORALES, A. OTERO-ARNAIZ Y A. VALIENTE-BANUET. 2006. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15: 879–898.
- CASAS, A., 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.
- CARMONA, A. Y A. CASAS. 2005. Management, phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichipe* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley, Central México. *Journal of Arid Environments* 60:115-132.
- CASTILLO-LANDERO, P. Y A. VALIENTE-BANUET. 2010. Species specificity of nurse plants for the establishment, survivorship, and growth for columnar cacti. *American Journal of Botany* 97:1289-1295.
- CRUZ, M. Y A. CASAS. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51: 561-576.
- COLUNGA GARCÍA-MARÍN P. Y D. ZIZUMBO-VILLAREAL. 1993. Evolución bajo agricultura tradicional y desarrollo sustentable. Páginas 123-164 en E. Leff y J. Carabias (coordinadores). *Cultura y manejo sustentable de los Recursos Naturales. Volumen I*. CIIH-UNAM. Miguel Ángel Porrúa. México, D.F.
- DARWIN, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life. Jonh Murray, London, UK.
- DENISON, R., KIERS E. Y S. WEST. 2003. Darwinian agriculture: When can humans find solutions beyond the reach of natural selection? *Quarterly Review of Biology* 78: 145-168.
- EVANS, C.E. Y J.R. ETHERINGTON. 1991. The effect of soil water potential on seedling growth of some British plants. *New Phitologist*, 118:571-579.
- EVANS, L.T. 1993. Crop evolution, adaptation and yield. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- FLANNERY, K.V. 1986. The research problem. En: K. V. Flannery (ed) *Guilá Naquitz*. Academic Press, New York, USA, pp 3-18.

- FLORES, J., BRIONES, O., FLORES, A. Y SÁNCHEZ-COLÓN, S. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments* 58: 1-18.
- FRARY, A. Y S. DOGANLAR. 2003. Comparative genetics of crop plant domestication and evolution. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 27:59–69.
- GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H. Y A. VALIENTE-BANUET. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacán Valley cacti species: The role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments*. 39: 21–31.
- GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H., A. VALIENTE-BANUET Y B.L. VALIENTE. 1999. Biotic Interactions and the population dynamics of the long-lived columnar cactus *Neobuxbaumia tetetzo* in the Tehuacan Valley, México. *Canadian Journal of Botany* 77: 203-208.
- GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H., T. VALVERDE Y P. ORTEGA-BAES. 2003. The demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69:173-203.
- GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H., L. RÍOS-CASANOVA Y F. PÉREZ. 2005. Characteristics of seedling establishment of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Southwestern Naturalist*, 50(3):375-407.
- GUILLEN, S., J. BENITEZ, M. MARTÍNEZ-RAMOS Y A. CASAS. 2009. Seed Germination of wild, *in situ*-managed, and cultivated populations of columnar cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 73: 407-413.
- 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.
- GUILLEN, S., A. CASAS, T. TERRAZAS, E. VEGA Y A. MARTÍNEZ-PALACIOS. 2012. Differential survival and growth of wild and cultivated seedlings of columnar cacti: ecophysiological consequences of domestication. *Enviado*.
- GUTTERMAN, Y. 1993. *Seed Germination in Desert Plants: Adaptations of Desert Organisms*. Berlin: Springer- Verlag. 253 pp.
- HARLAN, J. R. 1992. Origins and processes of domestication. En: G.P Chapman [ed.], *Grass evolution and domestication*, 159-175. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- HARPER, J.L. 1977. *The Population Biology of Plants*. New York: Academic Press. 892 pp.
- HAWKES, J. G. 1983. *The diversity of crop plants*. Harvard University Press, London, UK.
- LADIZINSKY, G. 1998. *Plant evolution under domestication*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands.

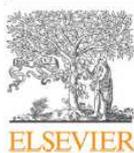
- LOZA-CORNEJO Y T. TERRAZAS. 2011. Morfo-anatomía de plántulas en especies de Pachyceerae: ¿Hasta cuándo son plántulas? *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 88:1-13.
- LUNA, C. Y R. AGUIRRE. 2001. Clasificación tradicional, aprovechamiento y distribución de la pitaya mixteca en México. *Interciencia* Vol 26:18-24.
- MCGINNIES, W.G. 1979. General description of desert areas: En: Goodall, D.W., Peery, R.A. & Howes, K.M. (Eds), *Arid Land Ecosystems: Structure, Functioning and Management*, pp. 5-19. Vol. 1. Cambridge: Cambridge University Press. 881pp.
- MACNEISH, R. S. 1967. A summary of the subsistence. En: Byers D.S. (ed) *The prehistory of the Tehuacán Valley. Volume one: Environment and subsistence*. University of Texas Press. Austin, 290-231.
- MACNEISH, R.S. 1992. *The Origins of Agriculture and Settled Life*. University of Oklahoma Press, Norman OK, USA.
- NOY-MEIR, I. 1973. Desert ecosystems: environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 25-41
- 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. E. STONER, E. PÉREZ-NEGRÓN Y A. CASAS. 2010. Pollination biology of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in wild and managed populations of the Tehuacán 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 México: Reproductive Biology. *American Journal of Botany* 90: 593-602.
- OTERO-ARNAÍZ, A., A. CASAS, Y L. HAMRICK. 2005a. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe*, an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* 14: 4313-4322.
- OTERO-ARNAÍZ, A., A. CASAS, J.L. HAMRICK Y J. CRUSE-SANDERS. 2005b. 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.C. CÓRTEZ-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.
- PUJOL, B., G. MÜHLEN, N. GARWOOD, Y. HOROSZOWSKI, J.P. DOUZERY, Y M. DOYLE. 2005. Evolution under domestication: contrasting functional morphology of seedlings in domesticated cassava and its closest wild relatives. *New Phytologist* 166:305-318.
- RODRÍGUEZ-ARÉVALO, I., A. CASAS, J. CAMPOS Y R. LIRA. 2006. Uso, manejo y proceso de domestication de *Pachycereus hollianus* (F.A.C. Weber) Buxb. (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Mexico. *Interciencia* 31 (9): 677- 685
- ROJAS-ARÉCHIGA M., CASAS A. Y 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.
- STEENBERGH, W. F. Y C. H. LOWE. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at the Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50: 825-834.
- TINOCO, A., 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.
- TYREE, M.T. Y S. SPERRY. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant physiology and Molecular Biology* 40:9-48.
- VALIENTE-BANUET, A., A. BOLONGARO-CREVENNA, O. BRIONES, E. EZCURRA, M. ROSAS, H. NUÑEZ, G. BARNARD Y E. VÁZQUEZ. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2: 15-20.

CAPÍTULO 1

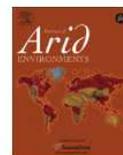
**SEED GERMINATION OF WILD, *IN SITU*-MANAGED, AND CULTIVATED
POPULATIONS OF COLUMNAR CACTI IN THE TEHUACÁN-
CUICATLÁN VALLEY, MÉXICO.**

S. Guillén, J. Benítez, M. Martínez-Ramos, A. Casas.



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of Arid Environments

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jaridenv

Seed germination of wild, *in situ*-managed, and cultivated populations of columnar cacti in the Tehuacán–Cuicatlán Valley, Mexico

S. Guillén, J. Benítez, M. Martínez-Ramos, A. Casas*

Centro de Investigaciones en Ecosistemas, UNAM campus Morelia, Apartado Postal 27-3 (Santa María de Guído), 58190 Morelia, Michoacán, Mexico

ARTICLE INFO

Article history:

Received 28 November 2007
 Received in revised form
 22 December 2008
 Accepted 27 December 2008
 Available online 6 February 2009

Keywords:

Domestication
 Genetic resources
 Mesoamerica
 Non-timber forest products
 Plant management

ABSTRACT

Seed germination was compared among wild, *in situ*-managed (wild plants let standing in areas cleared for agriculture), and cultivated populations of the columnar cacti *Stenocereus pruinosus*, *Polaskia chichipe*, *Myrtillocactus schenckii*, and *Polaskia chende*, species representing a gradient from higher to lower management intensity, respectively. We hypothesized that seeds from cultivated populations have higher water requirements to germinate than seeds of other populations, and that such difference is stronger in species more intensely managed. Germination was evaluated under water potential treatments at 0.0, –0.2, and –0.4 MPa. Interspecific differences were identified; germination rates markedly decreased in *S. pruinosus* and *P. chichipe* as water potential reduced. *M. schenckii* seeds germinated better at –0.2 MPa, and seeds of *P. chende* in all treatments. Seed germination of wild and cultivated populations was similar in all cases and, therefore, at the population level domestication does not appear to have influenced variations in germination of the studied cacti species. However, experiments to test whether germination of seeds from plants with clear signs of domestication differs with seeds from other plants and their differential germination and seedling survival in wild, *in situ*-managed and cultivated environments could help to precise the influence of domestication on these plants.

© 2009 Elsevier Ltd. All rights reserved.

1. Introduction

Domestication is an evolutionary process resulting from artificial selection directed to favor the survival and reproduction of particular phenotypes of plant or animal populations, convenient to humans according to their morphological, physiological, and/or behavioral features (Darwin, 1859; Hawkes, 1983). This process may determine changes in frequencies of phenotypes and genotypes of manipulated populations compared with wild populations. In plants, artificial selection may determine changes in physiological aspects such as loss of seed dormancy, faster and synchronous germination, and variation in periods of fruit maturation (Hawkes, 1983; Evans, 1993; Frary and Doganlar, 2003). These changes may result in a decreased fitness of domesticated plants in wild environments (Hawkes, 1983).

In Southern Mexico domestication of plants has been conducted for more than 10,000 years (MacNeish, 1967, 1992) and the area has been identified as one of the main centers of domestication of plants in the world (Harlan, 1971; Hawkes, 1983). Although domestication of plants has generally been associated to cultivation

(Harlan, 1992), Casas et al. (1997, 1999a, in press) have documented for this region domestication processes associated to several types of silvicultural *in situ*-management of plant populations. *In situ*-management of plants includes practices directed to increase the availability of plant resources particularly valued by local cultures. This purpose may be reached by let standing, planting propagules, and/or by especial care of desirable plant species or variants in forest areas cleared for agriculture or other purposes. Plants favored are generally those with higher use, cultural and/or economic value and may involve artificial selection directed to increase abundance of favorable phenotypes. In the Tehuacán Valley, columnar cacti have been used since prehistoric times (MacNeish, 1967) and at present are highly valued (Casas et al., 1999a). Twelve of the 20 species of these cacti currently occurring in the area are *in situ*-managed, and eight are also cultivated (Casas et al., 1999a). *Stenocereus pruinosus*, *Polaskia chichipe*, *Polaskia chende* and *Myrtillocactus schenckii* are among the most ecologically and culturally important species (Casas et al., 2001).

Morphometric studies have demonstrated significant morphological divergences between wild, *in situ*-managed, and cultivated populations, suggesting that such differences are associated to artificial selection (Casas et al., in press). Moreover, some cultivated populations contain certain phenotypes that are absent in wild populations (Casas et al., 1999a). Population genetics studies have

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

generally reported small genetic differences between wild and cultivated populations of some species (Casas et al., in press), and these differences appear to be more related to the geographic distance rather than to management. Population genetics studies have concluded that gene flow among all wild and managed populations is high and the question of how the morphological differences between wild and managed populations are maintained is still unanswered.

Studies of reproductive biology have suggested that there are no significant spatial or temporal barriers to pollen flow between wild and manipulated populations. Casas et al. (in press) have considered that the observed divergences are in part maintained by artificial selection, and have proposed that differential success of seed germination and seedling survival in different environments could be additional factors to explain divergences between wild and managed plants. In the case of *Stenocereus stellatus* Casas et al. (1999c) observed that seeds and seedlings derived from wild plants become successfully established in managed environments, whereas seeds and seedlings derived from domesticated plants do not appear to establish successfully in wild environments. Studies by Rojas-Aréchiga et al. (2001) with *S. stellatus* and by Otero-Arnaiz et al. (2003) with *P. chichi*, documented that seeds from *in situ*-managed and cultivated populations had faster and higher percentage of germination than seeds from wild populations. This information suggests that domestication has indeed affected seed germination behavior for both species. Rojas-Aréchiga et al. (2001) suggested that differences are possibly related to the larger and more numerous seeds characterizing the larger fruits of domesticated cacti as documented by Casas et al. (1999b). In general, larger seeds have a faster germination rate (Hawkes, 1983) and this could explain the differences found between wild and managed columnar cacti.

Useful products of *S. pruinosus*, *P. chichi*, *P. chende* and *M. schenckii* studied here, are gathered in wild populations, and all of them are also *in situ*-managed in areas cleared for agriculture. Individual plants of *S. pruinosus*, *P. chichi* and *M. schenckii* are also cultivated in home gardens (Casas et al., 1999a, 2001), but cultivation of *S. pruinosus* is relatively more intense than that of the other two species since vegetative propagation and its fast growth make easier its management. Cultivation of *P. chichi* is more intense than that of *M. schenckii* because people prefer consuming its fruits; whereas *P. chende* is not cultivated because vegetative propagation is marginally successful and plant growth is slow (Cruz and Casas, 2002). According to this information, a gradient of management intensity can be appreciated with the following order from higher to lower intensity: *S. pruinosus*, *P. chichi*, *M. schenckii*, and *P. chende*.

This study hypothesized that seed germination of the species studied has been affected by artificial selection under cultivation. We expected that faster germination of seeds from cultivated plants would occur under higher water availability, but that they would be more susceptible to decrease under dry conditions than seeds from wild and *in situ*-managed populations. In addition, we hypothesized that the degree of divergence of germination response would be more pronounced between species according to the degree of management intensity. To test these hypotheses we compared germination responses in gradients of high to low management intensity within each species (cultivated, *in situ*-managed, and wild populations, respectively) and between species (*S. pruinosus*, *P. chichi*, *P. chende*, and *M. schenckii*, respectively).

2. Methods

2.1. Study area

Wild, *in situ*-managed, and cultivated populations of *S. pruinosus*, *P. chichi*, *M. schenckii* and *P. chende* were studied within the

territory of the villages of San Luis Atolotitlán, Caltepec and Xochiltepec, in the municipalities of Caltepec, and Zapotitlán Salinas, Puebla, in central Mexico (Appendix 1, electronic version only). Climate in this area is semiarid; with annual mean temperature and rainfall of 18 °C and 655 mm respectively, according to the nearest meteorological station in Caltepec (García, 1988). Fruits of wild and *in situ*-managed populations of *S. pruinosus* were also collected within the territory of the village of San Rafael, in the municipality of Coxcatlán, Puebla, where annual mean temperature and precipitation are 24 °C and 441 mm of rainfall, respectively (Casas et al., 1999b).

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

2.2. Seed sampling

From March to June 2005, a total of ten mature fruits per plant were collected from ten individual plants randomly sampled in each of two populations per management type of the species studied. Seeds were separated from the fruit pulp through a sieve, and then dried at room temperature (20 ± 2 °C) for eight days. The seeds collected from all fruits per management type per species were mixed and stored in paper bags at room temperature for six months.

2.3. Seed germination

The effect of water on seed germination percentage of seeds was tested through an experiment including different water potential treatments in a growth chamber (Environmental Growth Chambers Inc., Chagrin Falls, Ohio). Water potentials were established through aqueous solutions of polyethyleneglycol (PEG 8000, Sigma) measured in megapascals (MPa). Particular concentrations of PEG 8000 were determined with the Solute Potential and Molar-Molar-g Solute/g Water Interconversion (SPMM) program (Michel and Radcliffe, 1985). The following were the water potentials tested: 0.0 (control, with distilled water), -0.2 MPa [0.021 M], and -0.4 MPa [0.028 M]. Treatments were established in Petri dishes (100 × 15 mm) with 20 ml of the corresponding PEG 8000 solution, where 25 seeds were placed on a piece of gaze in order to maintain the seeds out of the solution. The Petri dishes were covered with parafilm and incubated in a growth chamber at constant temperature (25 °C) and 12-h photoperiod, each treatment having four replicates. Before the experiment, seeds were disinfected through 5 min immersion in a solution of 30% ethanol and 15 min in a 25% solution of Ca(ClO)₂. Germinated seeds were identified as those showing a clear radicle protrusion. Germination was monitored daily during 40 days.

2.4. Statistical analyses

Maximum germination was defined as the cumulative percentage of seeds germinated after 40 days since sowing date. The effect of water potential treatment and management type on

germination rate (proportion of seeds germinating per day) was evaluated using Analysis of Deviance based on General Linear Models (GLM, Crawley, 1993). In our models, the cumulative proportion of germinating seeds was the dependent variable, time (days after sowing date) was a continuous independent variable, and water potential (factor with three levels) and management type (factor with three levels) were categorical independent variables. We used a binomial error and a logistic link function as indicated for proportional dependent variables; in this error type, the deviance (equivalent of variance in a model with a normal type error) explained by independent variables can be considered to be an approximated χ^2 value (Crawley, 1993). The cumulative proportion of germinating seeds (y) after t days was then given by next model:

$$y = \frac{e^{(a+(bt)-(ct^2))}}{1 + e^{(a+(bt)-(ct^2))}}$$

Here, coefficient a is the y intercept (starting germination), coefficient b the initial germination rate and c is a coefficient indicating whether the initial germination rate increases (in such case, c adopts a negative value) or decreases (in such case, c adopts a positive value) with time. The effect of water potential treatments and management types on germination rate was evaluated by the deviance explained by the interaction of each or both of these factors with the linear or the quadratic time (t^2) term. Statistical analyses were conducted using software GLIM version 3.77 (Royal Statistical Society, 1985).

3. Results

3.1. Germination rates within species

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

All logistic models adjusted were significant and explained more than 96% of variation of germination behavior throughout time (Table 1, Figs. 1–4). Time explained a high percentage of the total variance in all species studied (43.6% in *S. pruinosus*, 32.5% in *P. chichipe*, 52.4% in *M. schenckii* and 71.4% in *P. chende*; Table 1). In all cases the quadratic time term was significant, indicating that germination rate declined as time advanced. Also, in the four species studied water potential had a significant effect on starting germination proportion, but models for *S. pruinosus* and *P. chichipe* explain more than 49% of the variation whereas for *M. schenckii* and *P. chende* explain less than 25% of the variation (Table 1). In general, germination starting of seeds of all species studied was delayed as long as water potential decreased. There were also significant differences in seed germination according to management types within each species (Table 1).

In all species studied the interaction Time \times Water Potential and Time² \times Water Potential (except in *P. chende*) were significant (Table 1 and Figs. 1–4), indicating that the slopes of curves describing germination rates varied significantly between treatments of water potential throughout time. In *S. pruinosus*, the maximum germination rate was reached faster in the control treatment and the slopes declined when the water potential decreased (Fig. 1). In *P. chichipe* and *M. schenckii* the maximum germination rate was reached faster in the treatment of water potential -0.2 MPa (Figs. 2 and 3). In *P. chende* the maximum germination rate was delayed with dryness but it reached similarly in all treatments (Fig. 4).

The interaction Time \times Management was significant for *S. pruinosus* and *P. chichipe* (Table 1). In *S. pruinosus*, control seeds

Table 1

Analysis of deviance for the number of germinating seeds of populations of columnar cacti under different management regime within a gradient of water potential.

Species	Factor	r ²	Deviance ($\sim\chi^2$)	d.f.	P
<i>Stenocereus pruinosus</i>	Management	0.018	72.90	2	<0.001
	Water Potential	0.490	1915.20	2	<0.001
	Management \times Water Potential	0.004	17.68	4	0.001
	Time	0.436	1699.00	1	<0.001
	Time ²	0.038	151.00	1	<0.001
	Time \times Management	0.003	10.60	2	0.005
	Time \times Water Potential	0.011	45.70	2	<0.001
	Time ² \times Management	0.0002	7.20	2	0.027
	Model	0.98	3919.00	16	
	Residual	0.018	72.80	208	
	Total		3991.60	224	
<i>Polaskia chichipe</i>	Management	0.005	15.10	2	0.001
	Water Potential	0.513	1688.00	2	<0.001
	Management \times Water Potential	0.016	54.27	4	<0.001
	Time	0.325	1070.00	1	<0.001
	Time ²	0.084	275.70	1	<0.001
	Time \times Management	0.004	12.49	2	0.002
	Time \times Water Potential	0.006	20.19	1	<0.001
	Time ² \times Water Potential	0.004	12.54	2	0.002
	Model	0.957	3148.29	15	
	Residual	0.043	142.54	343	
	Total		3290.00	359	
<i>Myrtillocactus schenckii</i>	Management	0.009	21.5	2	<0.001
	Water Potential	0.243	555.0	2	<0.001
	Management \times Water Potential	0.081	185.4	4	<0.001
	Time	0.524	1194.0	1	<0.001
	Time ²	0.084	190.4	1	<0.001
	Time \times Water Potential	0.021	47.9	2	<0.001
	Time ² \times Water Potential	0.003	7.75	2	0.021
	Model	0.966	2201.95	14	
	Residual	0.034	77.57	345	
	Total		2279.30	359	
	<i>Polaskia chende</i>	Management	0.013	28.44	1
Water Potential		0.085	184.30	2	<0.001
Management \times Water Potential		0.012	26.61	2	<0.001
Time		0.714	1540.00	1	<0.001
Time ²		0.112	242.00	1	<0.001
Time \times Water Potential		0.006	14.01	2	0.001
Time ² \times Management \times Water Potential		0.019	41.54	3	<0.001
Model		0.962	2076.90	12	
Residual		0.037	79.45	136	
Total			2157.50	149	

had a higher starting germination rate (Fig. 1a) as well as a faster germination rate than in the other treatments. In this species, the reduction of water potential determined a drastic decrease in germination rate, with the *in situ*-managed populations showing lower germination rate than wild and cultivated populations.

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

Compared with all the species studied, seeds of *M. schenckii* had the highest delay of the starting germination rates in all treatments. The faster germination rates occurred in the -0.2 MPa treatment. In

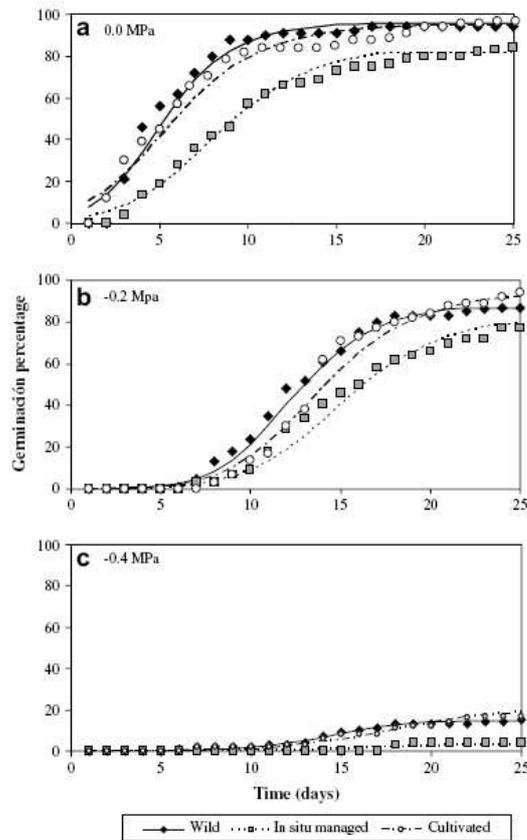


Fig. 1. Fitted log-linear models to germination of seeds from wild, *in situ*-managed, and cultivated populations of *S. pruinosa* under different water potential treatments given by polyethikenglicol concentration.

the case of *P. chende* the highest starting germination rate was observed in the control treatment, and it decreased with the decreasing of water potential.

The interaction Management \times Water Potential was significant in all the cases studied. In *S. pruinosa* seeds from wild and cultivated populations germinated faster and in a higher percentage than seeds from *in situ*-managed populations in all treatments of water potential (Fig. 1). The maximum cumulative germination percentage was similar in the control and -0.2 MPa treatments although in this last treatment germination was slower. Germination in all populations of *S. pruinosa* decreased drastically in the -0.4 MPa treatment. A similar germination behavior was observed in *P. chichipe* although in this case seeds from all populations germinated similarly (Fig. 2). In the case of *M. schenckii* seeds from all populations germinated faster and in a higher percentage in the -0.2 MPa treatment and in this treatment seeds from *in situ*-managed and cultivated populations germinated better than seeds from the wild (Fig. 3). In the control treatment, seeds from wild and cultivated populations germinated similarly among themselves and better than seeds from *in situ*-managed populations, but this pattern was the contrary in the treatment of -0.4 MPa, in which germination of seeds from wild and cultivated populations was low.

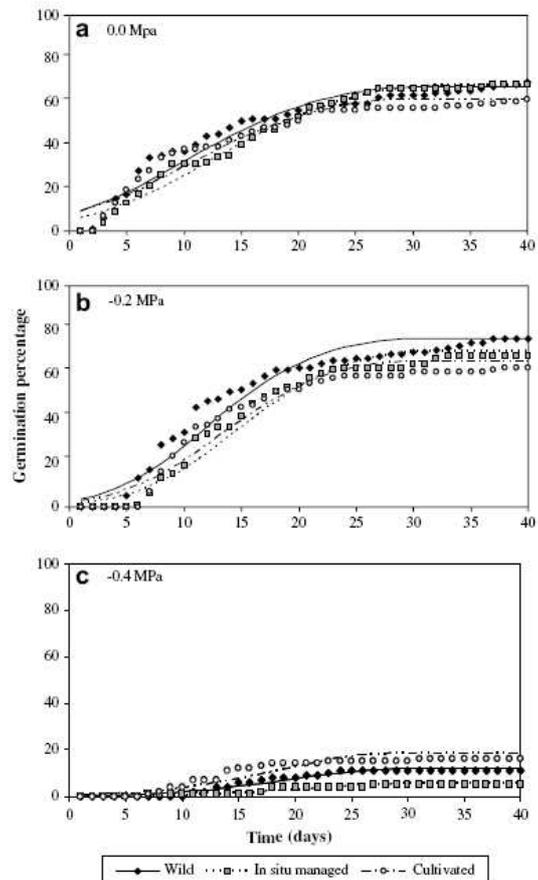


Fig. 2. Fitted log-linear models to germination of seeds from wild, *in situ*-managed, and cultivated populations of *P. chichipe* under different water potential treatments given by polyethikenglicol concentration.

Seeds of *P. chende* germinated more slowly with decreasing of water potential. Seeds from wild and *in situ*-managed populations germinated similarly among themselves in control and -0.4 MPa treatments, but in the treatment of -0.2 MPa seeds from wild populations germinated faster and in a higher proportion than seeds from *in situ*-managed populations (Fig. 4).

3.2. Germination rates between species

In all treatments of water potential, the starting germination was significantly different among species between species and management types (significant species, management, and species \times management interactions). However, germination rate was only affected by species but not for management types (Table 2).

Appendixes 2 and 3 (electronic version only) compare the cumulative germination curves of the species studied by management type in the water potential treatments 0.0 and -0.2 MPa, respectively. In all plots, seeds from populations of *M. schenckii* had

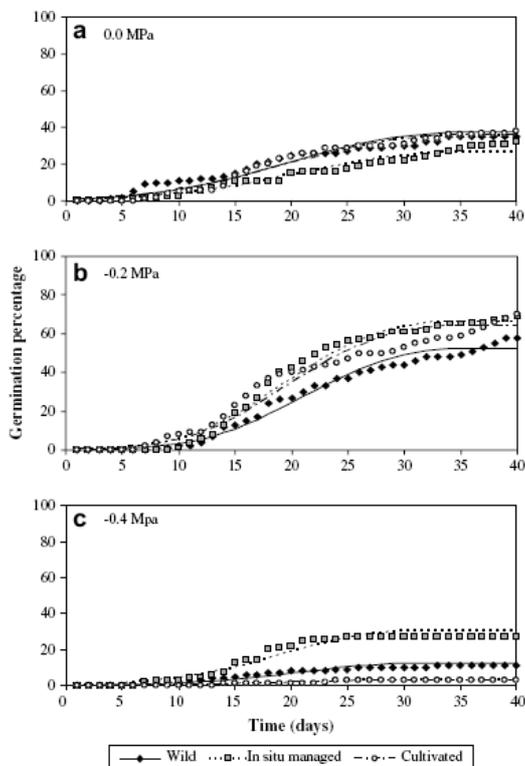


Fig. 3. Fitted log-linear models to germination of seed from wild, *in situ*-managed and cultivated populations of *M. schenckii* under different water potential treatments given by polyethyleneglycol concentration.

the lowest germination rates, whereas seeds from populations of *P. chichipe* had intermediate rates and the highest rates were observed in *S. pruinosus* and *P. chende*. Appendix 4 (electronic version only) shows germination rates of seeds from populations of all the species studied in the water potential -0.4 MPa, indicating that seeds of *P. chende* maintain high germination rates, whereas germination of seeds of the other species drastically decreases.

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

4. Discussion

With the only exception of seeds of *M. schenckii*, seeds of the species studied germinated rapidly within the first week of the experiment. Germination starting of seeds of *S. pruinosus* and *P. chichipe* is affected by water potential ($r^2 = 0.49$ and 0.51 , respectively), whereas germination of seeds of *M. schenckii* and *P. chende* is less affected ($r^2 = 0.24\%$ and 0.09 , respectively). This information indicates that availability of water differently affects seed germination of the species studied, *P. chende* and *M. schenckii* being apparently more resistant to dryness than *S. pruinosus* and

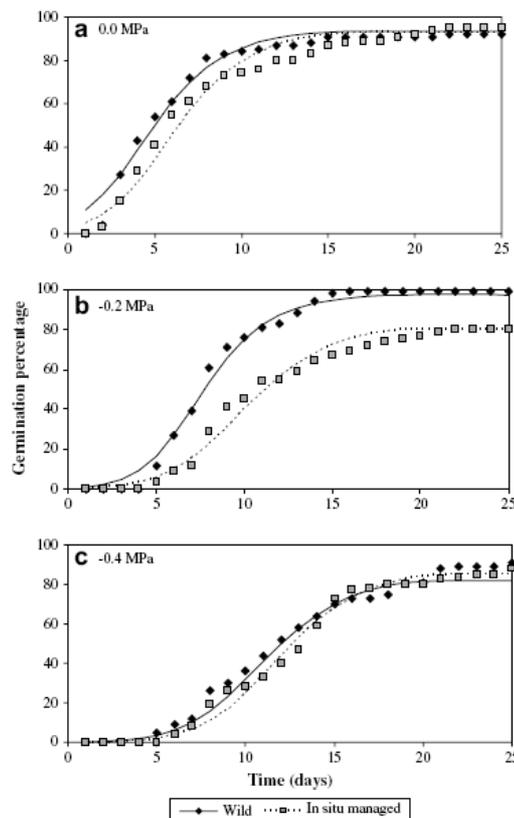


Fig. 4. Fitted log-linear models to germination of seeds from wild, and *in situ*-managed populations of *P. chende* under different water potential treatments given by polyethyleneglycol concentration.

P. chichipe. This conclusion is consistent with results on germination rates, which in seeds of *S. pruinosus* and *P. chichipe* significantly decreased in treatments with lower availability of water, whereas in seeds of *M. schenckii* these were high in the treatment of intermediate water potential and in seeds of *P. chende* these were high in all water potential treatments. The behavior of seeds of *S. pruinosus*, which more drastically decreased their germination rates with dryness, could be an expression of the adaptation of this species to relatively more humid environments compared with the other species analyzed. In fact, *S. pruinosus* is naturally distributed on alluvial soils of bottom areas of gullies, sites with relatively higher humidity than the bordering slopes in which the species is absent. The other species (*P. chende*, *P. chichipe*, and *M. schenckii*) frequently occur together in the vegetation types called "chichiperas" and "garambullales" although at different proportions. Nevertheless occurring in similar environments they show differences in germination patterns. This is not a strange case in arid and semiarid areas since in a number of plant species sharing the same habitat strong differences have been found in the amount of water seeds need to germinate (Gutterman, 1993). According to Gutterman (1993), every species may have particular mechanisms regulating the starting germination point in the right time and space to

Table 2
Analysis of deviance for the number of germinating seeds of columnar cacti from different populations under different type of management in treatments of water potential given by polyethyleneglicol concentration.

Water Potential	Factor	r ²	Deviance (~X ²)	d.f.	P
0.0 MPa	Species	0.4398	1742.00	3	<0.001
	Management	0.0123	48.97	2	<0.001
	Species × Management	0.0111	44.03	5	<0.001
	Time	0.3406	1349.00	1	<0.001
	Time ²	0.0488	193.30	1	<0.001
	Time × Species	0.0844	334.50	3	<0.001
	Time × Species × Management	0.0050	20.10	7	0.005
	Time ² × Species	0.0199	79.13	3	<0.001
	Model	0.9622	3811.03	25	
	Residual	0.0379	150.28	339	
	Total		3960.60	364	
−0.2 MPa	Species	0.0703	295.60	3	<0.001
	Management	0.0051	21.60	2	<0.001
	Species × Management	0.0226	95.10	5	<0.001
	Time	0.6294	2644.00	1	<0.001
	Time ²	0.0809	340.10	1	<0.001
	Time × Species	0.1251	525.50	3	<0.001
	Time × Species × Management	0.0183	76.95	7	<0.001
	Time ² × Species	0.0134	56.49	3	<0.001
	Model	0.9654	4055.34	25	
	Residual	0.0344	144.75	339	
	Total		4200.60	364	
−0.4 MPa	Species	0.4743	1223.00	3	<0.001
	Species × Management	0.0968	249.80	7	<0.001
	Time	0.2573	663.60	1	<0.001
	Time ²	0.0403	104.10	1	<0.001
	Time × Species	0.1044	269.40	3	<0.001
	Time ² × Species	0.0067	17.35	3	<0.001
	Model	0.9801	2527.25	18	
	Residual	0.0197	50.89	346	
	Total		2578.40	364	

enhance seedlings establishment, as well as mechanisms that increase the diversity of germination responses, which increases the probability of germination success of at least one proportion of the seeds produced.

Seed germination rates were affected according to the management type in *S. pruinosus* and *P. chichipe*, but not in *M. schenckii* and *P. chende*. However, in all treatments seeds of cultivated and wild populations of *S. pruinosus* and *P. chichipe* germinated similarly among themselves, faster and in higher cumulative percentage than seeds of *in situ*-managed populations. These results do not confirm our original hypothesis predicting higher requirements of water in seeds from cultivated populations compared with seeds from wild and *in situ*-managed populations, as suggested by studies with *S. stellatus* by Rojas-Aréchiga et al. (2001) and with *P. chichipe* by Otero-Arnaiz et al. (2003), which found that seeds of cultivated populations had higher cumulative germination percentage and germinated faster than those from wild populations. The authors of those studies suggested that higher percentage and velocity of seed germination from cultivated and *in situ*-managed populations could be associated to artificial selection in favor of larger and heavier seeds indirectly associated to larger fruits, as well as to artificial selection that occasionally practice the local people in favor of more vigorous seedlings (Casas et al., 1999a). The morphometric studies by Luna (1999), Cruz and Casas (2002) and Carmona and Casas (2005) found that in the cases of *S. pruinosus*, *P. chende*, and *P. chichipe*, respectively, seeds from

cultivated populations are significantly larger than those from wild populations and, therefore, a pattern of germination behavior similar to that of *S. stellatus* was expected.

However, our results are not consistent with this explanation and the reason appears to be related to study methods. Rojas-Aréchiga et al. (2001) and Otero-Arnaiz et al. (2003) compared germination rates of seeds from wild plants using individual plants representing clear signs of domestication, whereas in our experiments seeds from individual plants randomly sampled were mixed. Under such different experimental conditions, it is possible to expect that germination of seeds from individual plants with clear signs of domestication differed clearly with seed germination of wild individual plants, whereas in the mixture of seeds from individual plants with clear and no clear signs of domestication these effects were apparently counteracted. This hypothesis can be tested in further studies, but these patterns in turn can be explained because in all cases analyzed domestication is incipient and gene flow between wild and managed populations is high, continually counteracting effects of artificial selection and adaptations to germination under managed environments.

We found lower germination of seeds from *in situ*-managed populations compared with seeds from wild and cultivated populations. Such responses could be related with relatively higher inbreeding occurring in these populations as it has been reported by Otero-Arnaiz et al. (2005a,b) for *P. chichipe*, Ruíz-Durán (2007) for *P. chende*, and Parra et al. (2008) for *S. pruinosus*.

Summarizing, every species studied had specific responses to different water potentials and different capacities for resisting its variations. At population level, artificial selection appears to have affected little or nothing the germination responses and differences found in the *in situ*-managed populations could be associated to inbreeding depression rather than to local adaptations to disturbed environments. However, in order to identify more clearly particular responses in germination behavior associated to domestication of columnar cacti, it would be necessary to conduct experiments controlling germination of seeds from individual plants with clear signs of domestication and comparing with germination of seeds from plants without these signs. It would be also necessary to analyze seed germination of the species studied in relation to other factors such as light, temperature, soil texture and nutrients, as well as experiments in wild, *in situ*-managed and cultivated environments, in order to identify other factors associated to management that may influence germination. In addition, it would be important to compare seedling performance after establishment, since it may vary according to conditions of shade, soils and temperature, factors that are highly variable under human management.

Responses in germination behavior associated to domestication of columnar cacti are not clear enough for the moment. It is in part due to the incipient level of domestication of these plants, and more clear responses could be found controlling seed size associated to selection favoring fruit size. Also, interesting responses could be found in performance of seedlings derived from larger fruits seeds.

Acknowledgements

The authors thank DGAPA, UNAM (research projects IN220005 and IN219608), SEMARNAT/CONACYT, Mexico (research project 2002-C01-0544), and Royal Botanic Gardens, Kew, for financial support, as well as Edgar Pérez Negrón for field work assistance, Dr. Alfonso-Valiente-Banuet for critical review of a preliminary version, and people of the villages of the study area, who kindly allowed us to work in their land. The final version of the manuscript was written while JBM was on sabbatical at Department of Ecology

and Evolutionary Biology, University of Connecticut supported by fellowships of CONACYT and DGAPA, UNAM, Mexico.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data associated with this article can be found, in the online version, at doi:10.1016/j.jaridenv.2008.12.018.

References

- Blancas, J.J., 2007. Manejo tradicional y variación morfológica de *Myrtillocactus schenckii* (J.A. Purpus) Britton y Rose, en el Valle de Tehuacán, Puebla. MSc dissertation, Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México.
- Carmona, A., Casas, A., 2005. Management, phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 60, 115–132.
- Casas, A., 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* 3, 279–292.
- Casas, A., Caballero, J., Valiente-Banuet, A., 1999a. Use, management and domestication of columnar cacti in south central México: a historical perspective. *Journal of Ethnobiology* 19, 71–95.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Dávila, P., 1999b. Morphological variation and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86, 522–533.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Dávila, P., 1999c. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86, 534–542.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Viveros, J.L., Caballero, J., Cortés, L., Dávila, P., Lira, R., Rodríguez, I., 2001. Plant resources of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Economic Botany* 55, 129–162.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Solís, L., Pérez-Negrón, E. El manejo de la biodiversidad en el desierto: el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. In: Toledo, V.M. (Ed.), *La Biodiversidad de México: inventarios, usos, manejos, conservación e importancia cultural*. Fondo de Cultura Económica, in press.
- Crawley, M.J., 1993. *GLIM for Ecologists*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Cruz, M., Casas, A., 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51, 561–576.
- Darwin, C., 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life*. John Murray, London.
- Evans, L.T., 1993. *Crop Yields and World Food Supply*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Frary, A., Doganlar, S., 2003. Comparative genetics of crop plant domestication and evolution. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 27, 59–69.
- García, E., 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Gutterman, Y., 1993. *Seed Germination in Desert Plants: Adaptations of Desert Organisms*. Springer-Verlag, Berlin.
- Harlan, J.R., 1971. Agricultural origins: centers and noncenters. *Science* 174, 468–474.
- Harlan, J.R., 1992. Origins and processes of domestication. In: Chapman, G.P. (Ed.), *Grass Evolution and Domestication*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 159–175.
- Hawkes, J.G., 1983. *The Diversity of Crop Plants*. Harvard University Press, London.
- Luna, C., 1999. *Etnobotánica de la Pitaya Mixteca (Pachycereae)*. PhD dissertation, Colegio de Posgraduados, Chapingo, México.
- MacNeish, R.S., 1967. A summary of the subsistence. In: Byers, D.S. (Ed.), *The Prehistory of the Tehuacán Valley*. Vol. 1: Environment and Subsistence. University of Texas Press, Austin, TX, pp. 290–309.
- MacNeish, R.S., 1992. *The Origins of Agriculture and Settled Life*. University of Oklahoma Press, Norman, OK, USA.
- Michel, B.E., Radcliffe, D., 1985. A computer program relating solute potential to solution composition for five solutes. *Agronomy Journal* 87, 126–130.
- Otero-Armaiz, A., Casas, A., Bartolo, C., Pérez-Negrón, E., Valiente-Banuet, A., 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central México: reproductive biology. *American Journal of Botany* 4, 593–602.
- Otero-Armaiz, A., Casas, A., Hamrick, J.L., 2005a. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe* an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* 14, 4313–4322.
- Otero-Armaiz, A., Casas, A., Hamrick, J.L., Cruse-Sanders, J., 2005b. 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., Pérez-Salícup, D., Lira, R., Casas, A., 2008. Population genetics and process of domestication of *Stenocereus prinosus* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 72, 1997–2010.
- Rojas-Arrechiga, M., Casas, A., Vázquez-Yañes, C., 2001. Seed germination on wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 49, 279–287.
- Royal Statistical Society, 1985. *GLIM (General Linear Interactive Model)*, Versión 3.77. Royal Statistical Society, London.
- Ruiz-Durán, M.E., 2007. *Patrones de diversidad genética y procesos de domesticación de Polaskia chende* (Cactaceae). BSc dissertation, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P., Flores-Hernández, N., Arizmendi, M.C., Villaseñor, J.L., Ortega, J., 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67, 24–74.

CAPÍTULO 2

GERMINATION DIFFERENTIATION PATTERNS OF WILD AND DOMESTICATED COLUMNAR CACTI IN A GRADIENT OF ARTIFICIAL SELECTION INTENSITY.

Susana Guillén, Teresa Terrazas, Erick De la Barrera, Alejandro Casas.

Germination differentiation patterns of wild and domesticated columnar cacti in a gradient of artificial selection intensity

Susana Guillén · Teresa Terrazas ·
Erick De la Barrera · Alejandro Casas

Received: 29 January 2010 / Accepted: 10 June 2010 / Published online: 1 July 2010
© Springer Science+Business Media B.V. 2010

Abstract Germination of wild and managed populations of columnar cacti was compared to analyze differences associated to management intensity. The species studied: *Polaskia chende*, *Escontria chiotilla*, *Myrtillocactus schenckii*, *Polaskia chichipe*, and *Stenocereus pruinosus* are in a gradient from lower to higher management intensity, respectively. Within each species wild, silvicultural, and cultivated populations also represent a gradient from lower to higher management intensity. We hypothesized that seeds of plants under higher management intensity would require more water to germinate than others since managed environments are relatively wetter than unmanaged environments. Such pattern could be visualized within and among species according to management intensity. We tested germination of seeds from different populations of the different species to the water potentials: 0.0, -0.2, -0.4, -0.6, -0.8, and -1.0 MPa. In all species studied seeds of managed populations had significantly more mass than seeds

from wild populations. Each species had different susceptibility to water availability decrease, which could be related to particular adaptations to drought resistance. *Stenocereus pruinosus* and *Polaskia chende* were the most and least susceptible species, respectively. In control treatments of all species, seeds of managed populations had higher germination rate than seeds from wild populations, but when water availability decreased the pattern was the contrary. Our results suggest that artificial selection for larger fruits and heavier seeds in plants established in wetter environments have affected germination patterns. Although species have particular critical points of water availability for germination, differences in germination patterns are more pronounced according to management and artificial selection intensity.

Keywords Artificial selection · Cactaceae · Domestication · Germination and crop evolution · Mesoamerica · Tehuacán Valley · Traditional management

S. Guillén · E. De la Barrera · A. Casas (✉)
Centro de Investigaciones en Ecosistemas,
UNAM Campus Morelia, Apartado Postal 27-3
(Santa María de Guido), 58190 Morelia,
Michoacán, México
e-mail: acasas@oikos.unam.mx

T. Terrazas
Departamento de Botánica, Instituto de Biología,
Universidad Nacional Autónoma de México,
Apartado Postal 70-233, 04510 México, México

Introduction

Crop evolution directed by humans can drive a significant differentiation in morphological, physiological and reproductive aspects compared with their wild relatives (Hawkes 1983; Harlan 1992). Such differentiation results mainly from artificial selection

in favor of survival and reproduction of phenotypes convenient to human beings and unfavouring or eliminating other phenotypes (Darwin 1859; Harlan 1992). In areas where crops coexist with their wild relatives, artificial selection changes the frequencies of phenotypes and genotypes in managed populations and those changes determine significant differentiation between crops and wild relatives; however, because gene flow continually counteracts effects of selection, the resulting differentiation depends on the amount of both processes (Casas et al. 2007). Physiological aspects related to breaking dormancy, velocity, and synchrony of seed germination have been important in relation to the human-made environments where plants are propagated, as well as the ease of manipulation of cultivated stands (Hawkes 1983; Harlan 1992; Evans 1993; Frary and Doganlar 2003).

Domestication is a continuous process which in some cases has achieved total dependence of plants on humans to survive and reproduce (Harlan 1992). However, in numerous species the process has intermediate levels of advance, depending on intensity of artificial selection, the antiquity of the process, and amount of gene flow among crops and wild relatives (Harlan 1992; Casas et al. 2007). The continuum of forms of management and domestication degrees is particularly evident in areas with long history of human culture of domestication. One of this areas is Mesoamerica in central Mexico (Hawkes 1983), where domestication has been documented to occur not only through cultivation but also through management of wild plant populations in agroforestry systems (Casas et al. 2007). Studies with *Stenocereus stellatus* Riccob. (Casas et al. 1999b), *Stenocereus pruinosus* (Otto) Buxb. (Luna and Aguirre 2001; Parra et al. 2008), *Escontria chiotilla* Rose (Arellano and Casas 2003), *Polaskia chende* (Gossel.) A. C. Gibson et K. E. Horak (Cruz and Casas 2002), *Polaskia chichipe* (Rol.-Goss.) Backeb. (Otero-Arnaíz et al. 2005), and *Myrtillocactus schenckii* Britton et Rose (Blancas et al. 2009) have documented cases under different management and artificial selection intensity in wild populations, in silviculture managed populations in agroforestry systems, and in cultivated stands in homegardens. These studies have identified that the different degrees of intensity of artificial selection have determined different degrees of morphological and genetic divergences (Casas et al.

2007). These cases, therefore, offer the possibility to explore the consequences of management intensity in physiological aspects such as germination.

Changes driven by domestication on seed germination and seedling establishment of columnar cacti have been seldom studied. Rojas-Aréchiga et al. (2001) and Otero-Arnaíz et al. (2003) found in *Stenocereus stellatus* and *Polaskia chichipe*, respectively that seeds from plants of managed populations had higher germination velocity and percentage than seeds from wild plants, suggesting that artificial selection could have determined effects on germination. More recently, Guillén et al. (2009) evaluated effects of different levels of water availability on germination of seeds from managed and unmanaged plants of *Stenocereus pruinosus*, *Polaskia chichipe*, *Myrtillocactus schenckii* and *Polaskia chende*, finding different levels of susceptibility to water availability among species, but no clear patterns associated to management. However, these authors recognize that their results could be due to the fact that their experiments were conducted with seeds selected from individuals showing the clearest signs of domestication, whereas Guillén et al. (2009) utilized seed samples of plants randomly chosen from each population considered which, given the incipient level of domestication in all cases analyzed could obscure the effect of domestication on germination patterns.

Morphometric studies have concluded that artificial selection has favored plants producing larger fruits with also larger and more numerous seeds (Casas et al. 1999b, Luna and Aguirre 2001, Hammer 2001, Parra et al. 2008, Arellano and Casas 2003, Cruz and Casas 2002, Otero-Arnaíz et al. 2003, Blancas et al. 2009). For instance, Rojas-Aréchiga et al. (2001) suggested that in *S. stellatus* seed size has been indirectly favored because people favor larger fruits and this change could explain the differences they found in germination behavior. Large sized seeds generally have more developed embryos and higher reserves of energy, and this is the reason why these seeds may have higher germination rates and velocity (Evans 1993; Ayala-Cordero et al. 2004). But also, these seeds may have different requirements for germination (i.e. more water) than smaller seeds.

Studies of reproductive biology of *S. stellatus* (Casas et al. 1999b), *Polaskia chichipe* (Otero-Arnaíz et al. 2003), *P. chende* (Cruz and Casas 2002), and *E. chiotilla* (Oaxaca-Villa et al. 2006) suggest that

there are no spatial or temporal barriers for pollen flow among populations under different management type which have morphological and genetic divergences and, therefore, such divergences have been explained mainly as a result of artificial selection. It has been proposed that differential success of seeds and seedlings from cultivated plants in wild environments could favor the divergences documented (Casas et al. 1999b), but this supposition has not been tested yet. This supposition is based on the fact that environments in homegardens are markedly different than in wild populations, such homegardens are generally more shaded, and soils are wetter and with higher organic matter than in the wild (Casas et al. 1999a, b). It is widely known that in wild populations columnar cacti generally require nurse plants able to provide shade and microenvironmental conditions favorable to germinate and seedling establishing (Drennan 2009). It is therefore clear that these factors determine strong selection on seed and seedling success. It is, however, unknown how different are safe sites under nurse plants canopies from sites in mesic homegardens.

Seed germination and seedling establishment are critical stages in the life cycle of most plants, when survival bottlenecks are most severe, putting in risk viability of populations (Steenbergh and Lowe 1969; Valiente-Banuet et al. 1991; De la Barrera et al. 2009). Water availability is a main factor influencing these stages in arid environments (Rojas-Aréchiga et al. 2001).

Edible fruits of *Stenocereus pruinosus*, *Polaskia chichipe*, *Myrtillocactus schenckii*, *Escontria chiotilla* and *Polaskia chende* are among the principal resources for people of the Tehuacán-Cuicatlán Valley (Casas et al. 1999a; Hammer 2001). Fruits of all these species are gathered in the wild, but all of them are also under silvicultural management in agroforestry systems, whereas *S. pruinosus*, *P. chichipe*, and *M. schenckii* are also cultivated in homegardens (Casas 2001; Casas et al. 1999a). Cultivation of *S. pruinosus* is more intense because its vegetative propagation is easier and exhibits a faster growth than *P. chichipe* and *M. schenckii*. In turn, cultivation of *P. chichipe* is more intense than that of *M. schenckii* because people prefer its fruits. *Escontria chiotilla* and *P. chende* are less intensely managed than the other species mentioned because vegetative propagation is less successful and growth slower

than in the other species (Cruz y Casas 2002; Arellano and Casas 2003). Vegetative propagation is particularly important in the process of domestication of cacti (Casas et al. 1999a, b; Hammer 2001). In the columnar cacti studied people use to select favorable phenotypes from which branches are extracted, dried and planted. In the cases of *Stenocereus* species planting branches in vertical position is the most common cultivation form, whereas in *Polaskia chichipe* and *Myrtillocactus schenckii* vegetative propagation is more successful from branches planted in horizontal position (Casas et al. 1999a, b, 2007; Blancas et al. 2009).

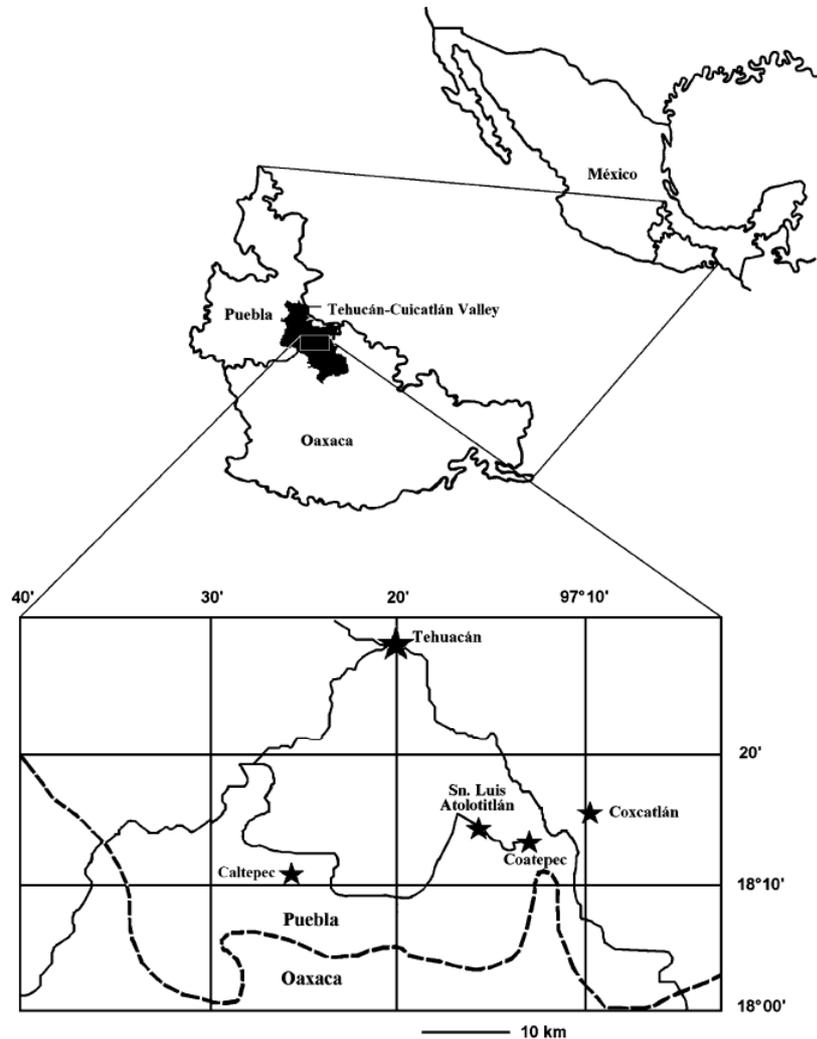
Our study was directed to answer the following questions: (1) Is seed size correlated to management intensity and in turn with germination patterns? (2) Has management intensity determined susceptibility of seeds to germinate in low water availability? If seed germination is affected by artificial selection in favor of larger fruits, it is possible to expect that seeds of more intensely managed columnar cacti plants are also larger. Consequently, the germination behavior should be different in seeds from plants of more or less intensely managed populations, larger seeds germinating more and faster. If conditions of managed environments have influenced germination patterns, it is possible to expect that seeds from plants of managed populations are more susceptible to water availability than seeds from wild plants. Thus, we expect that differences between wild and managed populations will be more pronounced in *S. pruinosus*, then in *P. chichipe*, *M. schenckii*, and than in *E. chiotilla* and *P. chende*.

Materials and methods

Study area

Wild and cultivated populations of *Stenocereus pruinosus* (Otto) Buxb, *Polaskia chichipe* (Rol.-Goss.) Backeb. and *Myrtillocactus schenckii* Britton et Rose, and wild and silvicultural populations of *Polaskia chende* (Gossel.) A. C. Gibson et K. E. Horak and *Escontria chiotilla* Rose were studied in San Luis Atolotitlán, Caltepec, and Coatepec in the municipalities of Caltepec and Zapotitlán, Puebla within the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve (Fig. 1). Climate in the region is arid and semiarid with annual

Fig. 1 Study area. Location of populations of the columnar cacti studied in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Central Mexico



mean temperature and precipitation of 18°C and 655 mm, according to the meteorological station of Caltepec (García 1981). Fruits of *S. pruinosus* and *E. chiotilla* from wild and cultivated populations were also collected in the municipality of Coxcatlán, Puebla, with annual mean temperature and precipitation of 24°C and 441 mm, respectively (Casas et al. 1999a).

Stenocereus pruinosus and *E. chiotilla* are found in the tropical deciduous forest and are distributed mainly in alluvial soils, dominating the vegetation along with the columnar cacti *Pachycereus hollianus* (F. A. C. Weber) Buxb. and *P. weberi* (J. M. Coult.) Backeb. (Valiente-Banuet et al. 2009; Casas et al.

1999a). *P. chende* and *P. chichi* are dominant components of the thorn-scrub forests locally called “chichipera” developing on volcanic soils (Valiente-Banuet et al. 2000). *Myrtillocactus schenckii* can be found in “chichipera” but becomes the dominant species in the vegetation type called “garambullal” also growing on volcanic soils (Blancas et al. 2009).

Fruit and seed collection

Between April and May 2009, a total of eight mature fruits per plant were collected from 10 individuals per species in each population analyzed. Fruits collected

were within the average ± 1 SD weight range reported in previous morphometric studies in wild, silviculture managed and cultivated populations (Cruz and Casas 2002; Arellano and Casas 2003; Otero-Araniz et al. 2003; Blancas et al. 2009; Parra et al. 2008). Seeds were separated from the pulp and stored in paper bags at room temperature ($20 \pm 2^\circ\text{C}$) until experiments established. Before the experiments, seeds from each population type were mixed and samples of 100 seeds were separated and weighted.

Evaluation of percentage and velocity of seed germination

The effect of water availability on percentage and velocity of seed germination was analyzed through different treatments of water potential controlled in a growth chamber (Percival Scientific I-35 LL, Boone Iowa). Water potential treatments were created by solutions at different concentrations of Polyetilenglicol (PEG 8000, Sigma). PEG concentrations and their water potential were determined using the program Solute Potential and Molar-Molal-g Solute/g Water Interconversion (SPMM, Michael and Radcliffe, 1985). The following solutions were tested: (1) 0.0 MPa (control, with distilled water), (2) -0.2 MPa [0.021 M], (3) -0.4 MPa [0.028 M], (4) -0.6 MPa [0.033 M], (5) -0.8 MPa [0.037 M], and -1.0 MPa [0.041 M]. PEG solutions (20 ml) were deposited in Petri dishes (100×15 mm) where 25 seeds were placed, using a piece of gauze in order to avoid that the seeds sank in the solution. Petri dishes were sealed with parafilm and incubated in the growth chamber at constant temperature (25°C) and neutral photoperiod (12 h light/darkness). Each treatment had four replicates. Before the experiment, seeds were disinfected during 15 min in a solution of 70% $\text{Na}(\text{ClO})_2$. Germination was recorded every 24 h for 40 days; seeds were considered to have germinated when radicle protrusion was observed.

Statistical analyses

Average weight of 80 fruits and 600 seeds were compared among wild, silvicultured and cultivated populations of each species through one-way ANOVAs. Maximum germination was considered as the cumulative percentage of germination after 40 days of starting the experiment. Effects of management type and water

potential on germination rate (germination percentage per day) were evaluated through Deviance Analyses using Generalized Linear Models (GLM, Crawley 1993). In these models, cumulative proportion of germinated seeds was the dependent variable, time (days from the experiment starting) was the continual independent variable, and the water potential (factor with six levels) and management type (factor with two levels) were the categorical independent variables. We used the binomial type error adjusting the data to a logistic function for proportional dependent variables. With this error type the deviance (equivalent to the variance in models of normal type errors) is explained by the independent variables may be considered as an approximation to an X^2 value (Crawley 1993). Cumulative proportion of seeds that germinated (y) after t days was described by the following model:

$$y = \frac{e[(a + (bt) - (ct^2))]}{1 + e[(a + (bt) - (ct^2))]}$$

where a is the ordinate to the origin which indicates the starting of germination, b is the starting germination rate, c indicates the increasing of germination rate (in which case c has negative values) or the decreasing of germination rate (in which case c has positive values) throughout time. Effects of management and water potential treatments on germination rate were evaluated through the deviance explained by the interaction of each and both factors with the linear or quadratic time (t^2), analyzed with the program GLIM version 3.77 (Royal Statistical Society 1985).

Results

Fruit and seed weight

In all species studied, fruits and seeds from cultivated and silviculture populations were heavier than those from wild individuals, except for the case of *Polaskia chende*, in which differences in seed weight between seeds from silviculture managed and wild populations were not significant (Table 1).

Germination rates within species

All species studied germinated in water potential gradients from 0.0 to -0.8 MPa, but only *P. chende*

Table 1 Weight (g) \pm SD of fruits ($n = 80$) and samples of 100 seeds ($n = 6$) of wild, silviculture managed or cultivated populations of columnar cacti species studied from Tehuacán-Cuitatlán Valley

Species	Fruit weight (g)		Seed weight (g)		$F_{(1,158)}$	$F_{(1,10)}$
	Wild		Wild			
	Cultivated	Wild	Cultivated	Wild		
<i>S. pruinosus</i>	61.30 \pm 11.9	135.36 \pm 13.30	0.1906 \pm 0.0043	0.2410 \pm 0.0263	1372.825***	21.353***
<i>P. chichipe</i>	4.83 \pm 0.97	7.80 \pm 0.81	0.0663 \pm 0.0053	0.0760 \pm 0.0017	433.563***	17.339**
<i>M. schenckii</i>	1.00 \pm 0.015	1.14 \pm 0.212	0.0408 \pm 0.0034	0.0541 \pm 0.0036	22.281***	43.127***
	Silviculture managed		Silviculture managed			
<i>E. chiotilla</i>	7.14 \pm 1.35	14.34 \pm 2.72	0.1490 \pm 0.0188	0.1971 \pm 0.0103	448.221***	29.964***
<i>P. chende</i>	16.07 \pm 3.48	19.19 \pm 3.34	0.0474 \pm 0.0004	0.0477 \pm 0.0009	33.421***	0.381 N.S.

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, N.S. = No significant

germinated at the lowest water potential of -1.0 MPa. Logistic models adjusted in all cases were significant and explained more than 94% of total variation of seed germination throughout time (Table 2). Time explained a high percentage of the total variation in all species studied (26% in *Stenocereus pruinosus*, 45.2% in *Polaskia chichipe*, 38.2 in *Myrtillocactus schenckii*, 45% in *Escontria chiotilla*, and 56.5% in *Polaskia chende*; Table 2). In all cases the quadratic time was significant, indicating that germination rate declined with time. In all the species analyzed the effect of water potential treatments was highly significant in the onset of germination, with *S. pruinosus* being the species in which this factor explains the highest percentage (61%) of the total variation (21% in *P. chichipe* and *P. chende*, 38% in *M. schenckii*, and 26.5% in *E. chiotilla*; Table 2). In species studied the germination starting was delayed as long as water availability decreased, and also in all species there were significant differences in the germination starting among seeds from plants under different management types (Table 2).

In all the species studied the interactions *Management* \times *Water potential* and *Time* \times *Water potential* were significant, but the interaction *Quadratic time* \times *Water potential* was significant only for *P. chichipe* and *P. chende* (Table 2) indicating that slopes and inflexion points of germination rate curves varied significantly among the different treatments of water potential. In *S. pruinosus* the maximum germination rate was achieved in the control treatment and the curve slopes decreased as long as water availability decreased (Fig. 2). In *P. chichipe*, *M. schenckii*, and *E. chiotilla* the germination rates increased in seeds from both wild and managed populations at -0.2 MPa and in general decreased as long as also decreased water availability. In all cases germination rate drastically decreased at -0.8 MPa (Figs. 3, 4, 5). In *P. chende* germination rates were relatively high in all treatments, and it was nearly 40% even in the treatment of least water availability tested (-1.0 MPa; Fig. 6).

The interaction *Time* \times *Management* was significant in all species except in *P. chende*, indicating that germination curves of seeds from wild and managed populations were significantly different (Table 2). Seeds from cultivated or silviculture managed populations of species studied had higher germination rate than those seeds from the wild in the control treatment (0.0 MPa; Figs. 2, 3, 4, 5, 6a). In

Table 2 Deviance analysis of the number of germinating seeds from wild and managed populations of the columnar cacti studied in a gradient of water potential

	Factor	Deviance ($\sim x^2$)	df	r^2	P
<i>Stenocereus pruinosus</i>	Management	46.29	1	0.00774	<0.001
	Water potential	3684.00	4	0.61607	<0.001
	Management \times Water potential	113.19	4	0.01892	<0.001
	Time	1558.00	1	0.26054	<0.001
	Time ²	373.10	1	0.06239	<0.001
	Time \times Management	15.40	1	0.00257	<0.001
	Time \times Water potential	69.69	4	0.01165	<0.001
	Model	5859.67	16	0.97991	
	Residual	119.53	383	0.01998	
	Total	5979.80	399		
<i>Polaskia chichipe</i>	Management	286.10	1	0.06443	0.001
	Water potential	943.70	4	0.21252	<0.001
	Management \times Water potential	343.50	4	0.07735	<0.001
	Time	2008.00	1	0.45221	<0.001
	Time ²	389.90	1	0.08780	<0.001
	Time \times Management	162.51	1	0.03659	<0.001
	Time \times Water potential	50.80	4	0.01144	<0.001
	Time \times Management \times Water potential	89.67	4	0.02019	<0.001
	Time ² \times Management	21.22	1	0.00477	<0.001
	Time ² \times Water potential	10.27	4	0.00231	0.0361
	Time ² \times Management \times Water potential	16.76	4	0.00377	0.0022
	Model	4322.43	29	0.97343	
Residual	117.62	370	0.02648		
Total	4440.40	399			
<i>Myrtillocactus schenckii</i>	Management	149.30	1	0.02944	<0.001
	Water Potential	1923.00	4	0.37920	<0.001
	Management \times Water potential	447.00	4	0.08814	<0.001
	Time	1942.00	1	0.38294	<0.001
	Time ²	393.30	1	0.07755	<0.001
	Time \times Management	31.10	1	0.00613	<0.001
	Time \times Water potential	21.64	4	0.00426	<0.001
	Time \times Management \times Water Potential	12.15	4	0.00239	0.0163
	Time ² \times Management	11.21	1	0.00221	<0.001
	Model	4930.7	21	0.97229	
Residual	140.60	378	0.02772		
Total	5071.20	399			
<i>Escontria chiotilla</i>	Management	137.97	1	0.02787	<0.001
	Water potential	1316.00	4	0.26591	<0.001
	Management \times Water potential	338.70	4	0.06843	<0.001
	Time	2225.00	1	0.44958	<0.001
	Time ²	539.60	1	0.10903	<0.001

Table 2 continued

	Factor	Deviance ($\sim x^2$)	df	r^2	P
	Time \times Management	20.00	1	0.00404	<0.001
	Time \times Water potential	13.90	4	0.00280	<0.050
	Time \times Management \times Water potential	25.60	4	0.00517	<0.001
	Time ² \times Management	35.85	1	0.00724	<0.001
	Model	4652.62	21	0.94011	
	Residual	296.45	378		
	Total	4949.00	399		
<i>Polaskia chende</i>	Management	167.30	1	0.01816	<0.001
	Water potential	1958.00	5	0.21256	<0.001
	Management \times Water potential	246.70	5	0.02678	<0.001
	Time	5206.00	1	0.56518	<0.001
	Time ²	774.10	1	0.08403	<0.001
	Time \times Water potential	260.70	5	0.02830	<0.001
	Time \times Management \times Water Potential	272.30	6	0.02956	<0.001
	Time ² \times Water potential	21.80	5	0.00236	<0.001
	Time ² \times Management \times Water potential	23.50	6	0.00255	<0.001
	Model	8930.40	35	0.96952	
	Residual	280.87	444		
	Total	9211.1	479		

S. pruinosus, the treatments with lower water availability seeds from wild plants germinated better than seeds from cultivated populations (Fig. 2 b–e). In *M. schenckii* a similar trend was appreciated at -0.4 MPa, and seeds from cultivated populations did not germinate in treatments at -0.6 and -0.8 MPa (Fig. 4c–e). Seeds from cultivated and silviculture managed populations of *P. chichipe* and *E. chiotilla*, respectively had lower germination rates than seeds from wild populations at -0.8 MPa (Figs. 3e y 5e), whereas seeds from managed populations of *P. chende* had lower germination rates than seeds from the wild at -0.6 , -0.8 and -1.0 MPa (Fig. 6d–f).

The interaction *Quadratic time* \times *Management* was significant in *P. chichipe*, *M. schenckii* and *E. chiotilla*, indicating that in these species there were differences in the inflexion points of the germination curves of seeds from wild and silviculture or cultivated populations (Table 2; Figs. 3, 4, 5). The interaction *Time* \times *Management* \times *Water potential* was significant in all species studied except in *S. pruinosus*, whereas the interaction *Quadratic time* \times *Management* \times *Water potential* was significant only for *P. chichipe* and *P. chende* (Table 2).

Germination rates among species

Logistic models adjusted in all cases were significant, explaining more than 96% of the total deviance (Table 3). Time explains a high percentage of the total variation (44% at 0.0 MPa, 56% at -0.2 MPa, 51% at -0.4 MPa, 33% at -0.6 MPa, and 21.5% at -0.8 MPa). This analysis showed that in all water potential treatments there were significant differences in germination starting in all the species and management types studied, and the interaction *Species* \times *Management* was significant in all water potential treatments (Table 3). In control treatment, *Myrtillocactus schenckii* was the species with the latest germination starting in seeds of both wild and cultivated populations. In populations of *Stenocereus pruinosus* the germination starting also delayed as water availability decreased.

In all water potential treatments the interactions *Time* \times *Species* and *Time* \times *Management* were significant, indicating that there were significant differences in the germination curve slopes of all species and among wild and managed (silviculture and cultivated) populations (Table 3). In control

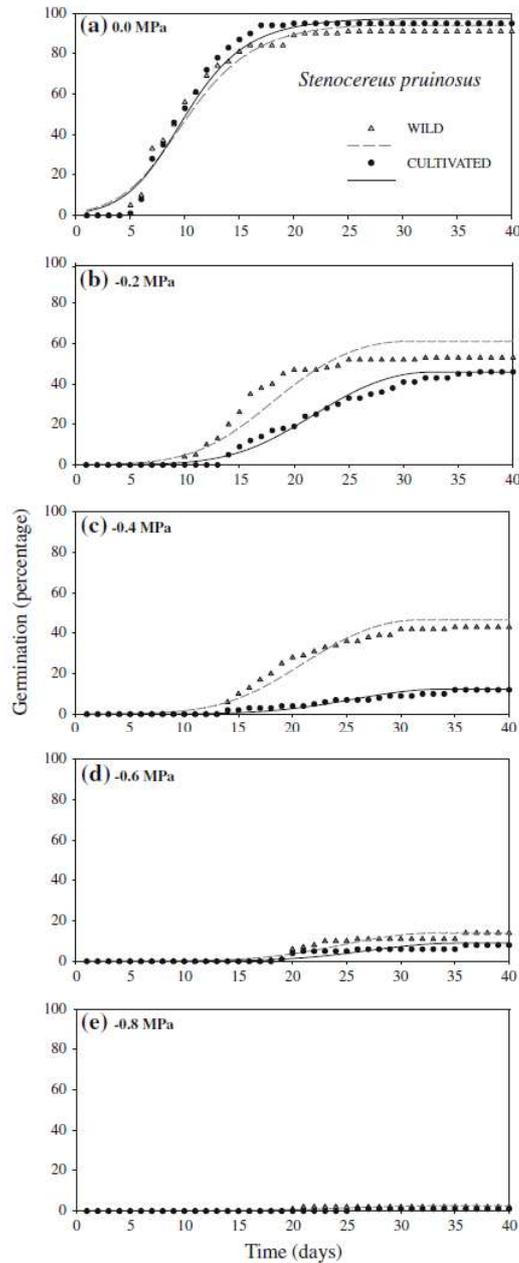


Fig. 2 Log-linear models of germination of seeds from wild and cultivated populations of *S. pruinosus* in different treatments of water potential established through PEG 8000 solutions

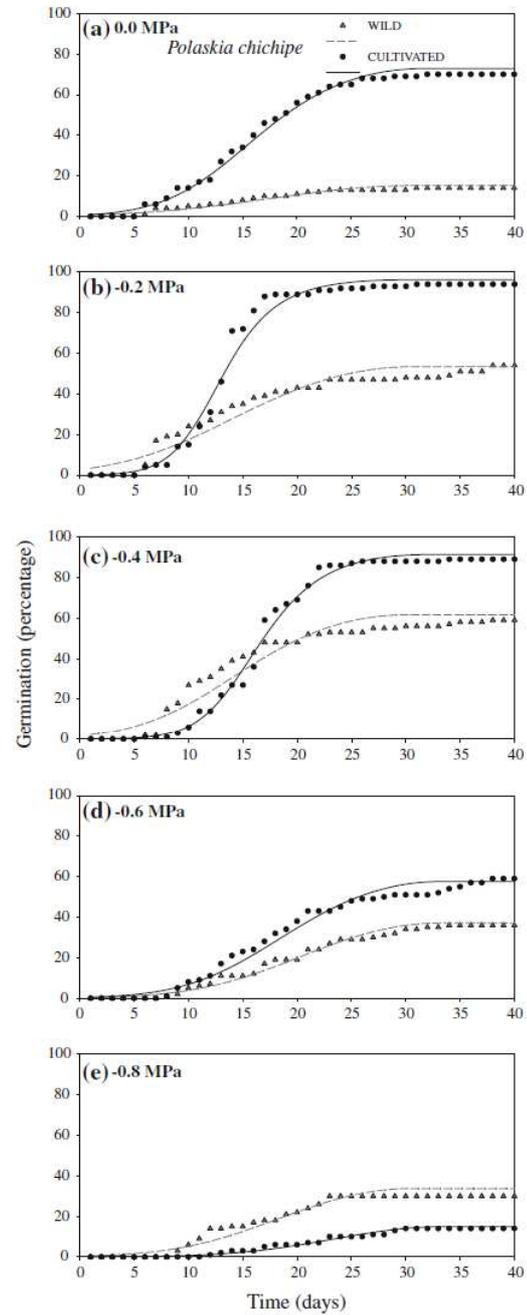


Fig. 3 Log-linear models of germination of seeds from wild and cultivated populations of *P. chichipe* in different treatments of water potential established through PEG 8000 solutions

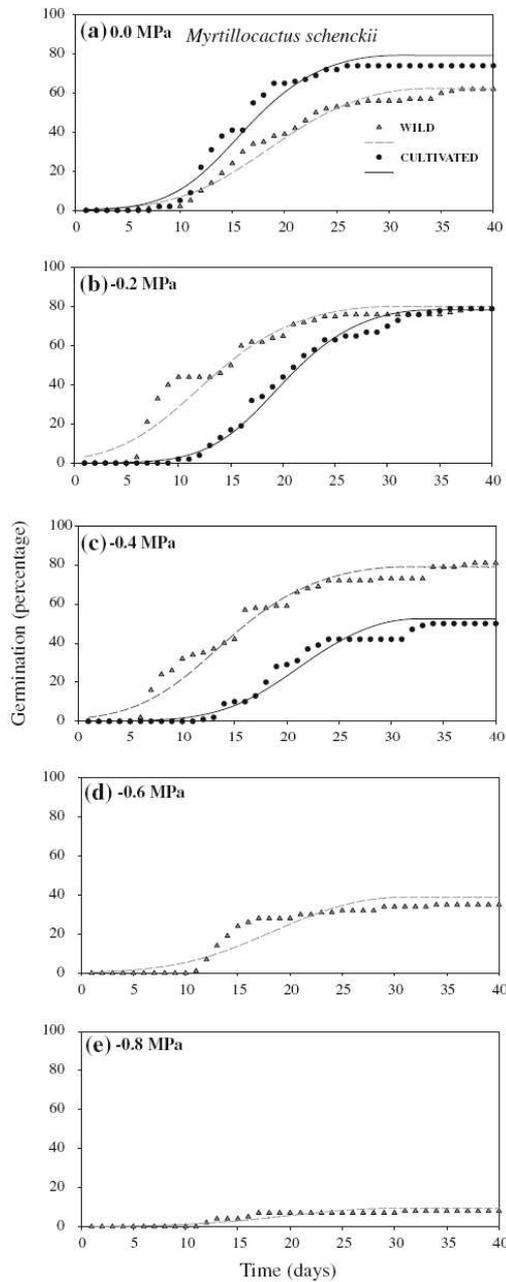


Fig. 4 Log-linear models of germination of seeds from wild and cultivated populations of *M. schenckii* in different treatments of water potential established through PEG 8000 solutions

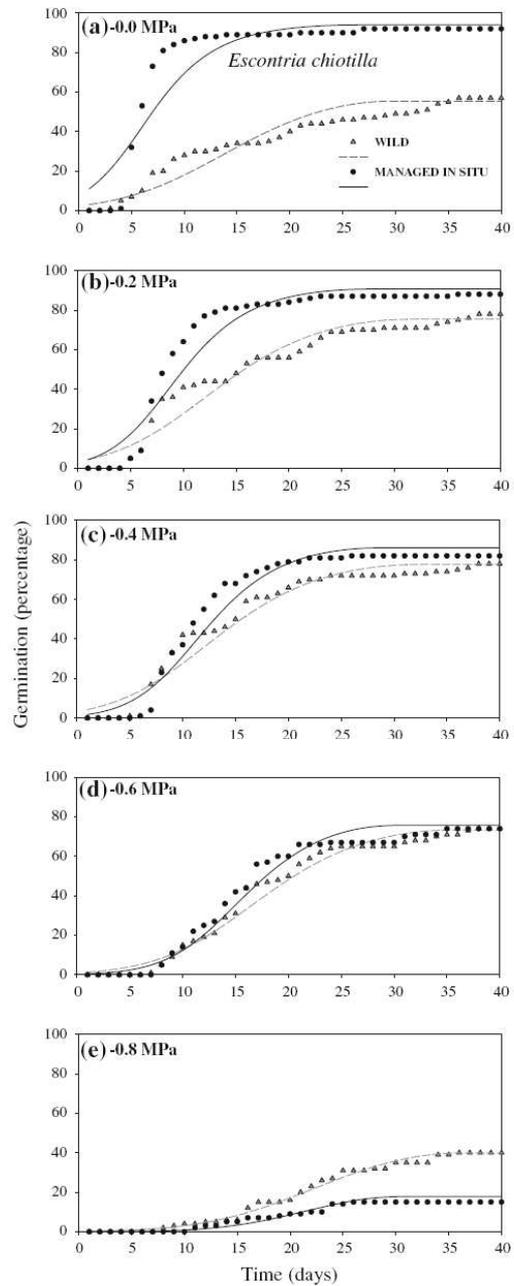


Fig. 5 Log-linear models of germination of seeds from wild and silviculture managed populations of *E. chiotilla* in different treatments of water potential established through PEG 8000 solutions

Fig. 6 Log-linear models of germination of seeds from wild and silviculture managed populations of *P. chende* in different treatments of water potential established through PEG 8000 solutions

treatment seeds of both wild and managed populations of *Stenocereus pruinosus* and *Polaskia chende* had the highest germination rates; however, when water availability decreased *P. chende* maintained high germination rates but *S. pruinosus* drastically decreased them.

The interaction *Quadratic time* \times *Species* was significant in all water potential treatments, indicating that there were significant differences in the inflexion points of the germination curves of all the species studied (Table 3). The interaction *Quadratic time* \times *Management* was significant only in treatments of water potential 0.0, -0.2 , and -0.4 MPa, indicating that in these treatments there were significant differences in the inflexion points of germination curves of seeds from wild and managed (silviculture or cultivated) populations in all species analyzed (Table 3).

Discussion

Consistent with previous morphometric studies conducted with the species analyzed, fruits and seeds of managed populations were larger than fruits and seeds from wild populations (Cruz and Casas 2002; Arellano and Casas 2003; Otero-Arnaiz et al. 2003; Blancas et al. 2009; Parra et al. unpublished). Such results confirm that seed weight is related with fruit weight and in turn with management intensity and, therefore, germination patterns are in part indirectly associated with artificial selection for larger fruits, as suggested by Rojas-Aréchiga et al. (2001) and Otero-Arnaiz et al. (2003).

Our germination experiments generally agree with those reported by Rojas-Aréchiga et al. (2001) for *Stenocereus stellatus* and Otero-Arnaiz et al. (2003) for *Polaskia chichipe*. In conditions of high availability of water, seeds of managed populations of all the species studied had higher germination rates. Notably, at some critical point of water availability, seeds from wild populations showed a better performance than seeds from managed populations. Those critical points were different for each species

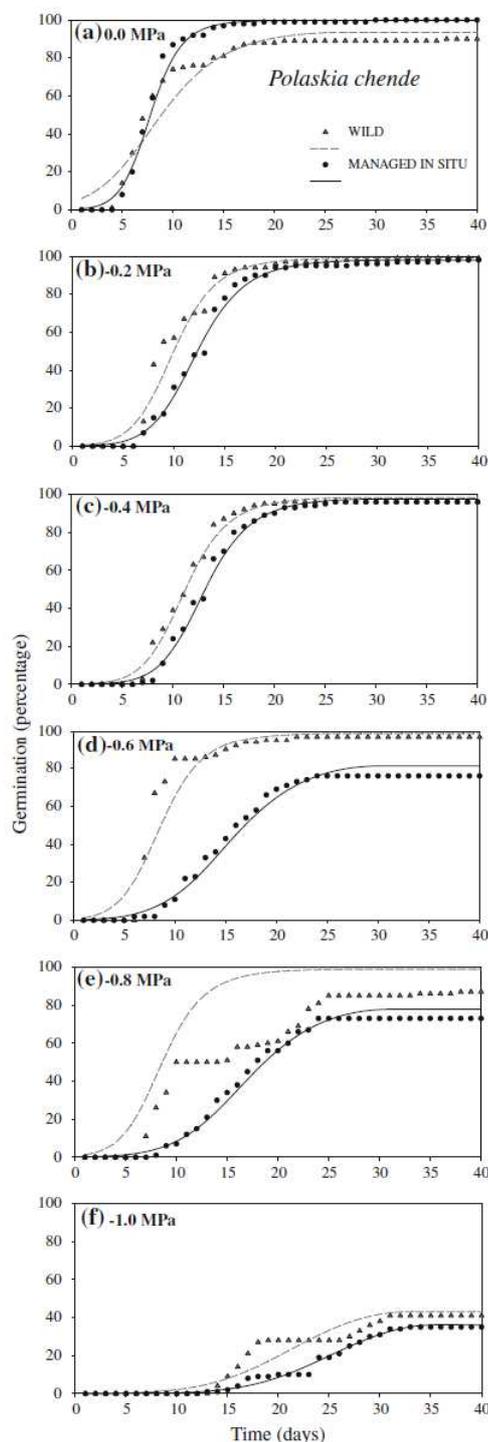


Table 3 Deviance analysis of the number of germinating seeds from wild and managed populations of columnares cacti in different water potential treatments

	Factor	Deviance ($\sim x^2$)	<i>df</i>	r^2	<i>P</i>
0.0 MPa	Species	1460.00	4	0.23297	<0.001
	Management	491.80	1	0.07847	<0.001
	Species \times Management	269.70	4	0.04303	<0.001
	Time	2752.00	1	0.43913	<0.001
	Time ²	570.10	1	0.09097	<0.001
	Time \times Species	180.00	4	0.02872	<0.001
	Time \times Management	104.70	1	0.01670	<0.001
	Time \times Specie \times Management	118.90	4	0.01897	<0.001
	Time ² \times Specie	35.60	4	0.00568	<0.001
	Time ² \times Management	35.10	1	0.00560	<0.001
	Model	6017.90	25	0.96028	
	Residual	249.39	374		
	Total	6266.80	399		
−0.2 MPa	Species	897.70	4	0.15464	<0.001
	Management	8.60	1	0.00148	<0.01
	Species \times Management	315.80	4	0.05440	<0.001
	Time	3291.00	1	0.56693	<0.001
	Time ²	515.5	1	0.08880	<0.001
	Time \times Species	294.79	4	0.05078	<0.001
	Time \times Management	100.60	1	0.01733	<0.001
	Time \times Species \times Management	82.20	4	0.01416	<0.001
	Time ² \times Species	25.25	4	0.00434	<0.001
	Time ² \times Management	27.18	1	0.00468	<0.001
	Time ² \times Species \times Management	18.09	4	0.00311	<0.01
	Model	5576.71	29	0.96069	
	Residual	227.87	370		
Total	5804.90	399			
−0.4 MPa	Species	1481.00	4	0.24449	<0.001
	Management	35.08	1	0.00579	<0.001
	Species \times Management	310.30	4	0.05122	<0.001
	Time	3094.00	1	0.51077	<0.001
	Time ²	552.70	1	0.09124	<0.001
	Time \times Species	238.67	4	0.03940	<0.001
	Time \times Management	38.90	1	0.00642	<0.001
	Time \times Species \times Management	62.70	4	0.01035	<0.001
	Time ² \times Species	41.61	4	0.00686	<0.001
	Time ² \times Management	13.83	1	0.00228	<0.001
	Time ² \times Species \times Management	9.52	4	0.00157	<0.050
	Model	5878.31	29	0.97041	
	Residual	179.81	370		
Total	6057.50	399			

Table 3 continued

	Factor	Deviance ($\sim x^2$)	df	r^2	P
−0.6 MPa	Species	2431.00	4	0.43254	<0.001
	Management	82.40	1	0.01466	<0.001
	Species × Management	464.10	4	0.08257	<0.001
	Time	1908.00	1	0.33948	<0.001
	Time ²	414.40	1	0.07373	<0.001
	Time × Specie	80.23	4	0.01427	<0.001
	Time × Management	6.40	1	0.00113	<0.05
	Time × Species × Management	48.90	4	0.00870	<0.001
	Time ² × Species	22.15	4	0.00394	<0.001
	Model	5457.58	24	0.97106	
	Residual	162.78	375		
	Total	5620.20	399		
−0.8 MPa	Species	3054.00	4	0.59978	<0.001
	Management	383.70	1	0.07535	<0.001
	Species × Management	33.15	4	0.00651	<0.001
	Time	1095.60	1	0.21516	<0.001
	Time ²	246.70	1	0.04845	<0.001
	Time × Species	99.22	4	0.01948	<0.001
	Time × Management	16.44	1	0.00322	<0.001
	Time × Species × Management	39.10	4	0.00767	<0.001
	Time ² × Species	21.68	4	0.00425	<0.001
	Model	4989.59	24	0.97992	
	Residual	102.71	375		
	Total	5091.80	399		

(−0.2 MPa for *Stenocereus pruinosus*, −0.4 MPa for *Myrtillocactus schenckii*, −0.6 MPa for *Polaskia chende* and −0.8 MPa for *Polaskia chichipe* and *Escontria chiotilla*). These differences in critical points could be related to the different susceptibility of each species to low water availability. In general, our results are also consistent with those reported previously by Guillén et al. (2009) which indicate that *Stenocereus pruinosus* is the most susceptible species to water deficit, and *Polaskia chende* the most resistant. However, our current data show a clear pattern of higher susceptibility to water deficit of seeds from managed populations since at that critical point wild seeds performed better. This pattern emerged clearly, compared with data reported by Guillén et al. (2009), since the gradient of water potential was broadened.

The germination differences observed between seeds of wild and managed populations suggest that besides artificial selection natural selection could be

acting differently into wild and managed habitats since water availability, solar radiation, temperature, and soil texture are in turn different. Therefore, the environment could be contributing to selection of phenotypes that could resist during germination and establishment the conditions present in each habitat, as was suggested by Rojas-Aréchiga et al. (2001) for *S. stellatus* and Otero-Arnaiz et al. (2003) for *P. chichipe*.

We hypothesized that the degree of divergence of germination response would be more pronounced between species according to the degree of management intensity. This was not observed clearly in the control treatment (0.0 MPa). Nevertheless it was observed more clearly in the critical point which was different for each species (−0.2 MPa for *Stenocereus pruinosus*, −0.4 MPa for *Myrtillocactus schenckii*, −0.6 MPa for *Polaskia chende* and −0.8 MPa for *Escontria chiotilla*). Our results suggest that management intensity could be affecting the divergence

degree between germination curves of wild and managed populations in the species studied.

Acknowledgments The authors thank financial support from the Dirección General de Asuntos del Personal Académico, UNAM (research project PAPIIT, IN219608), the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, Mexico, research project CB-2008-01-103551) and the Millennium Seed Bank Project of the Royal Botanic Gardens, Kew, UK. We also thank Edgar Pérez-Negrón and Juana Rodríguez for field and laboratory work assistance.

References

- Arellano E, Casas A (2003) Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genet Resour Crop Evol* 50:439–453
- Ayala-Cordero G, Terrazas T, López-Mata L, Trejo C (2004) Variación en el tamaño y peso de la semilla y su relación con la germinación en una población de *Stenocereus beneckeii*. *Interciencia* 29:692–697
- Blancas J, Casas A, Lira R, Caballero J (2009) Traditional management and morphological patterns of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Econ Bot* 63:375–387
- Casas A (2001) Silvicultura y domesticación de plantas en Mesoamérica. In: Rendón-Aguilar B, Rebollar DS, Caballero JN, Martínez AM (eds) Plantas, cultura y sociedad: estudio sobre la relación entre seres humanos y plantas en los albores del siglo XXI. Universidad Autónoma Metropolitana, México, pp 123–158
- Casas A, Caballero J, Valiente-Banuet A (1999a) Use, management and domestication of columnar cacti in south central México: a historical perspective. *J Ethnobiol* 19:71–95
- Casas A, Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A, Dávila P (1999b) Morphological variation and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *Am J Bot* 86:522–533
- Casas A, Otero-Arnaiz A, Pérez-Negrón E, Valiente-Banuet A (2007) In situ management and domestication of plants in Mesoamerica. *Ann Bot Lond* 100:1101–1115
- Crawley MJ (1993) GLIM for ecologists. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Cruz M, Casas A (2002) Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *J Arid Environ* 51: 561–576
- Darwin C (1859) On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life. John Murray, London
- De la Barrera E, Pimienta-Barrios E, Shondube JE (2009) Reproductive ecophysiology. In: De la Barrera E, Smith WK (eds) Perspectives on biological plant ecophysiology: a tribute to Park S. Nobel. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp 301–335
- Drennan PM (2009) Temperature influences on plant species of arid and semi-arid regions with emphasis on CAM succulents. In: De la Barrera E, Smith WK (eds) Perspectives on biological plant ecophysiology: a tribute to Park S. Nobel. Universidad Nacional Autónoma de México, México, pp 57–99
- Evans LT (1993) Crop evolution, adaptation and yield. Cambridge University Press, Cambridge
- Frary A, Doganlar S (2003) Comparative genetics of crop plant domestication and evolution. *Turk J Agric For* 27:59–69
- García E (1981) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México
- Guillén RS, Benitez J, Martínez-Ramos M, Casas A (2009) Seed germination of wild, *in situ*-managed, and cultivated populations of columnar cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *J Arid Environ* 73:407–413
- Hammer K (2001) Cactaceae. In: Hanelt P, Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research (eds) Mansfeld's encyclopedia of agricultural and horticultural crops. Springer, New York, pp 198–222
- Harlan JR (1992) Origins and processes of domestication. In: Chapman GP (ed) Grass evolution and domestication. Cambridge University Press, Cambridge, pp 159–175
- Hawkes JG (1983) The diversity of crop plants. Harvard University Press, London
- Luna C, Aguirre R (2001) Clasificación tradicional, aprovechamiento y distribución de la pitaya mixteca en México. *Interciencia* 26:18–24
- Michael BE, Radcliffe D (1985) A computer program relating solute potential to solution composition for five solutes. *Agron J* 87:126–130
- 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. *Genet Resour Crop Evol* 53: 277–287
- Otero-Arnaiz A, Casas A, Bartolo C, Pérez-Negrón E, Valiente-Banuet A (2003) Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central México: reproductive biology. *Am J Bot* 4: 593–602
- Otero-Arnaiz A, Casas A, Hamrick L (2005) Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe*, an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Mol Ecol* 14:4313–4322
- Parra F, Pérez-Nasser N, Lira R, Pérez-Salicrup D, Casas A (2008) Population genetics and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, México. *J Arid Environ* 72:1997–2010
- Rojas-Aréchiga M, Casas A, Vázquez-Yañes C (2001) Seed germination on wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. *J Arid Environ* 49:279–287
- Royal Statistical Society (1985) GLIM (General linear interactive model), version 3.77. Royal Statistical Society, London
- Steenbergh WF, Lowe CH (1969) Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at the

- Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50: 825–834
- Valiente-Banuet A, Bolongaro-Crevenna A, Briones O, Ezcurra E, Rosas M, Nuñez H, Barnard G, Vázquez E (1991) Spatial relationships between cactus and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. *J Veg Sci* 2:15–20
- Valiente-Banuet A, Casas A, Alcantara A, Dávila P, Flores N, Arizmendi MC, Villaseñor JL, Ortega J (2000) La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol Soc Bot Méx* 67:24–74
- Valiente-Banuet A, Solís L, Dávila P, Arizmendi MC, Silva P, Ortega-Ramírez J, Treviño J, Rangel-Landa S, Casas A (2009) Guía de la vegetación del Valle de Tehuacán Cuicatlán. Universidad Nacional Autónoma de México, México

CAPÍTULO 3

DIFFERENTIAL SURVIVAL AND GROWTH OF WILD AND CULTIVATED SEEDLINGS OF COLUMNAR CACTI: ECOPHYSIOLOGICAL CONSEQUENCES OF DOMESTICATION.

Susana Guillén, Alejandro Casas, Teresa Terrazas, Ernesto Vega,
Alejandro Martínez-Palacios.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

**DIFFERENTIAL SURVIVAL AND GROWTH OF WILD AND CULTIVATED
SEEDLINGS OF COLUMNAR CACTI: ECOPHYSIOLOGICAL
CONSEQUENCES OF DOMESTICATION¹**

SUSANA GUILLÉN¹, ALEJANDRO CASAS^{1,4}, TERESA TERRAZAS², ERNESTO VEGA¹,
ALEJANDRO MARTÍNEZ-PALACIOS³

¹ *Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México,
campus Morelia. Antigua Carretera a Pátzcuaro 8711, Morelia, Michoacán, 58190.*

² *Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria,
Del. Coyoacán, México, D. F., 04510.*

³ *Instituto de Investigaciones Agronómicas y Forestales, Universidad Michoacana de San
Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán. Km 9.5 Carretera Morelia-
Zinapécuaro., Tarimbaro, Michoacán, 58880.*

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

⁴Author for correspondence (acasas@oikos.unam.mx)

¹Manuscript received _____; _____ revision accepted _____

ABSTRACT

Premise of the study: Previous studies of artificial selection on cacti of the Tehuacán Valley identified morpho-physiological and genetic divergences between wild and managed populations. To determine whether such divergences are associated to differences in survivorship in xeric and mesic environments, we hypothesized that seedlings from managed populations would be more susceptible to xeric environments, and that differences between wild and cultivated populations would be greater in species with higher management intensity.

Methods: We compared seed weight and seedling size from wild and managed populations of *Stenocereus pruinosus*, *S. stellatus*, *Polaskia chichipe*, and *Escontria chiotilla*, representing a gradient from higher to lower management intensity. We compared seedling survivorship under a shade and humidity gradient, and calculated their relative growth rate (RGR).

Key Results: We found intraspecific significant differences in seed weight and seedling size of wild and managed populations of all species. Differences in RGR between wild and cultivated populations were significant in *S. pruinosus* and *P. chichipe* in both shade and humidity gradients. Differences in survival between wild and cultivated populations were significant in *S. pruinosus* and *E. chiotilla* in both shade and humidity treatments, and in *P. chichipe* in shade treatments.

Conclusions: Artificial selection favoring larger fruits indirectly favors larger seeds and seedlings. RGR and seedling survivorship of cultivated plants is generally higher in mesic environments and these differences may contribute to explain morphological and genetic divergences between wild and cultivated populations. We found interspecific differences probably associated to adaptations to particular environments where the species occur.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Guillén et al.

Keywords: Artificial selection; columnar cacti; domestication; genetic resources
management; seed size ecology; seedling establishment; seedling survivorship; RGR.

2
3
4 **INTRODUCTION**

5
6 Domestication is an evolutionary process through which plant or animal populations used
7
8 by humans become adapted to human-made environments, the process of adaptation
9
10 causing morphological, physiological, and genetic divergences with respect to the original
11
12 wild populations (Darwin, 1859; Hawkes, 1983; Harlan, 1992; Casas et al., 2007).

13
14
15 Artificial selection operates favoring fitness of organisms that humans prefer, and are better
16
17 adapted to human-made environments, whereas natural selection and other evolutionary
18
19 forces continually contribute to model adaptation of organisms to non-human
20
21 environments, and such processes throughout time determine evolutionary divergence.

22
23 Artificial selection operates on phenotypic variation (both morphological and
24
25 physiological), favoring survival and reproduction of organisms convenient to people while
26
27 disfavoring or eliminating those organisms not convenient (Darwin, 1859; Harlan, 1992),
28
29 therefore determining changes in frequencies of both phenotypes and genotypes of
30
31 populations of living beings managed by humans compared with those occurring in wild
32
33 populations (Casas et al., 2007). Studies of domestication of plants have documented that
34
35 the enlargement in size of parts (seeds, fruits) that are useful to people, as well as
36
37 physiological (e.g., germination patterns, life cycle length, and life form) and phenological
38
39 aspects are common changes associated with artificial selection (Hawkes, 1983; Harlan,
40
41 1992; Evans, 1993). Among the most relevant changes associated with the first steps of the
42
43 life cycle of domesticated plants, some studies have documented the loss of seed dormancy,
44
45 germination synchronicity, seedling vigor, and favorable establishment in human-made
46
47 environments (Hawkes, 1983; Harlan, 1992; Evans, 1993).

48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
66
67
68
69
70
71
72
73
74
75
76
77
78
79
80
81
82
83
84
85
86
87
88
89
90
91
92
93
94
95
96
97
98
99
100
101
102
103
104
105
106
107
108
109
110
111
112
113
114
115
116
117
118
119
120
121
122
123
124
125
126
127
128
129
130
131
132
133
134
135
136
137
138
139
140
141
142
143
144
145
146
147
148
149
150
151
152
153
154
155
156
157
158
159
160
161
162
163
164
165
166
167
168
169
170
171
172
173
174
175
176
177
178
179
180
181
182
183
184
185
186
187
188
189
190
191
192
193
194
195
196
197
198
199
200
201
202
203
204
205
206
207
208
209
210
211
212
213
214
215
216
217
218
219
220
221
222
223
224
225
226
227
228
229
230
231
232
233
234
235
236
237
238
239
240
241
242
243
244
245
246
247
248
249
250
251
252
253
254
255
256
257
258
259
260
261
262
263
264
265
266
267
268
269
270
271
272
273
274
275
276
277
278
279
280
281
282
283
284
285
286
287
288
289
290
291
292
293
294
295
296
297
298
299
300
301
302
303
304
305
306
307
308
309
310
311
312
313
314
315
316
317
318
319
320
321
322
323
324
325
326
327
328
329
330
331
332
333
334
335
336
337
338
339
340
341
342
343
344
345
346
347
348
349
350
351
352
353
354
355
356
357
358
359
360
361
362
363
364
365
366
367
368
369
370
371
372
373
374
375
376
377
378
379
380
381
382
383
384
385
386
387
388
389
390
391
392
393
394
395
396
397
398
399
400
401
402
403
404
405
406
407
408
409
410
411
412
413
414
415
416
417
418
419
420
421
422
423
424
425
426
427
428
429
430
431
432
433
434
435
436
437
438
439
440
441
442
443
444
445
446
447
448
449
450
451
452
453
454
455
456
457
458
459
460
461
462
463
464
465
466
467
468
469
470
471
472
473
474
475
476
477
478
479
480
481
482
483
484
485
486
487
488
489
490
491
492
493
494
495
496
497
498
499
500
501
502
503
504
505
506
507
508
509
510
511
512
513
514
515
516
517
518
519
520
521
522
523
524
525
526
527
528
529
530
531
532
533
534
535
536
537
538
539
540
541
542
543
544
545
546
547
548
549
550
551
552
553
554
555
556
557
558
559
560
561
562
563
564
565
566
567
568
569
570
571
572
573
574
575
576
577
578
579
580
581
582
583
584
585
586
587
588
589
590
591
592
593
594
595
596
597
598
599
600
601
602
603
604
605
606
607
608
609
610
611
612
613
614
615
616
617
618
619
620
621
622
623
624
625
626
627
628
629
630
631
632
633
634
635
636
637
638
639
640
641
642
643
644
645
646
647
648
649
650
651
652
653
654
655
656
657
658
659
660
661
662
663
664
665
666
667
668
669
670
671
672
673
674
675
676
677
678
679
680
681
682
683
684
685
686
687
688
689
690
691
692
693
694
695
696
697
698
699
700
701
702
703
704
705
706
707
708
709
710
711
712
713
714
715
716
717
718
719
720
721
722
723
724
725
726
727
728
729
730
731
732
733
734
735
736
737
738
739
740
741
742
743
744
745
746
747
748
749
750
751
752
753
754
755
756
757
758
759
760
761
762
763
764
765
766
767
768
769
770
771
772
773
774
775
776
777
778
779
780
781
782
783
784
785
786
787
788
789
790
791
792
793
794
795
796
797
798
799
800
801
802
803
804
805
806
807
808
809
810
811
812
813
814
815
816
817
818
819
820
821
822
823
824
825
826
827
828
829
830
831
832
833
834
835
836
837
838
839
840
841
842
843
844
845
846
847
848
849
850
851
852
853
854
855
856
857
858
859
860
861
862
863
864
865
866
867
868
869
870
871
872
873
874
875
876
877
878
879
880
881
882
883
884
885
886
887
888
889
890
891
892
893
894
895
896
897
898
899
900
901
902
903
904
905
906
907
908
909
910
911
912
913
914
915
916
917
918
919
920
921
922
923
924
925
926
927
928
929
930
931
932
933
934
935
936
937
938
939
940
941
942
943
944
945
946
947
948
949
950
951
952
953
954
955
956
957
958
959
960
961
962
963
964
965
966
967
968
969
970
971
972
973
974
975
976
977
978
979
980
981
982
983
984
985
986
987
988
989
990
991
992
993
994
995
996
997
998
999
1000

Changes determined by domestication generally determine higher vulnerability of domesticated organisms to natural factors such as herbivore attack, reproduction efficiency,

1 Guillén et al.

2
3
4 and general capacity of survival and reproduction in wild environments (Hawkes, 1983;
5
6 Harlan, 1992; Evans, 1993; Frary and Doganlar, 2003). At the highest levels of
7
8 domestication, plants are totally dependent on humans to survive and reproduce (Harlan,
9
10 1992), but in the peasant rural areas of tropical countries it is still common to find plant
11
12 populations at different degrees of domestication, which appears to be related to the levels
13
14 of intensity of artificial selection, the degree of isolation between wild and domesticated
15
16 populations, and the antiquity of the process of domestication (Harlan, 1992; Casas et al.,
17
18 2007).

19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65
Ethnobotanical studies in the Tehuacán Valley region have documented a broad
spectrum of types of interactions between people and plants, among them a variety of types
of agricultural and silvicultural practices such as tolerance, enhancing, special caring,
transplanting, and seed sowing of more than 300 native plant species (Casas et al., 2001;
Lira et al., 2009; Blancas et al., 2010). Previous researches into the columnar cacti species
Stenocereus pruinosus, *S. stellatus*, *Polaskia chichipe*, and *Escontria chiotilla* identified
three management types: 1) gathering of fruit from wild populations, which generally
involves strategies and social agreements among members of the communities; 2)
silvicultural management in agroforestry systems, which occurs when wild forest areas are
cleared for establishing crop fields, where some particular plant species and particular
phenotypes of some of those species are tolerated or let standing; decisions on what species
and phenotypes are let standing depend on characters such as fruit size, color, flavor,
thorniness, among others, according to the preference by people; 3) cultivation in
homegardens, where individual plants of columnar cacti with better use attributes are
vegetatively propagated; sometimes also their naturally established seedlings and young
plants are let standing and cared for (Casas et al., 1999a). Studies of *S. stellatus* (Casas et

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Guillén et al.
al., 1999b), *S. pruinosus* (Luna, 2001; Parra et al., 2008, 2010), *E. chiotilla* (Arellano and Casas 2003; Tinoco et al., 2005; Oaxaca-Villa et al., 2006), *Polaskia chende* (Cruz and Casas, 2002), *P. chichipe* (Carmona and Casas, 2005; Otero-Arnaíz et al., 2005a,b), and *Myrtillocactus schenckii* (Blancas et al., 2009; Ortiz et al., 2010) have identified processes of artificial selection through both silvicultural and agricultural management and have documented morphological, physiological, reproductive, and genetic divergences between wild and managed populations resulting from artificial selection (Casas et al., 2007).

Studies that have investigated the changes determined by domestication on germination and seedling establishment of columnar cacti are rare, but those studies available reported significant differences in seeds and seedlings from wild and cultivated plants. Studies of seed germination of *S. stellatus* and *P. chichipe* in optimum conditions of water availability found higher velocity and percentage of germination of seeds from managed populations than those from wild populations (Rojas-Aréchiga et al., 2001; Otero-Arnaíz et al., 2003), which suggests that domestication has affected germination patterns in this group of plants even when propagation by seeds is not relevant in their management.

Guillén et al. (2011) studied germination of seeds from wild, silvicultural managed and cultivated populations of *S. pruinosus*, *P. chichipe*, *M. schenckii*, *E. chiotilla*, and *P. chende*, species that represent a gradient from higher to lower management intensity, respectively. In this study, germination was evaluated in a gradient of water availability, findings that seeds from cultivated populations generally had more mass than seeds from wild populations and that with the highest availability of water there was higher germination than seeds from the wild. However, when water availability decreased seeds from wild populations germinated better. When compared among species, Guillén et al. (2011) found that each species had a critical point in which the differences between wild

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Guillén et al.

and cultivated populations were markedly significant. These results suggest that artificial selection for larger fruits has indirectly determined increase of seed size and, in turn, determined germination patterns (and probably performance of seedlings) and establishment in different environments. Casas et al. (1999b) proposed that the differential success in seed germination and seedling performance of *Stenocereus stellatus* in wild and cultivated environments could be a factor favoring divergence between wild and cultivated populations. Particularly, these authors proposed that while seeds and seedlings derived from both wild and cultivated plants of *S. stellatus* are successful in cultivated environments, seeds and seedlings from cultivated plants having lower success in wild environments than seeds and seedlings from wild plants. Germination experiments carried out by Guillén et al. (2011) appear to confirm this hypothesis, but studies on seedling performance have not yet been conducted.

Some studies have demonstrated that seed size is relevant in both seed germination and seedling performance of some species of columnar cacti. Studying seeds of *S. beneckei*, Ayala-Cordero et al. (2004) found different germination capacities according to seed size: higher in intermediate size than in small seeds. Larger seeds generally have more developed embryos with higher stored energy and may therefore have higher germination rates and velocities as well as lower requirements of light (Evans, 1993; Ayala-Cordero et al., 2004), and therefore, larger seeds produce more vigorous and competitive seedlings (Moles and Westoby, 2004; Fenner and Thompson, 2005) than smaller seeds. However, larger seeds require more water, nutrients and solar radiation to germinate than smaller seeds, probably because plants producing them have adapted to conditions with higher protection, nutrients and water existing in human-made environments. Pujol et al. (2005) documented that seedlings of domesticated *Manihot esculenta* (cassava) diverge morphologically from those

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Guillén et al.

derived from its wild relatives *M. esculenta* ssp. *flabellifolia* and *M. pruinosa*. The domesticated seedlings of cassava have longer hypocotyls and its cotyledons are leaf-like, both characteristics of successful adaptations in cultivated environments. These environments are less unpredictable (in case of fire) and more stable in water and nutrient availability than wild environments, favoring faster growth, which is favorable for farmers (Pujol et al., 2005). This information suggests that in columnar cacti artificial selection favors production of larger fruits with larger seeds than in the wild, with different requirements for germination and seedling establishment. Environmental conditions in human-made areas are different to those in wild environments and this situation may contribute to explaining the morphological and genetic divergences among wild and managed populations documented in several species (Casas et al., 1999b; Parra et al., 2010; Arellano and Casas, 2003; Cruz and Casas, 2002; Otero-Arnaíz et al., 2005; Blancas et al., 2009).

In this study, we conducted common garden experiments to evaluate survival and relative growth rate of seedlings derived from wild and cultivated plants of *S. pruinosa*, *S. stellatus*, *P. chichipe*, and *E. chiotilla* in a gradient of shade and humidity, simulating xeric and mesic environments similar to wild and cultivated conditions, respectively. The species studied are important plant resources producing edible fruit (Casas et al., 1999a). There were two main questions in our investigation: 1) do wild and cultivated plants of the species studied have different requirements of shade and humidity for establishment? and 2) how different is survival and growth of seedlings derived from wild and cultivated plants in xeric and mesic environments?

We hypothesized that if seed germination and seedling establishment have been affected by artificial selection and selection associated to environmental differences

1 Guillén et al.

2
3
4 between wild and human-made environments, then we would expect that seedlings derived
5
6 from cultivated plants: (1) have higher growth and are more vigorous under mesic
7
8 conditions, but (2) are more susceptible under xeric conditions than those derived from wild
9
10 plants. In other words, we expected divergence in survival and growth between seedlings
11
12 from wild and cultivated plants of a species of columnar cactus. Furthermore, such
13
14 divergence would be more pronounced between wild and cultivated populations of species
15
16 under higher management intensity; meaning higher in *S. pruinosus*, and progressively
17
18 lower in *S. stellatus*, *P. chichipe*, and *E. chiotilla*.
19
20
21
22

23 MATERIALS AND METHODS

24
25 ***Species and populations studied***—We studied wild and cultivated populations of *S.*
26
27 *pruinosus*, *S. stellatus*, *P. chichipe*, and *E. chiotilla* from Los Reyes Metzontla, San Luis
28
29 Atolotitlán, Caltepec, and Coxcatlán, Puebla in central Mexico, belonging to the Tehuacán-
30
31 Cuicatlán Biosphere Reserve (Fig. 1). Climate in Los Reyes Metzontla, San Luis
32
33 Atolotitlán, and Caltepec is semiarid with an annual mean temperature of 18°C, and rainfall
34
35 of 655 mm (García, 1988), whereas in Coxcatlán the annual mean temperature and rainfall
36
37 are 24°C and 441 mm, respectively (Casas et al., 1999b). For each species we collected
38
39 seeds from two wild and two cultivated populations, except for *E. chiotilla* that is not
40
41 cultivated, but silvicultural managed.
42
43
44
45
46
47

48 *Stenocereus pruinosus*, *S. stellatus*, and *E. chiotilla* naturally form part of tropical
49
50 deciduous forests in alluvial areas, being dominant elements along with other species of
51
52 columnar cacti like *Pachycereus hollianus* and *P. weberi* (Casas et al., 1999a). *Polaskia*
53
54 *chichipe* and *P. chende* are dominant components of the thorn-scrub forest type described
55
56 as “chichipera” by Valiente-Banuet et al. (2000), which is distributed on soils derived from
57
58 volcanic rocks.
59
60
61
62
63
64
65

2
3
4 **Sampling of fruits and seeds**—In May 2009 we collected fruits of *S. pruinosus*, *P.*
5 *chichiye*, and *E. chiotilla*. In September of that year we collected seeds of *S. stellatus*. For
6
7 each population, we collected 8 fruits from 10 individual plants randomly chosen. Each
8
9 fruit was measured, and weighted in order to analyze the correlation between fruit and seed
10
11 size. Seeds from each fruit were stored in paper bags at room temperature.
12
13

14
15 **Production and management of seedlings**—For each species and population type we
16
17 weighed 30 samples of 100 seeds, which were then disinfected, and sown in a soil mixture
18
19 comprised of similar proportions of sand, and peat moss with particles < 1mm. After 30
20
21 days of sowing, we had the amount of similar age seedlings needed for our experiments.
22
23 From each sample group, a total of 36 seedlings were sampled to measure dry weight for
24
25 estimating the relative growth rate corresponding to the initial mass value. When starting
26
27 the experiment a total of 1188 seedlings were measured with a digital caliper Mitutoyo
28
29 Digimatic SR44 to determine the seedling size. Seedlings used for the different treatments
30
31 of shade and humidity were planted in pots of 10.5 cm diameter, 4 cm depth, and 150 g of
32
33 substrate (equal proportions of sand, peat moss and volcanic coarse sand with particles <
34
35 1.5 mm). Each replicate had a total of 66 seedlings.
36
37

38
39 In order to prevent any deleterious (damages) effects of the intense greenhouse
40
41 climatic conditions on seedling survival, seedlings were kept 30 days in the laboratory and
42
43 15 days in the greenhouse under the same conditions of light and humidity before being
44
45 submitted to experimental treatments. Fungi attack was prevented with Captan 10 g/l.
46
47

48
49 **Experimental treatments of seedling establishment in xeric and mesic environments**—In
50
51 order to evaluate seedling establishment of these species, and the different managed
52
53 populations studied, we conducted common garden experiments in a split plot design
54
55 evaluating the following factors: *a) Humidity*, with two levels given for the intervals of
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1 Guillén et al.

2
3
4 humidity percentages: 80-60% and 60-40%. For determining the treatments, we
5
6 characterized the real availability of water for plants through a curve of humidity liberation
7
8 from the substrate to be used in the experiment. This curve was generated according to the
9
10 method proposed by Campbell (2001), converting the content of water (in percentage) into
11
12 water potential (MPa). According to this curve, the humidity of the interval 80-60%
13
14 corresponds to a water potential of - 0.31 to 0.56 MPa, and that of the interval 60-80% to -
15
16 0.56 to - 3.0 MPa. Percentages of humidity were kept constant throughout the time of the
17
18 experiment, we irrigated daily with distilled water for four of the eight months period in
19
20 order to simulate rainy and dry seasons as naturally occurring in the Tehuacán Valley; **b)**
21
22 **Shade**, controlled through nets with different openings: 1) none (0%) or complete exposure,
23
24 2) 40%, and 3) 80%; **c) Management:** 1) seedlings from wild populations, and 2) seedlings
25
26 from managed populations (cultivated populations and silvicultural populations in the case
27
28 of *E. chiotilla*). We established a total of 12 treatments per cactus species combining the
29
30 factors mentioned. Treatments had 3 replicates with 66 seedlings each, 34 of which were
31
32 used to monitor survival and 32 for monthly evaluation of growth through a destructive
33
34 method. Each treatment was continually monitored in environmental variables
35
36 (temperature, radiation, and relative humidity) through HOBO H8 (Onset Computer
37
38 Corporation, Pocasset, Massachusetts, USA) sensors.
39
40

41
42
43 **Environmental conditions of the greenhouse**—During the eight months of the experiment
44
45 the average monthly temperatures were high (Fig. 2). The highest were recorded in May
46
47 (complete exposure = 29.97°C, shade 40% = 28.68°C, and shade 80% = 27.94°C). The
48
49 maximum temperatures recorded decreased significantly under the different conditions of
50
51 shade (complete exposure = 58.55°C, shade 40% = 57.4°C, and shade 80% = 50°C).
52
53 Differences of minimum temperatures were not significant among shade treatments
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1 Guillén et al.

2
3
4 (complete exposure = 3.31°C, shade 40% = 3.74°C, and shade 80% = 3.81°C). Solar
5
6 radiation in each treatment of light did not have significant fluctuations throughout the
7
8 experimental period, but it was significantly different between treatments (complete
9
10 exposure = 418.726 lum/foot², shade 40% = 200.506 lum/foot², and shade 80% = 123.767
11
12 lum/foot²). Percentage of relative humidity in the experimental environment was low in the
13
14 treatment of complete exposure (30.134 %), and high in the treatment of higher percentage
15
16 of shade (51.234%).
17
18

19
20
21 *Evaluation of survival and relative growth rate*—Survival was evaluated for a total of 33
22
23 weeks (221 days), and growth for five months (150 days), sampling at random four
24
25 seedlings per replicate. Each seedling was weighted in fresh and enveloped in aluminum
26
27 wrap and then oven dried at 90°C for 48 hours to determine dry weight and we calculated
28
29 the relative growth rate (RGR) through the equation:
30
31

$$32 \quad RGR = \frac{\ln(M2) - \ln(M1)}{33 \quad t2 - t1}$$

34
35
36 Where: *M1* is the starting mass value and *M2* the final mass value through *t* time.
37

38
39 *Statistical analysis*—Data of seed weight and starting seedling size within and among cacti
40
41 species, were analyzed by one-way and two-ways ANOVA, testing the effect of the
42
43 categorical variables *Species* and *Management*. Data of seedling RGR were compared
44
45 through factorial ANOVA with a split plot design testing differences both inter and intra-
46
47 specific. When intra-specific differences were analyzed, the categorical variables *Shade*,
48
49 *Management*, and *Management* were included, whereas for analyzing differences between
50
51 species we also included the categorical variable *Species*.
52
53

54
55
56 Data on seedling survival were analyzed through Cox's models of proportional risks
57
58 regression models (Cox and Oakes, 1984). These models allow analyzing life time until
59
60
61
62
63
64
65

4 occurrence of an event of interest (variable of interest x also denominated co-variable). The
5
6 function of survival at a given moment t is modeled in presence of co-variables. In this
7
8 model, the risk for the i - individual is defined by the equation:
9

$$10 \lambda(t, Z_i(t)) = \lambda_0(t) e^{\beta' Z_i(t)}$$

11
12 Where: $Z_i(t)$ is the co-variable vector for the i - individual at time t .
13
14

15
16 Time of survival was defined as the time interval between the starting of the experiment,
17
18 and the death of the plant. Individual plants remaining alive until the end of the experiment,
19
20 and for which the only information available was that they have survived for ≥ 33 weeks,
21
22 were considered as censored for the right, assigning them the value 0 (zero) in the data
23
24 bases. In the intra-specific model of survival we included as co-variables the factors *Shade*,
25
26 *Humidity*, and *Management*. When we analyzed the four species together we included the
27
28 co-variables *Species* and *Starting size of seedlings* (SS), all of them as categorical co-
29
30 variables with the exception of the SS that is a continuous variable. For each intra and inter-
31
32 specific general model we tested the significance of each co-variable through deviance
33
34 analyses. When adjusted the Cox's models, we conducted several tests in order to analyze
35
36 the null hypothesis that coefficients of each co-variable were zero; we therefore performed
37
38 likelihood ratio, Wald, and score (log rank) tests. In addition, we conducted multiple range
39
40 tests of Tukey. All analyses were performed by the statistical program *R* (version 2.13.2, R
41
42 Development Core Team, 2008).
43
44
45
46
47
48
49

50 RESULTS

51
52 *Seeds and seedlings size*—Seeds of *S. pruinosus* were the heaviest of all species analyzed,
53
54 whereas those of *P. chichipe* were the lightest (Table 1). In all the species studied, seeds
55
56 from wild populations were lighter than those from cultivated populations. The largest
57
58
59
60
61
62
63
64
65

starting size of seedlings was recorded for *S. stellatus* and the smallest for *P. chichipe* and *E. chiotilla*, but seedlings of *P. chichipe* from cultivated populations were larger than seedlings of *E. chiotilla* from silvicultural managed populations (Table 1). In all species studied, both seeds and seedlings from wild and cultivated populations were highly significantly different (Table 1).

Relative growth rate*Intra-specific*—The intra-specific models of *S. pruinosus* and *P. chichipe* show significant differences between relative growth rates of seedlings from wild and cultivated populations ($P < 0.01$ and $P < 0.05$ respectively; Table 2) in the different treatments of light and humidity; although, these factors alone were not significant. The interaction *Shade*Humidity*Management* was significant, indicating their influence on seedling growth. In *S. pruinosus*, seedlings from wild populations had higher growth than those from cultivated populations throughout the gradient of shade conditions (Fig. 3A). Seedlings from cultivated populations grew less in shadow with higher amount of water (Fig. 3A). In *P. chichipe*, seedlings from wild populations had higher growth than those from cultivated populations under complete exposure; in general, seedlings from wild populations grew better in treatments with high light exposure and low humidity; whereas, seedlings from cultivated populations grew better in the 40% shade treatment and high humidity, but their growth decreased in the conditions of higher shade and humidity (Fig. 3C).

In *S. stellatus* and *E. chiotilla* none of the factors alone or their interactions was significant. In *S. stellatus* seedlings from both wild and cultivated populations grew better in conditions of complete exposure with high humidity; however, seedlings from cultivated populations grew better in treatments with higher shade and humidity than those from wild populations (Fig. 3B). Seedlings from wild populations of *E. chiotilla* grew better with

2
3
4 higher humidity and shade, but those of silvicultural management populations grew better
5
6 with higher humidity and total exposition (Fig. 3D).
7

8
9 *Inter-specific*—When all species were analyzed, there were not significant differences
10
11 between treatments of shade and humidity, but there were significant differences between
12
13 management type and species (Table 3). In general, seedlings of *P. chichipe* and *E. chiotilla*
14
15 had the highest rates of relative growth (Fig. 3A-D).
16
17

18
19 ***Intra-specific survival***

20
21 *Stenocereus pruinosus*—The deviance analysis of each co-variable showed that the co-
22
23 variables management ($\chi^2 = 18.83$, $df = 6$, $P = 0.004$), humidity ($\chi^2 = 15.76$, $df = 6$, $P =$
24
25 0.015, and shade ($\chi^2 = 33.059$, $df = 1$, $P < 0.0001$) influenced the model significantly. In
26
27 general, the model shows significant differences in survival between treatments of complete
28
29 exposure and treatments with shade (Table 4). In shade treatments, seedlings die slower
30
31 than in treatment of complete exposure, and at the end of the experiment some seedlings
32
33 survived (Fig. 4C). Seedlings from cultivated populations were more susceptible to the
34
35 treatment of complete exposure than those from wild populations (Fig. 4A). The model
36
37 shows significantly more seedling survival from cultivated populations into treatments with
38
39 higher humidity; moreover, higher seedling survival from wild populations in treatments
40
41 with lower humidity (Table 4). The highest values of the coefficient exponent were
42
43 presented in the interactions CE, HH, Cultivated*S80, LH, Wild, and CE, HH,
44
45 Cultivated*S40, LH, Wild (Table 4). This indicates that seedlings from cultivated
46
47 populations have 392.9 times higher risk to die in complete exposure and high humidity
48
49 conditions compared with seedlings from wild populations in 80% shade and low humidity
50
51 conditions, and 152.74 times than seedlings from wild populations in 40% shade and low
52
53 humidity (Table 4). According to the value of z from the model, the interaction CE, HH,
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Guillén et al.

Cultivated*S80, LH, Wild determines the highest contribution to the estimated model, whereas the other co-variables and their interactions do not contribute significantly to the model (Table 4), indicating that cultivated plants without shade and high humidity have risk to die higher than seedlings from wild populations with 80% shade and low humidity.

The Tukey test shows that complete exposure and 40% shade ($P = 0.007$) and 80% shade ($P = 0.031$) treatments were significantly different, but no differences were identified between the shade treatments. Between levels of the co-variables humidity and management no significant differences were identified.

Stenocerus stellatus—In the general model of *Stenocereus stellatus* none of the co-variables alone was significant. In the plot of Fig. 5A it can be appreciated that in the complete exposure treatment seedlings survive until week 28, and seedlings from cultivated populations survive more with higher humidity. Seedlings survive longer in treatments with higher shade, but high humidity decreases survival (Fig. 5C).

Polaskia chichipe—The deviance analysis previous to constructing Cox's model shows significant differences among shade treatments ($\chi^2 = 29.13$, $df = 8$, $P < 0.001$). The model shows differences in survival between complete exposure and shade treatments (Table 5) and less time of survival under high radiation (Fig. 6A). In treatments of complete exposure and 40% shade with low humidity, seedlings survive longer, however no pattern associated to management was significant (Fig. 6A, B). The exponent of the higher coefficient is that of the interaction CE*S80, indicating that seedlings in complete exposure have a 0.30 times higher risk of dying than in 80% shade (Table 5). The Tukey tests show significant differences in survival between complete exposure and the 40% shade ($P < 0.001$) and 80% shade ($P = 0.031$) treatment as well as among shade treatments ($P = 0.0231$).

Escontria chiotilla—The model showed significant differences in survival between

complete exposure and 40% shade treatments, as well as between high and low humidity (Table 6). Throughout the light gradient seedlings with less humidity survived longer than those receiving higher humidity (Fig. 7A-C). The highest value of the exponent coefficient was found in the interaction CE, HH*S40, LH (Table 6), indicating that when seedlings are exposed to high radiation and humidity, they have 2.716 times higher risk of dying than those under 40% shade and low humidity. This interaction also shows the highest value of z indicating its high contribution to the model. The Tukey tests showed significant differences between complete exposure and 40% shade ($P=0.01$) treatments as well as between humidity treatments ($P = 0.0047$).

Inter-specific survival

The model was constructed with the extreme levels of shade factor (complete exposure and 80% shade). The deviance analysis showed that each variable analyzed contributed to the model significantly: the initial seedling size ($\chi^2 = 46.658$, $df = 32$, $P = 0.0455$), management ($\chi^2 = 78.665$, $df = 32$, $P < 0.001$), humidity ($\chi^2 = 78.786$, $df = 32$, $P < 0.001$), shade ($\chi^2 = 107.26$, $df = 32$, $P < 0.001$), and species ($\chi^2 = 126.68$, $df = 48$, $P < 0.001$).

The model showed significant differences in survival between 40% and 80% shade treatments. Also, the model shows significant differences between *P. chichipe* in complete exposure and *S. pruinosus* in 80% shade, as well as significant differences in survival explained by the seedling initial size affected by shade treatments. The interaction CE, HH, SS* S80, LH, SS had significant differences between *P. chichipe* and *S. pruinosus* (Table 9). The Tukey test showed differences between *E. chiotilla* and *S. pruinosus* ($P < 0.001$) and among the shade treatments ($P = 0.015$).

DISCUSSION

Seed weight and seedling size—Seeds from managed populations generally were larger

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Guillén et al.

and heavier than seeds from wild populations in all species studied, and our study therefore supports the hypothesis that artificial selection for larger fruits has indirectly influenced seed size and germination rate (Rojas-Aréchiga et al., 2001; Otero-Arnaíz et al., 2003; Guillén et al., 2009, 2011). Higher germination rates could be in larger seeds could be associated to larger embryo size, which, in cacti, provides the resources needed for germination and seedling development as seeds lack endosperm and their perisperm is scarce (Núñez, 2004). In general, the heaviest seeds were those of *S. pruinosus* and *S. stellatus* and these seeds also produced the largest seedlings; however, *S. stellatus* had smaller seeds than *S. pruinosus* and produced larger seedlings, apparently because seedlings of *S. stellatus* develop faster than seedlings of *S. pruinosus* after germination. Seedlings derived from cultivated populations were also generally larger than those derived from wild populations, which is consistent with results reported by Ayala-Cordero et al. (2006) who found significant correlation between seed and seedling size for the columnar cactus *Stenocereus beneckeii*.

Relative growth rate—It appears that there are a negative correlation between seed size and seedling relative growth rate. We observed that the lowest relative growth rates were recorded in *S. stellatus* and *S. pruinosus* whose seeds were heavier than those of *P. chichipe* and *E. chiotilla*, in these two last species we recorded the highest relative growth rates. Comparing all the species studied, *S. pruinosus* had the largest seeds and the lowest relative growth rates; likewise, wild seedlings of *S. pruinosus* and *P. chichipe* have higher relative growth rates than cultivated seedlings, these differences were more evident in *S. pruinosus*, the specie under the highest management intensity. This observation is consistent with those reported for the columnar cacti *S. beneckeii*, *Neobuxbaumia mezcalaensis*, and *N. macrocephala* as well as other woody species in which relative growth rates correlate

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Guillén et al.

negatively with seed weight (Marañón and Grubb, 1993; Huante et al., 1995; Swanborough and Westoby, 1996; Loza-Cornejo et al., 2003; Ayala-Cordero et al., 2006; Miquelajauregui and Valverde, 2010). Besides seed size, shade and humidity appear to influence the relative growth rate, and this pattern could be explained by the natural history of the species, that is to particular adaptations of the different species to the environments they are distributed.

Seedling survival—According to our results, it appears that biomass accumulation is a factor that may influence seedling survival, but other factors are also significant. We found, for instance, that, in general, seedlings survived more when they were less irrigated; humidity therefore seems to be a factor determinant for seed germination whereas the amount of solar radiation seems to be a critical factor during the first steps of seedling development. For a number of cacti species of the Tehuacán Valley shade of perennial shrubs and trees significantly determine seedling survival compared with open areas (Valiente-Banuet and Ezcurra, 1991; Godínez-Álvarez and Valiente-Banuet, 1998; Godínez-Álvarez et al., 2003, 2005; Flores et al., 2004; Castillo-Landero and Valiente-Banuet, 2010). In all species studied, higher solar radiation resulted in shorter periods of seedling survival. In species like *P. chichipe* and *E. chiotilla*, which had the smallest starting seedling size, seedlings survived shorter periods than seedlings of *S. pruinosus* and *S. stellatus*. These results are consistent with those previously reported for *S. beneckeii* in which seedlings from smaller seeds were less resistant to hydric stress (Ayala-Cordero et al., 2006). We also found that seedlings with less humidity had higher survival rates. High humidity particularly affects survival of seedlings of *P. chichipe* and *E. chiotilla* and this could be due to particular adaptations of these species to dryer environments than *Stenocereus* species, whose natural distribution areas are alluvial soils of bottom areas of

1 Guillén et al.

2
3
4 gullies, these sites have relatively higher humidity than *P. chichipe* and *E. chiotilla*
5
6
7 distribution areas (Guillén et al., 2010). This observation is consistent with previous results
8
9 reported in our germination studies (Guillén et al., 2009; 2010) in which seeds of *P.*
10
11 *chichipe* and *E. chiotilla* had higher germination rates at lower water potential than seeds of
12
13 *S. pruinosus* and *S. stellatus*. In the *Stenocereus* species, we also observed longer survival
14
15 periods in treatments of higher humidity than in *P. chichipe* and *E. chiotilla*. It seems that
16
17 there is not a clear pattern associated to management in *S. stellatus*, *P. chichipe*, and *E.*
18
19 *chiotilla*, but cultivated seedlings of *S. pruinosus* were more susceptible to high radiation
20
21 than wild seedlings. In this species the high radiation conditions possibly could be the
22
23 critical point that makes intraspecific differences between wild and cultivated populations
24
25 more evident.
26
27
28
29

30
31 In *S. stellatus*, no significant differences were identified among the factors evaluated
32
33 (relative growth rate and survival). This result could be due to plasticity in adapting to
34
35 different environments. For instance, Hernández-González and Briones-Villareal (2007)
36
37 found that this species is photosynthetically efficient in environments with both high and
38
39 low solar radiation, and is able to adapt and survive in conditions of high radiation with
40
41 high humidity. Another possible explanation is the larger starting size of seedlings and their
42
43 relatively faster development compared with those of the other species studied. Further
44
45 studies should test this hypothesis, comparing seedling development stages rather than age.
46
47
48
49

50 **Conclusion**—Artificial selection favoring larger fruits has indirectly favored larger seed
51
52 size, germination rate, and seedling size. Environmental differences between wild and
53
54 cultivated areas should also determine differences in seed germination and seedling
55
56 establishment and, consequently, seedling survival and structure of wild and cultivated
57
58 populations. Besides, continue artificial selection and environmental differences, people
59
60
61
62
63
64
65

1 Guillén et al.

2
3
4 may be contributing to a better survivorship of cultivated seedlings through particular
5
6 agronomic practices, all these factors may help explain the significant morphological and
7
8 genetic differences reported for some of the species studied, even when gene flow
9
10 associated to pollination is relatively high and counteracts the effects of artificial selection.
11
12 In the processes of germination and establishment the differences between wild and
13
14 cultivated populations are more evident in the species with higher management intensity,
15
16 but this can be observed only in critical points this could be due to the incipient
17
18 domestication state of the studied species. It would be necessary to conduct growth
19
20 experiments and survivorship observations in real conditions in order to identify more
21
22 clearly particular responses in establishing patterns associated to domestication.
23
24
25
26

27 **ACKNOWLEDGMENTS**

28
29 The authors thank to Edgar Pérez-Negrón and Juana Rodríguez for field and laboratory
30
31 assistance, to the Posgrado en Ciencias Biológicas-UNAM, a Postgraduate grant from
32
33 National Council for Science and Technology (CONACYT), Mexico, as well as funds from
34
35 CONACYT (research project CB-2008-01-103551) and PAPIIT, DGAPA, UNAM
36
37 (research project IN205111-3).
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47

48 **LITERATURE CITED**

49
50 ARELLANO, E., AND A. CASAS. 2003. Morphological variation and domestication of
51
52 *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in Tehuacán Valley,
53
54 Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 50:439-453.
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Guillén et al.

AYALA-CORDERO, G., T. TERRAZAS, L. LÓPEZ-MATA, AND C. TREJO. 2004. Variación en el tamaño y peso de la semilla y su relación con la germinación en una población de *Stenocereus beneckeii*. *Interciencia* 29:692-697.

AYALA-CORDERO, G., T. TERRAZAS, L. LÓPEZ-MATA, AND C. TREJO. 2006. Morpho-anatomical changes and photosynthetic metabolism of *Stenocereus beneckeii* seedlings under soil water deficit. *Journal of Experimental Botany* 57:3165-3174.

BLANCAS, J., A. CASAS, R. LIRA, AND J. CABALLERO J. 2009. Traditional management and morphological patterns of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *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, AND Y. ARELLANES. 2010. Plant Management in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany* 64:287-302.

CAMPELL, C.S., C.G. CAMPELL, D.R. COBOS, B. CARTER, AND A. FONTANA. 2001. An improved method for creating moisture release curves in dry soils to determine mineralogical and physical properties. Decagon devices. Inc., U.S.A.

CARMONA, A., AND A. CASAS. 2005. Management, phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central México. *Journal of Arid Environments* 60:115-132.

CASAS, A., J. CABALLERO, AND A. VALIENTE-BANUET. 1999a. Use, management and domestication of columnar cacti in south central México: a historical perspective. *Journal of Ethnobiology* 19:71-95.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Guillén et al.

CASAS A., A. VALIENTE-BANUET, A. ROJAS-MARTÍNEZ, AND P. DÁVILA. 1999b.
Morphological variation and the process of domestication of the columnar cactus
Stenocereus stellatus in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86:522-533.

CASAS, A., A. VALIENTE-BANUET, J.L. VIVEROS, J. CABALLERO, J. CORTÉS, P. DÁVILA, R.
LIRA, AND I. RODRÍGUEZ. 2001. Plant resources of the Tehuacán-Cuicatlán Valley,
México. *Economic Botany* 55:129-162.

CRUZ, M., AND A. CASAS. 2002. Morphological variation and reproductive biology of
Polaskia chende (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid
Environments* 51:561-576.

CASAS, A., A. OTERO-ARNAIZ, E. PÉREZ-NEGRÓN, AND A. VALIENTE-BANUET. 2007. *In situ*
management and domestication of plants in Mesoamerica. *Annals of Botany* 100:1101-
1115.

CASTILLO-LANDERO, P., AND A. VALIENTE-BANUET. 2010. Species specificity of nurse
plants for the establishment, survivorship, and growth for columnar cacti. *American
Journal of Botany* 97:1289-1295.

COX, D.R.A AND D. OAKES. 1984. Analysis of survival data. Chapman and Hall, London,
UK.

DARWIN, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the
preservation of favored races in the struggle for life. Jonh Murray, London, UK.

EVANS, L.T. 1993. Crop evolution, adaptation and yield. Cambridge University Press,
Cambridge, UK.

FENNER, M. AND K. THOMPSON. 2005. The ecology of seeds. Cambridge University Press,
Cambridge, UK.

FLORES, J., O. BRIONES, A. FLORES, AND S. SÁNCHEZ-COLÓN. 2004. Effect of predation and

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Guillén et al.

solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments* 58: 1-18.

FRARY, A., AND S. DOGANLAR. 2003. Comparative genetics of crop plant domestication and evolution. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 27:59-69.

GARCÍA, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México.

GULLEN, S., J. BENITEZ, M. MARTÍNEZ- RAMOS, AND A. CASAS. 2009. Seed Germination of wild, *in situ*-managed, and cultivated populations of columnar cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 73:407-413.

GULLÉN, S., T. TERRAZAS, E. DE LA BARRERA, AND 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.

GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H., AND A. VALIENTE-BANUET. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacán Valley cacti species: The role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments* 39:21-31.

GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H., T. VALVERDE, AND P. ORTEGA-BAES. 2003. The demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69:173-203.

HARLAN, J.R. 1992. Origins and processes of domestication. In: G.P Chapman [ed.], *Grass evolution and domestication*, 159-175. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

HAWKES, J.G. 1983. *The diversity of crop plants*. Harvard University Press, London, UK.

HERNARDEZ-GOZÁLEZ, O., AND O. BRIONES-VILLAREAL. 2007. Crassulasean acid metabolism photosynthesis in columnar cacti seedlings during ontogeny: The effect of

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Guillén et al.

light on nocturnal acidity accumulation and chlorophyll fluorescence. *American Journal of Botany* 94:1344-1351.

HUANTE, P., E. RINCON, AND I. ACOSTA. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* 9:849-858.

LIRA, R., A. CASAS, R. ROSAS, M. PAREDES, E. PÉREZ-NEGRÓN, S. RANGEL-LANDA, L. SOLÍS, I. TORRES, AND P. DÁVILA. 2009. Traditional knowledge and useful plant richness in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Economic Botany* 63:271-287.

LOZA-CORNEJO, S., T. TERRAZAS, L. LÓPEZ-MATA, AND C. TREJO. 2003. Características morfo-anatómicas y metabolismo fotosintético en plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae): su significado adaptativo. *Interciencia* 28:83-89.

LUNA, C., AND R. AGUIRRE. 2001. Clasificación tradicional, aprovechamiento y distribución de la pitaya mixteca en México. *Interciencia* 26:18-24.

MARAÑÓN, T., AND P.J. GRUBB. 1993. Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. *Functional Ecology* 7:591-599.

MOLES, A.T., AND M. WESTOBY. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92:372-383.

MIQUELAJAUREGUI, Y., AND T. VALVERDE. 2010. Survival and early growth of two congeneric cacti that differ in their level of rarity. *Journal of Arid Environments* 74:1624-1631.

NUÑEZ, M.Y.C. 2004. Cactáceas columnares de México. Estudio embriológico comparativo de cinco especies de la tribu Pachycereeae. PhD thesis. Universidad Nacional Autónoma de México. México.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Guillén et al.

OAXACA-VILLA, B., A. CASAS, AND 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. E. STONER, E. PÉREZ-NEGRÓN, AND A. CASAS. 2010. Pollination biology of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in wild and managed populations of the Tehuacán Valley, México. *Journal of Arid Environments* 74:897:904.

OTERO-ARNAIZ, A., A. CASAS, C. BAROLO, E. PÉREZ-NEGRÓN, AND A. VALIENTE-BANUET. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central México: Reproductive Biology. *American Journal of Botany* 90:593-602.

OTERO-ARNAÍZ, A., A. CASAS, AND L. HAMRICK. 2005a. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and manager populations of *Polaskia chichipe*, an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* 14: 4313-4322.

OTERO-ARNAÍZ, A., A. CASAS, J.L. HAMRICK, AND J. CRUSE-SANDERS. 2005b. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Molecular Ecology* 14:1603-1611.

PARRA, P., N. PÉREZ-NASSER, R. LIRA, D. PÉREZ-SALICRUP, AND 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.C. CÓRTEZ-PALOMEC, V. ROCHA-RAMÍREZ, AND A. GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ. 2010. Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus*

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Guillén et al.

(Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico. *Annals of Botany* 106:483-496.

PUJOL, B., G. MÜHLEN, N. GARWOOD, Y. HOROSZOWSKI, J.P. DOUZERY, AND M. DOYLE.

2005. Evolution under domestication: contrasting functional morphology of seedlings in domesticated cassava and its closest wild relatives. *New Phytologist* 166:305-318.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2008. R: A language and environment for statistical

computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Website

<http://www.R-project.org> .

ROJAS-ARÉCHIGA M., A. CASAS, AND 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.

SWANBOROUGH, P., AND M. WESTOBY. 1996. Seedling relative growth rate and its

components in relation to seed size: phylogenetically independent contrasts. *Functional*

Ecology 10:176-184.

TINOCO, A., A. CASAS, R. LUNA, AND K. OYAMA. 2005. Population genetics of wild and

silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* in the Tehuacán Valley,

Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52:525-538.

VALIENTE-BANUET, A. AND E. EZCURRA. 1991. Shade as a cause of the association between

the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán

Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79:961-971.

VALIENTE-BANUET, A., A. CASAS, A. ALCÁNTARA, P. DÁVILA, N. FLORES-HERNÁNDEZ, M.

C. ARIZMENDI, J.L VILLASEÑOR, AND J. ORTEGA. 2000. La vegetación del Valle de

Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*.67:24-74.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49

TABLES

Table 1. Seed weight (g) ± standard error (100 seed samples) and initial seedling size (mm) ± standard error from wild and managed populations of columnar cacti species, representing a management gradient. Intraspecific and interspecific ANOVA of seed weigh (n = 30), and initial seedling size (n = 1188) from wild and managed populations.

<i>Intraspecific analysis</i>						
Specie	Seed weight			Seedling initial size		
	Wild	Managed		Wild	Managed	
<i>S. pruinosus</i>	0.200±0.002	0.243±0.004	$F_{(1,58)}=93.187^{***}$	6.529±0.022	6.888±0.021	$F_{(1,2374)}=136.81^{***}$
<i>S. stellatus</i>	0.153±0.005	0.190±0.017	$F_{(1,58)}=4.250^*$	8.296±0.027	8.548±0.032	$F_{(1,2374)}=36.708^{***}$
<i>P. chichipe</i>	0.070±0.002	0.080±0.001	$F_{(1,58)}=22.941^{***}$	5.329±0.023	5.749±0.016	$F_{(1,2374)}=222.94^{***}$
<i>E. chiotilla</i>	0.114±0.009	0.164±0.008	$F_{(1,58)}=29.904^{***}$	5.497±0.017	5.559±0.015	$F_{(1,2374)}=7.916^{**}$
<i>Interspecific analysis</i>						
Factor	<i>df</i>	<i>F</i>		<i>df</i>	<i>F</i>	
Specie	3	140.593***		3	7560.49***	
Management	1	45.131***		1	302.55***	
Specie*Management	3	2.745*		3	25.01***	
Error	232			9496		

* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$,

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Guillén et al.

Table 2. Results of the factorial ANOVA performed with *S. pruinosus* and *P. chichipe* relative growth rate seedlings from wild and cultivated populations under differing conditions of shade (complete exposure, 40, and 80%) and humidity(LH=60-40% and HH=80-60%).

Factor	<i>Stencereus pruinosus</i>			<i>Polaskia chichipe</i>		
	df	F	P	df	F	P
ErrorShade						
Residuals	2	2.214e-05		2	3.359e-06	
Error: Shade:Humidity						
Humidity	1	4e-04	NS	1	0.079	NS
Residuals	2	1.997e-05		2	2.615e-05	
Error:Shade:Humidity:Management						
Management	1	38.819	**	1	8.508	*
Humidity:Management	1	2.689	NS	1	0.076	NS
Residuals	4	1.003e-05		4	2.493e-05	
Error Within						
Residuals	60	1.100e-05		60	1.885e-05	

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, NS=No significant

Table 3. Results of the factorial ANOVA performed relative growth rate seedlings of different columnar cacti (*S. pruinosus*, *S. stellatus*, *P. chichipe*, and *E. chiotilla*) from wild and managed populations under differing shade (complete exposure, 40, and 80%) and humidity (LH=60-40% and HH=80-60%) conditions.

<i>Factor</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Error Shade			
Residuals	2	1.44e-05	
Error: Shade:Humidity			
Humidity	1	0.258	NS
Residuals	2	4.706e-05	
Error:Shade:Humidity:Management			
Management	1	38.108	***
Humidity:Management	1	1.385	NS
Residuals	4	5.557e-06	
Error Within			
Specie	3	76.784	***
Specie:Humidity	3	1.812	NS
Specie:Management	3	7.634	***
Specie:Humidity:Management	3	0.601	NS
Residuals	264	1.780e-05	

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$, N.S.=No significant

Table 4. Cox proportional-hazards regression model of wild and cultivated *Stenocereus pruinosus* seedlings under differing shade (CE=complete exposure, S40=40%, and S80=80%) and humidity (LH=60-40% and HH= 80-60%) conditions.

<i>Variable</i>	<i>Coefficient</i>	<i>Exp (Coef)</i>	<i>E.E.</i>	<i>z</i>	<i>P</i>
CE*S40	-3.900	0.020	1.300	-3.002	**
CE*S80	-3.125	0.044	1.244	-2.511	*
HH*LH	0.003	1.003	0.876	0.004	NS
Cultivated*Wild	-0.548	0.577	0.820	-0.668	NS
CE, HH*S80, LH	-2.237	0.106	1.268	-1.764	NS
CE, HH*S40, LH	-1.052	0.350	1.222	-0.861	NS
CE, Cultivated* S80, Wild	-1.685	0.184	1.230	-1.370	NS
CE, Cultivated* S40, Wild	-0.874	0.417	1.203	-0.726	NS
HH, Cultivated* LH, Wild	-4.073	0.017	1.623	-2.509	*
CE, HH, Cultivated*S80, LH, Wild	5.973	392.900	2.137	2.800	**
CE, HH, Cultivated*S40, LH, Wild	5.028	152.744	2.062	2.438	*

$R^2=0.674$ (max possible=0.995); Likelihood ratio test=40.39, 11 df, $P<0.001$; Wald test=24.05, 11 df., $P<0.05$; Score (logrank) test=54.34, 11 df, $P<0.001$.

* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$, N.S.=No significant

Table 5. Cox proportional-hazards regression model of wild and cultivated *Polaskia chichipe* seedlings under differing shade (CE=complete exposure, S40=40%, and S80=80%) conditions.

<i>Variable</i>	<i>Coefficient</i>	<i>Exp (Coef.)</i>	<i>E.E.</i>	<i>z</i>	<i>P</i>
CE*S40	-1.18	0.092	0.561	-4.24	*
CE*S80	-2.380	0.307	0.480	-2.46	***

R²= 0.43 (max possible= 0.995); Likelihood ratio test= 20.21, 2 df, P<0.001; Wald test = 18, 2 df, P<0.001; Score (logrank) test= 21.75,2 df, P<0.001.

*P<0.05, **P<0.01, *** P<0.001, N.S.=No significant

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

Guillén et al.

Table 6. Cox proportional-hazards regression model of wild and managed *Escontria chiotilla* seedlings under differing shade (CE=complete exposure, S40=40%, and S80=80%) and humidity (LH=60-40% and HH=80-60%) conditions.

<i>Variable</i>	<i>Coefficient</i>	<i>Exp (Coef)</i>	<i>E.E.</i>	<i>z</i>	<i>P</i>
CE*S40	-1.930	0.145	0.667	-2.89	**
CE*S80	-1.134	0.322	0.622	-1.82	N.S.
HH*LH	-1.899	0.150	0.672	-2.83	**
CE, HH*S80, LH	-1.395	0.248	1.080	-1.29	N.S.
CE, HH*S40, LH	0.999	2.716	0.892	1.12	N.S.

R²= 0.57 (max posible= 0.995); Likelihood ratio test= 30.37, 5 df, P<0.001; Wald test = 23.38, 5 df, P<0.001; Score (logrank) test= 32.89, 5 df., P<0.001.

*P<0.05, **P<0.01, *** P<0.001, N.S.=No significant

Guillén et al.

Table 7. Significant co-variable (SS=starting size, shade, and humidity) interactions of Cox proportional-hazards regression model of wild and managed columnar cacti (*S. pruinosus*, *S. stellatus*, *P. chichipe*, and *E. chiotilla*) seedlings under differing shade (CE=complete exposure, S40=40%, and S80=80%) and humidity (LH=60-40% and HH=80-60%) conditions.

Variable	Coefficient	Exp (Coef)	E.E.	z	P
CE*S80	-198.236	8.07e-87	81.5	-2.433	*
<i>P. chichipe</i> , CE* <i>S. pruinosus</i> , 80	287.707	8.90e+124	89.5	3.216	**
CE, SSi* S80, SS	33.854	5.04e+14	14.3	2.364	*
<i>P. chichipe</i> , CE, SS* <i>S. pruinosus</i> , S80%, SS	-47.635	2.05e-21	15.3	-3.104	**
CE, HH,SS* S80, LH, SS	-36.163	1.97e-16	17.3	-2.091	*
<i>P. chichipe</i> , CE, HH, SS* <i>S. pruinosus</i> , 80, LH, SS.	51.550	2.44e+22	18.5	2.780	**

R²=0.895 (max possible=0.999); Likelihood ratio test=216.8, 63 df, P<0.001; Wald test=101.4, 63 df, P<0.01; Score (logrank) test=252.2, 63 df, P<0.001.

*P<0.05, **P<0.01, *** P<0.001, N.S.=No significant

FIGURE LEGENDS

Fig. 1. Study area. Location of columnar cacti populations studied in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere reserve, central México. 1=*S. pruinosus*; 2=*S. stellatus*; 3=*P. chichipe*, and 4=*E. chiotilla*. W=wild population; S=silviculture managed population, and C=Cultivated population.

Fig. 2. Temperature (A), radiation(B), and relative humidity (C) conditions registered inside the greenhouse (where the experiments were conducted) under three different shade (CE=complete exposure, S40%=40%, and S80%=80%) conditions between September 2010 and May 2011.

Fig. 3. Relative growth rate \pm EE of different columnar cacti (*S. pruinosus*, *S. stellatus*, *P. chichipe*, and *E. chiotilla*) under differing shade (CE=complete exposure, S40%=40%, and S80%=80%) and humidity (LH=60-40% and HH=80-60%) conditions.

Fig. 4. *Stenocereus pruinosus* seedling survivorship curves from wild and cultivated populations under differing shade (CE=complete exposure, S40%=40%, and S80%=80%) and humidity (LH=60-40% and HH=80-60%) conditions.

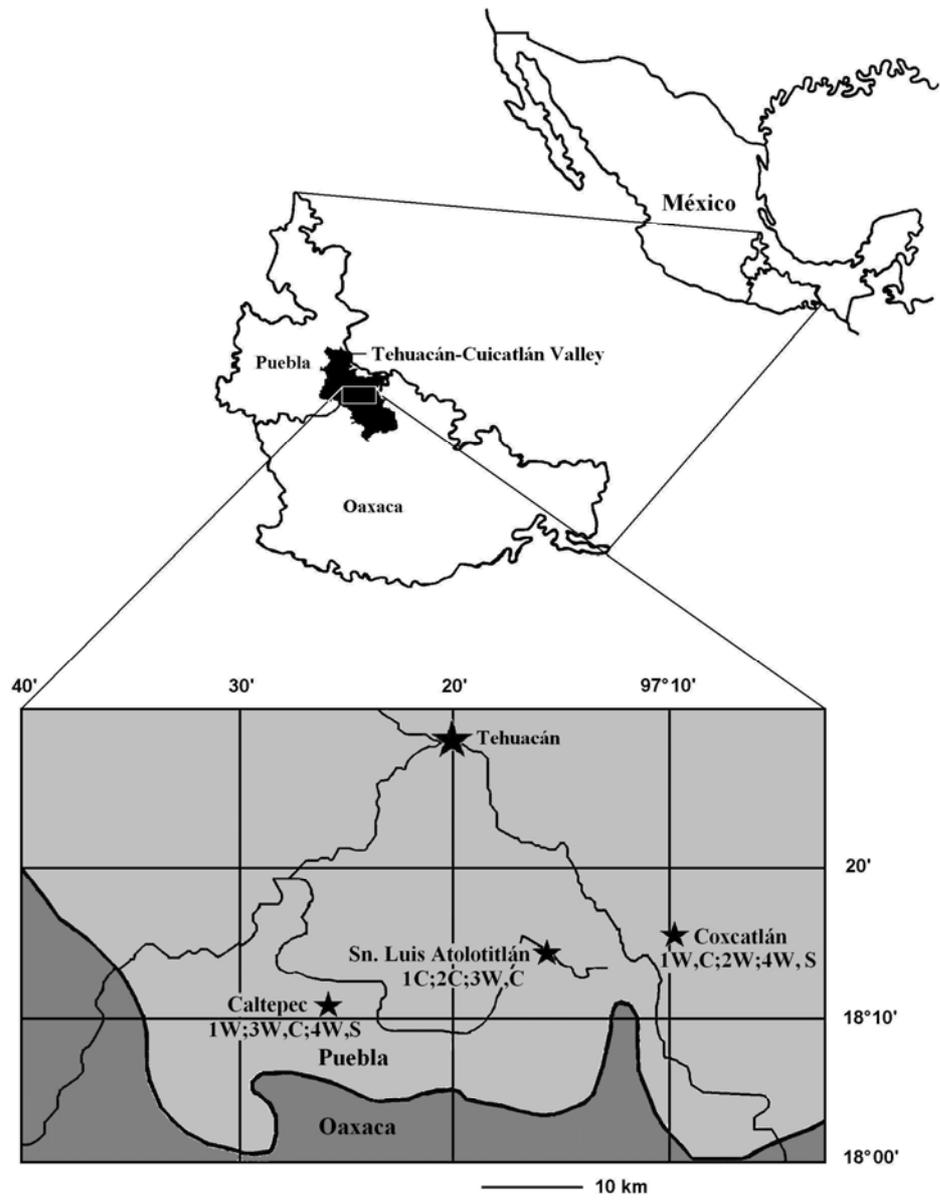
Fig. 5. *Stenocereus stellatus* seedling survivorship curves from wild and cultivated populations under differing shade (CE=complete exposure, S40%=40%, and S80%=80%) and humidity (LH=60-40% and HH=80-60%) conditions.

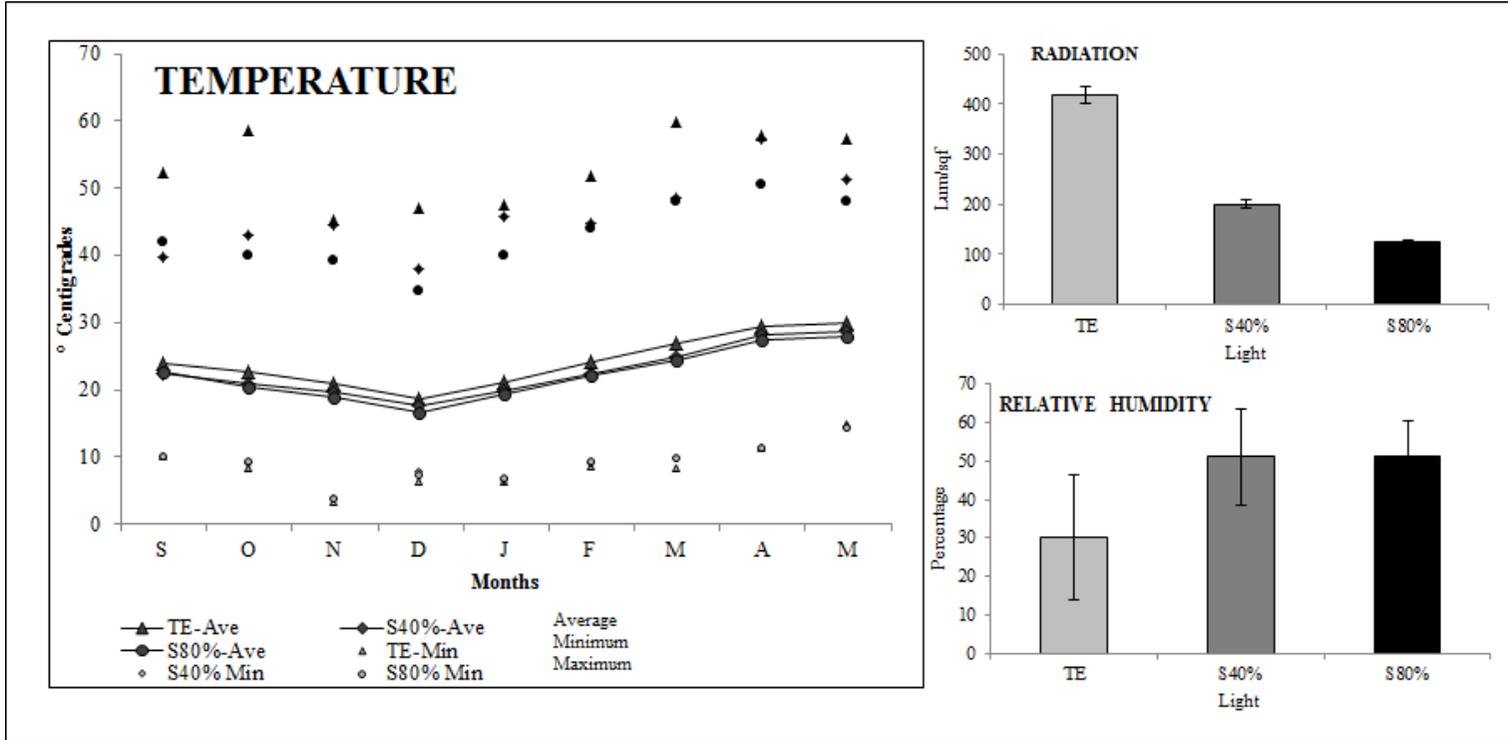
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52
53
54
55
56
57
58
59
60
61
62
63
64
65

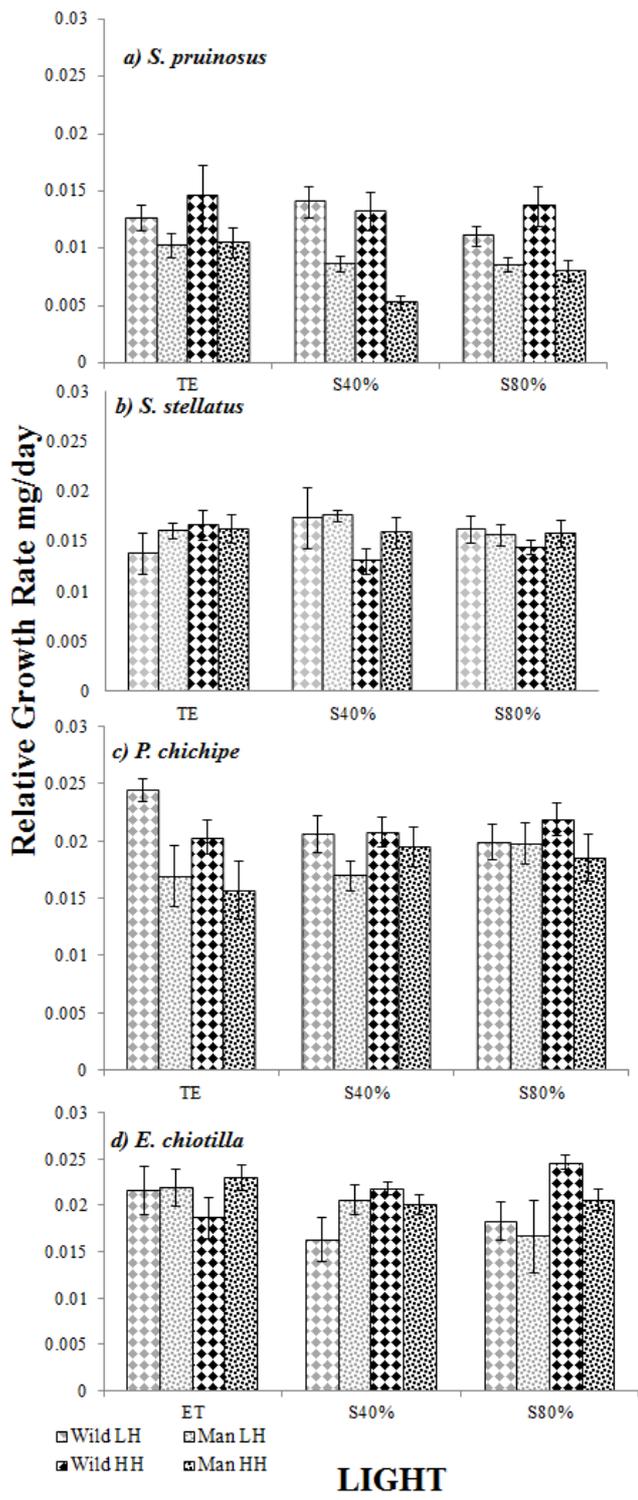
Guillén et al.

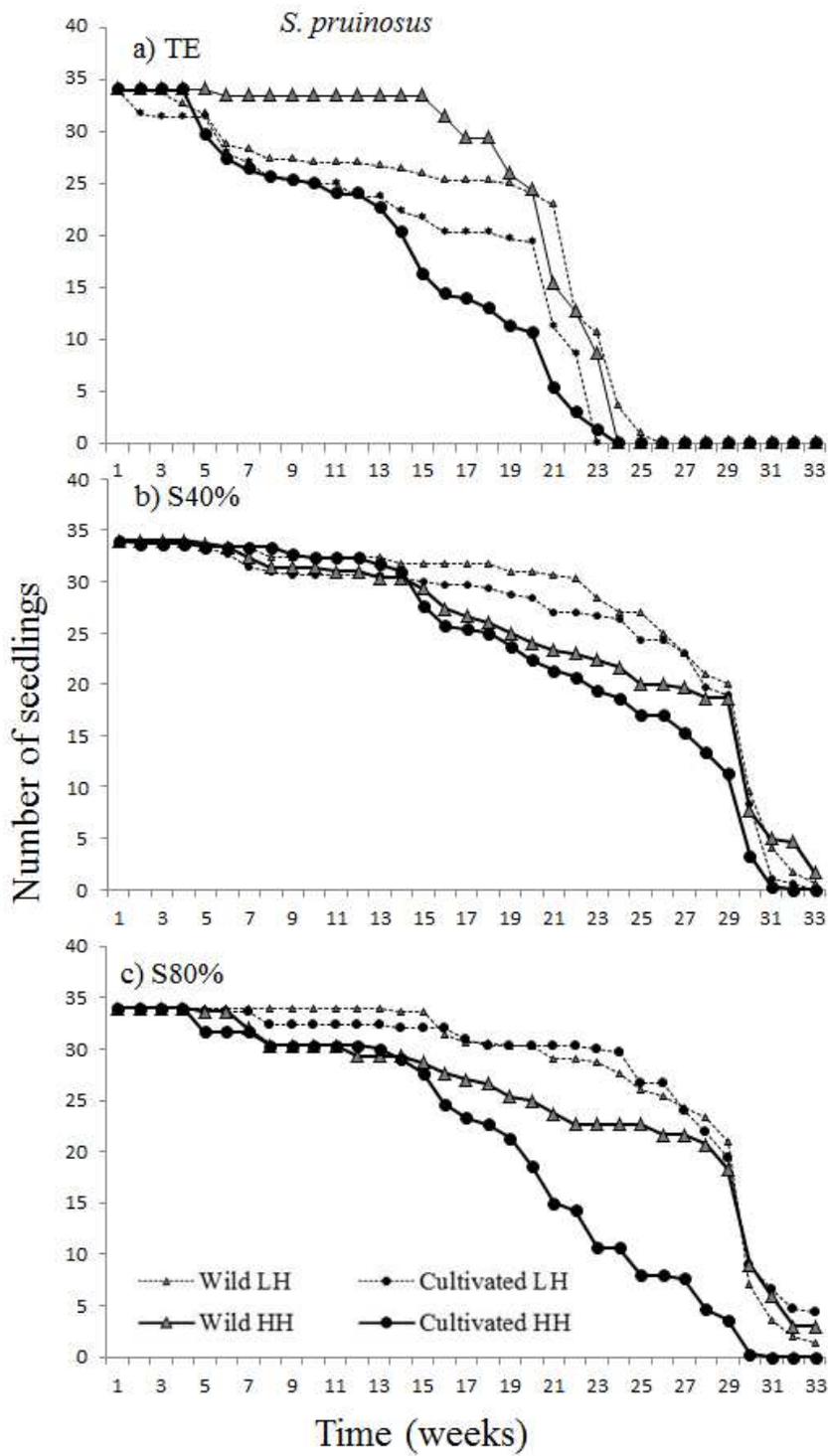
Fig. 6. *Polaskia chichipe* seedling survivorship curves from wild and cultivated populations under differing shade (CE=complete exposure, S40%=40%, and S80%=80%) and humidity (LH=60-40% and HH=80-60%) conditions.

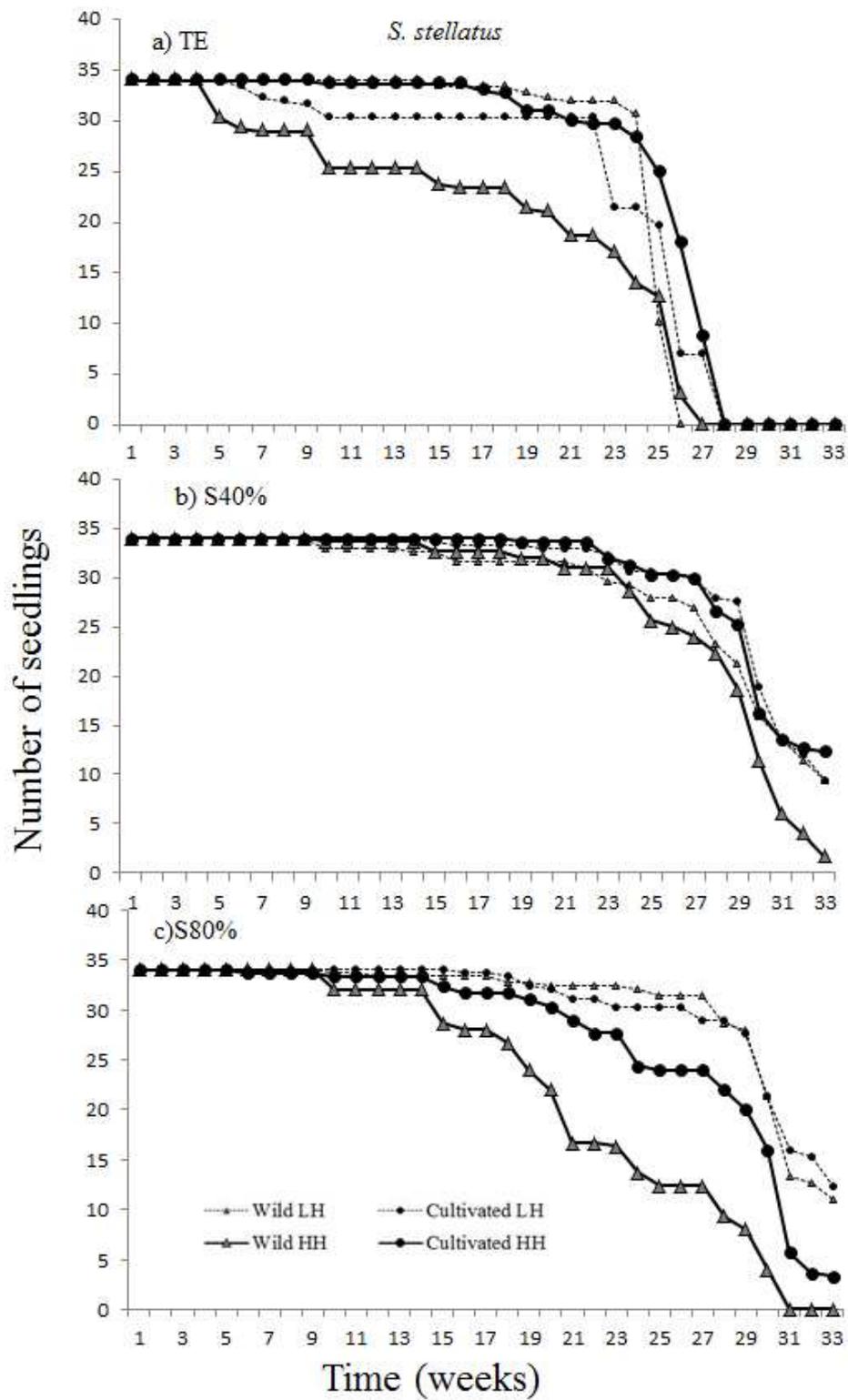
Fig. 7. *Escontria chiotilla* seedling survivorship curves from wild and silviculture managed populations under differing shade (CE=complete exposure, S40%=40%, and S80%=80%) and humidity (LH=60-40% and HH=80-60%) conditions.

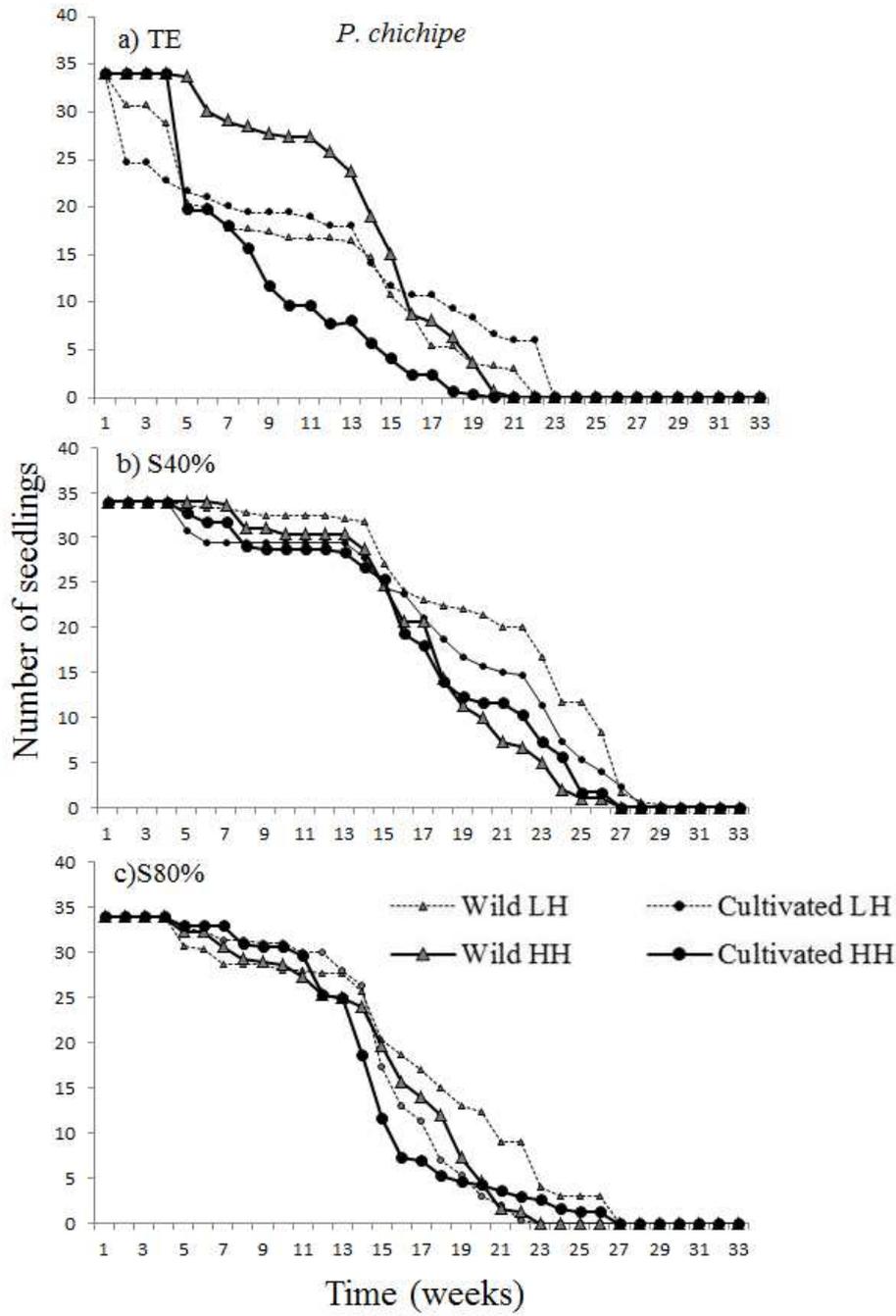


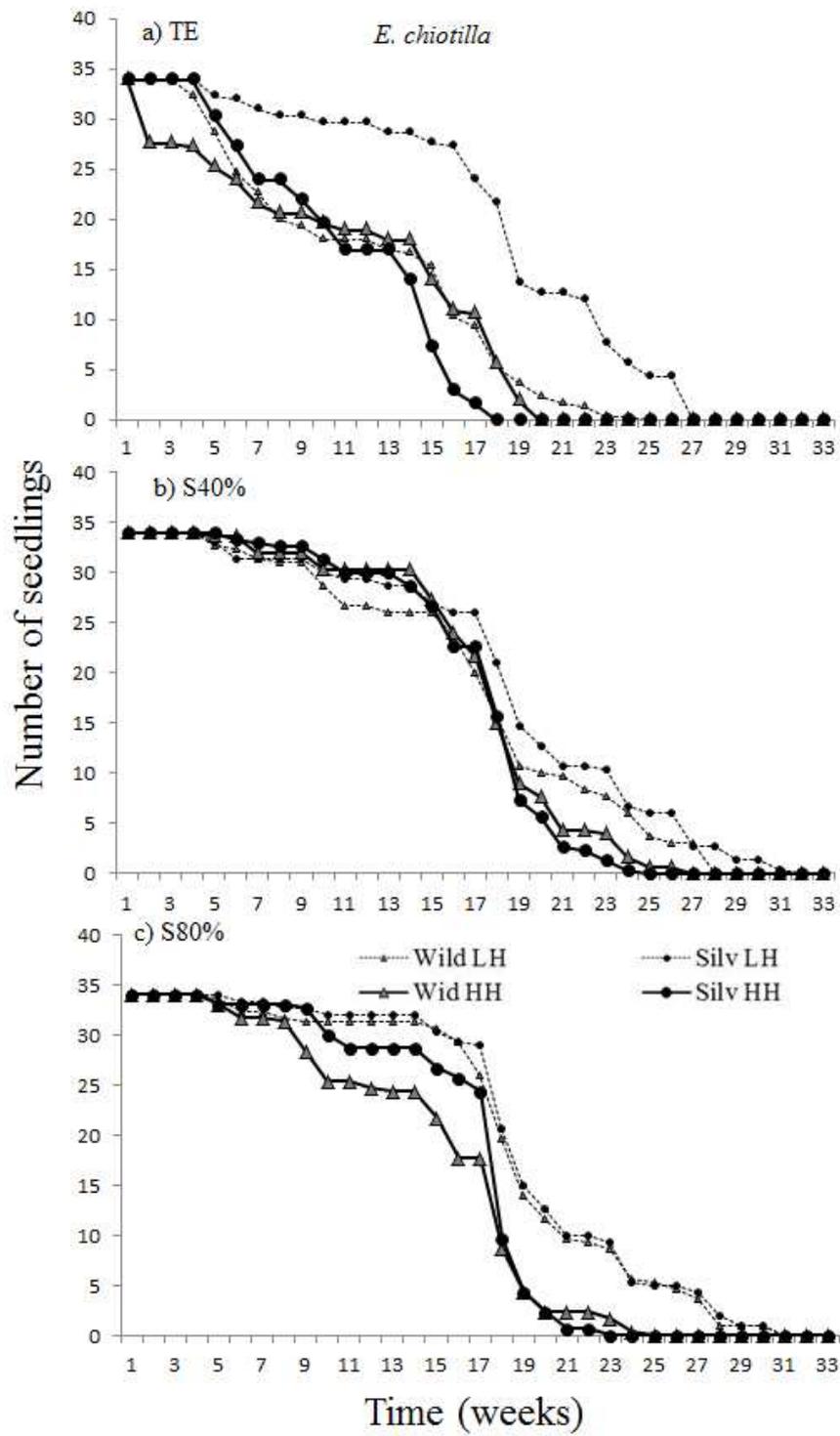












CAPÍTULO 4

**CONDUCTIVIDAD DEL XILEMA Y VULNERABILIDAD DE PLÁNTULAS DE CACTÁCEAS
COLUMNARES SILVESTRES Y CULTIVADAS EN AMBIENTES XÉRICOS Y MÉSICOS.**

CONDUCTIVIDAD DEL XILEMA Y VULNERABILIDAD DE PLÁNTULAS DE CACTÁCEAS COLUMNARES SILVESTRES Y CULTIVADAS EN AMBIENTES XÉRICOS Y MÉSICOS.

INTRODUCCIÓN

La domesticación es un proceso evolutivo dirigido por los seres humanos, que resulta de la continua manipulación de la variación morfológica y fisiológica de poblaciones de plantas y animales (Hawkes, 1983; Harlan 1992; Casas *et al.*, 2007). Se desarrolla principalmente favoreciendo la supervivencia y reproducción de fenotipos convenientes a los seres humanos y desfavoreciendo o eliminando otros no convenientes, proceso que se conoce como selección artificial (Darwin, 1859; Harlan, 1992). La selección artificial puede tener efecto sobre características morfológicas y fisiológicas y determinar cambios en las frecuencias de los fenotipos y genotipos de las poblaciones de organismos manipulados con respecto a las que existen en poblaciones silvestres (Casas *et al.*, 2007). Entre los cambios asociados a la selección artificial que se han documentado en plantas destacan: mayor tamaño y diversidad morfológica de las partes útiles de la planta; cambios fisiológicos como pérdida de latencia en las semillas, mayor velocidad y sincronía de la germinación; así como mayor vigor de las plántulas. Algunos de estos cambios involucran pérdida de mecanismos de protección contra herbívoros o la pérdida de mecanismos naturales de reproducción, lo que disminuye o cancela a las plantas domesticadas capacidades de sobrevivir y reproducirse en ambientes silvestres (Hawkes, 1983; Harlan, 1992; Evans, 1993; Frary y Doganlar, 2003).

La domesticación es un proceso continuo. En sus niveles más avanzados las plantas alcanzan una total dependencia del hombre para sobrevivir y reproducirse (Harlan, 1992). Pero en las áreas campesinas pueden encontrarse plantas con diferentes grados de

domesticación, los cuales parecen relacionarse con los grados de intensidad con los que opera la selección artificial o a la antigüedad con la que este proceso se ha llevado a cabo (Harlan, 1992). La domesticación generalmente se asocia al cultivo de plantas, pero varios autores han documentado en diversas especies mesoamericanas un modelo de domesticación asociado al manejo silvícola *in situ*, el cual puede explicar la domesticación de diversos árboles, agaves, cactáceas columnares y aún de algunas plantas anuales (Casas *et al.*, 2007). En cactáceas columnares, por ejemplo, diversos estudios realizados en *S. stellatus* (Casas *et al.*, 1999 a,b), *S. pruinosus* (Luna y Aguirre, 2001; Parra, 2008, 2010), *E. chiotilla* (Arellano y Casas, 2003; Tinoco *et al.*, 2005), *P. chende* (Cruz y Casas, 2002), *P. chichipe* (Carmona y Casas, 2005; Otero-Arnaíz, *et al.*, 2003; 2005a, b) y *Myrtillocactus schenckii* (Blancas, 2009; Ortiz *et al.*, 2010) han identificado procesos de selección artificial bajo manejo *in situ* y *ex situ* y distintos grados de divergencias morfológicas, fisiológicas y genéticas entre las poblaciones silvestres y manejadas de una misma especie y tales divergencias pueden variar entre especies bajo distintas intensidades de selección artificial (Casas *et al.*, 2007). Además, también se han encontrado diferencias asociadas a la selección artificial en los primeros estadios de vida. Rojas-Aréchiga *et al.* (2001) y Otero-Arnaíz *et al.* (2003) estudiaron la germinación de semillas provenientes de poblaciones silvestres y manejadas de *S. stellatus* y *P. chichipe* respectivamente, y reportaron mayor velocidad y porcentaje de germinación en semillas provenientes de poblaciones manejadas, bajo condiciones óptimas de humedad. Guillén *et al.* (2009; 2011; 2012) realizaron diversos estudios con diferentes especies de cactáceas columnares ubicadas en un gradiente de intensidad de manejo y compararon los patrones de germinación y establecimiento de poblaciones silvestres y manejadas en condiciones xéricas y méxicas. En estos estudios se encontró que las semillas de las poblaciones manejadas son más grandes, tienen mayores

tasas de germinación, y generan plántulas de mayor tamaño respecto a las semillas silvestres, pero también, que son más susceptibles en condiciones de estrés que las semillas de poblaciones silvestres. Además, las plántulas de las especies más intensamente manejadas muestran mayor susceptibilidad a condiciones xéricas. En estas especies, la selección artificial de frutos de mayor tamaño ha tenido efecto indirecto en el tamaño de las semillas, y a su vez en la tasa de germinación y en el tamaño de las plántulas generadas que parecen sobrevivir diferencialmente en ambientes silvestres y cultivados. En *Stenocereus beneckeii* también se reportaron diferencias en la capacidad de germinación, crecimiento y supervivencia de las plántulas asociados a diferentes categorías de tamaño de las semillas (Ayala-Cordero *et al.*, 2004; 2006), estos resultados parecen indicar que el tamaño de las semillas influye en el vigor de las plántulas debido a cambios morfo-anatómicos que determinan la capacidad de establecerse exitosamente bajo determinadas condiciones ambientales.

Las características anatómicas de los sistemas de conducción hídrica de las plantas impactan en gran medida sobre la eficiencia en su conductividad hidráulica. Bajo condiciones de estrés hídrico ocurre la cavitación, en la que se introduce aire en los vasos formando un embolismo (Tyree y Sperry, 1989), el cual opone resistencia al flujo de agua y es determinante de la supervivencia o no de las plantas. No está claro qué determina la vulnerabilidad a la cavitación entre las especies, una hipótesis inicial explica que a mayor diámetro de los vasos mayor vulnerabilidad (Tyree y Sperry, 1989; Lo Gullo y Salleo, 1991; Hargrave *et al.*, 1994). Si esta hipótesis es correcta, entonces de acuerdo con la ecuación de Hagen-Poiseuille, la conductividad hidráulica de vasos de diámetros amplios será mayor pero más vulnerable a la cavitación. Se conoce que el xilema puede ajustar el diámetro de los vasos y su número dependiendo de la disponibilidad de agua a lo largo del

año en especies perennes (Zimmermann, 1983). En plántulas de cactáceas columnares no se han realizado estudios en los que se midan las características del sistema de conducción hídrica y en los que se estimen la conductividad hidráulica del xilema y el índice de vulnerabilidad a la cavitación, características que podrían determinar la supervivencia de las plántulas en distintos ambientes.

Las hipótesis de este estudio son que si la selección artificial ha tenido efecto en el tamaño de las semillas e indirectamente en la capacidad de germinación y susceptibilidad a los ambientes hidráulicamente estresantes, entonces también podría tener efecto en las características del sistema conductor de las plántulas. Esto es, que las plántulas derivadas de poblaciones cultivadas podrían presentar menor proporción de vasos pero de diámetro amplio, lo que determinaría su mayor vulnerabilidad a la cavitación bajo condiciones de estrés que las plántulas derivadas de semillas silvestres, las cuales se esperaba que tuvieran mayor proporción de vasos con diámetros angostos. Al comparar diferentes especies ubicadas en un gradiente de intensidad de manejo, se esperaba que en las especies más intensamente manejadas las diferencias en el sistema vascular entre plántulas de poblaciones silvestres y cultivadas sean mayores. Las preguntas principales de esta investigación son, entonces: ¿Hay diferencias en el sistema vascular de plántulas silvestres y manejadas? ¿Las diferencias anatómicas son mayores en las especies más intensamente manejadas? ¿Cambia la conductividad hidráulica y el índice de vulnerabilidad a lo largo de un gradiente de estrés?

Al responder estas preguntas podremos determinar si la selección artificial ha ocasionado cambios anatómicos en el sistema vascular de *S. pruinosus*, *S. stellatus*, *P. chichipe* y *E. chiotilla*, especies ubicadas en un gradiente de intensidad de manejo y si tales diferencias podrían estar determinando el éxito diferencial en la supervivencia de plántulas

silvestres y cultivadas en ambientes xéricos y méxicos. Asimismo, explicar las divergencias morfológicas, fisiológicas y genéticas entre las poblaciones silvestres y manejadas registradas en estudios previos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Especies y poblaciones estudiadas—Estudiamos poblaciones silvestres, silvícolas y cultivadas de las especies *S. pruinosus*, *S. stellatus*, *P. chichipe* y *E. chiotilla*, las cuales se distribuyen en los municipios de Los Reyes Metzontla, San Luis Atolotitlán, Caltepec y Coxcatlán, dentro de la Reserva de la Biósfera del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. De acuerdo con la estación meteorológica de Caltepec, la más cercana a los municipios de Los Reyes Metzontla, San Luis Atolotitlán, el clima es semiárido con una temperatura media anual de 18 °C y lluvia media anual de 655 mm (García, 1988), mientras que en el municipio de San Rafael Coxcatlán, la temperatura y la lluvia media anual es de 24 °C y 441 mm respectivamente (Casas *et al.*, 1999b). Para cada especie se estudiaron dos poblaciones silvestres y dos cultivadas, excepto para el caso de *E. chiotilla* que no se cultiva, por lo que sólo se estudiaron poblaciones silvestres y bajo manejo silvícola.

Las especies *S. pruinosus*, *S. stellatus* y *Escontria chiotilla* forman parte de matorrales espinosos y se encuentran entre los componentes dominantes de los bosques tropicales secos junto con otras especies de cactáceas columnares como *Lemairocereus hollianus* y *P. weberi* y en los que predominan los suelos aluviales (Casas *et al.*, 1999a). La especie *P. chichipe* es un elemento dominante junto con *P. chende* de una asociación vegetal muy particular de los matorrales espinosos denominada “chichipera” (Valiente-Banuet *et al.*, 2000), este tipo de asociación vegetal está distribuida en suelos pedregosos derivados de rocas volcánicas.

Muestreo de frutos y obtención de semillas—En mayo del año 2009 se colectaron frutos de *S. pruinusus*, *P. chichipe* y *E. chiotilla*, y en septiembre del mismo año los frutos de *S. stellatus*. Para cada tipo de población se tomaron al azar 10 individuos, de los que se colectaron como máximo 8 frutos maduros, tomando en cuenta la amplitud de tamaño promedio y su desviación estándar reportados previamente en estudios morfométricos de poblaciones silvestres y cultivadas (Cruz y Casas, 2002; Arellano y Casas, 2003; Otero-Arnaíz *et al.*, 2003; Blancas *et al.*, 2009; Parra *et al.*, 2008). Cada fruto se midió y se pesó con la finalidad de tener control del tamaño de los frutos y de las semillas. Las semillas de cada fruto se almacenaron individualmente en bolsas de papel hasta su posterior uso.

Obtención y manejo de plántulas—Para cada tipo de población de la especies estudiadas se sembraron semillas en charolas con suelo estéril conformado por una mezcla de iguales proporciones de arena y *peat moss*, ambos materiales con partículas menores a 1 mm. Después de 30 días de haber sembrado las semillas se tenían plántulas de la misma edad. Un total de 66 plántulas que fueron sembradas sobre un sustrato conformado de una mezcla de proporciones iguales de arena, *peat moss* y tezontle con partículas menores a 1.5 mm en macetas de 10.5 cm de diámetro x 4 cm de profundidad, y con 150 g de sustrato. Antes de someter a las plántulas a los tratamientos de sombra y humedad, éstas se aclimataron manteniendo las macetas dentro del laboratorio por 30 días y 15 días en invernadero bajo las mismas condiciones de luz y humedad disminuyendo el riego paulatinamente. Los hongos se controlaron aplicando fungicida (Captán 10 g/l).

Establecimiento en ambientes xéricos y méxicos—Para evaluar el establecimiento de las diferentes especies estudiadas se realizaron experimentos recíprocos en invernadero bajo un diseño experimental de parcelas divididas en el que se evaluaron los factores: (*a*)

Humedad, con dos niveles o intervalos de porcentaje de humedad: (1) 80-60% y (2) 60-40%, para establecer estos tratamientos se caracterizó la disponibilidad real de agua para las plantas mediante una curva de liberación de humedad con el sustrato que se utilizaría. La curva fue generada en el laboratorio de acuerdo al método propuesto por Campbell (2001) convirtiendo el contenido en porcentaje de agua a potencial hídrico; de acuerdo con los resultados, el tratamiento de 80 a 60% de humedad tenía un alto potencial hídrico (-0.31 a 0.56 MPa), mientras que el tratamiento de 60 a 80% tenía un potencial hídrico muy bajo (-0.56 a -3.0 MPa). Para mantener constantes los porcentajes de humedad y mantener el potencial hídrico dentro de los rangos establecidos se irrigo diariamente con la cantidad apropiada de agua destilada durante 4 meses de un total de 8 que duró el experimento. Esto se hizo con la finalidad de simular una época de lluvias y otra de sequía como ocurre en condiciones naturales en el Valle de Tehuacán (De la Barrera, comunicación personal); (b) **Sombra**, por medio de malla sombra con diferente apertura se establecieron los siguientes tratamientos: (1) 80%, (2) 40% y (3) 0% o exposición total; (c) **Manejo**, (1) plántulas provenientes de poblaciones silvestres y (2) plántulas de poblaciones manejadas (cultivadas o silvícolas). Se tuvo un total de 12 tratamientos por especie derivados de las combinaciones de los tres factores referidos. Cada tratamiento tuvo tres réplicas, cada una con 32 plántulas. Cada 30 días se tomaron al azar dos plántulas por réplica.

Procesamiento de tejidos, conteo y medición de los vasos del xilema en haces vasculares— Las plántulas fueron seccionadas en cortes transversales e inmersas en una solución fijadora de Glutaraldehído al 50% y un buffer de fosfato al 50% con pH de 7.4 (Ruzin, 1999) dentro de frascos envueltos en papel aluminio para evitar el paso de la luz. Los frascos se mantuvieron en refrigeración hasta su posterior uso. Se disectaron las

plántulas y el epicótilo se procesó con la microtecnia convencional de inclusión en parafina (Ruzin, 1999) y se hicieron cortes transversales con un microtomo rotatorio a 12 μm de espesor. Los cortes se montaron en lamillas y fueron teñidos con safranina-verde rápido (Ruzin, 1999) para poder diferenciar el xilema en los haces vasculares. Posteriormente, por muestra se seleccionó el corte más nítido (en el cual el corte transversal fuera perfecto), se contó el número de haces vasculares y se tomó al azar un haz vascular en el que se midió el lumen de cada vaso (diámetro mayor y menor) con ayuda de un analizador de imágenes (Image ProPlus version 6.1, Media Cybernetics 2007); adaptado a un microscopio Olympus. Al observar las muestras, en algunos casos se observó presencia de haces vasculares de diferente tamaño (dimorfismo), por lo que en estos casos clasificamos y registramos el tamaño de los haces vasculares, los contamos y en cada uno medimos el número de vasos.

Estimación de la conductividad hidráulica relativa e índice de vulnerabilidad— De todos los vasos medidos por haz vascular, se consideraron en el análisis sólo los vasos de mayor tamaño. Se calculó la mediana del diámetro mayor de todos los vasos y para las estimaciones de conductividad hidráulica relativa e índice de vulnerabilidad se consideraron los vasos con diámetro mayor a la mediana. La variación en la eficiencia y la susceptibilidad al daño durante la conducción de agua fue evaluada a través de conductividad hidráulica relativa (Zimmermann, 1983) y el índice de vulnerabilidad (Carlquist, 1977). La conductividad hidráulica relativa fue estimada utilizando la ecuación modificada de Hagen-Poiseuille (Fanh *et al.*, 1986):

$$CR = r^4 FV$$

donde CR es la conductividad relativa, r es el radio del diámetro mayor del vaso y FV la frecuencia de vasos por haz vascular.

El índice de vulnerabilidad fue calculado utilizando la ecuación:

$$V = \frac{DV}{FV}$$

donde V es la vulnerabilidad, DV es el diámetro mayor del vaso y FV la frecuencia de vasos por haz vascular. Cuando los valores de los índices de vulnerabilidad son de 1 o menores, indican que la susceptibilidad en condiciones de estrés es menor.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Los haces vasculares al inicio del experimento en todas las especies fueron pequeños y con pocos vasos de diámetro angosto (Tabla 1, Figura 3a-d). Durante los 4 primeros meses en que se irrigaron las plántulas se observó que el número de haces fue aumentando además del número de vasos por haz vascular y que había una mayor proporción de vasos con mayores diámetros (Figura 3); sin embargo, a partir del mes 5 se dejó de irrigar y entonces se observó una menor acumulación de tejido vascular; los vasos formados en dicho periodo fueron más angostos (Figura 3-mes 7).

Conductividad hidráulica relativa—En general, al inicio del experimento la CR fue muy baja (Figura 1; a-c), y conforme avanzó el tiempo ésta fue aumentando. No se observa un patrón claro del aumento en CR asociado al manejo ni a los tratamientos experimentales.

Índice de vulnerabilidad — En general, en todas las especies estudiadas al inicio del experimento se encontraron los índices de vulnerabilidad más altos con respecto a los índices estimados durante el tiempo que duró el experimento (Figura 2). Este resultado

indica que cuando las plántulas eran de menor tamaño eran más susceptibles a la cavitación y por ello había menor seguridad de supervivencia, el índice de vulnerabilidad más alto fue el estimado en *S. pruinosus* cultivada con riego bajo condiciones de exposición total de radiación. Con el establecimiento del tratamiento de sequía los valores del índice de vulnerabilidad disminuyeron y por lo tanto la seguridad de supervivencia aumentó, excepto para los cinco primeros meses del experimento donde las plántulas de poblaciones cultivadas con riego fueron las más vulnerables. Esto parece indicar que las plántulas se pueden adaptar a las condiciones ambientales que experimentan; sin embargo, un componente genético podría estar determinando la plasticidad de su adaptación.

En algunos casos se tiene solamente una réplica de cada tratamiento, debido a la mortalidad que se presentó a lo largo del tiempo, y en algunos debido a que el corte no fue perfectamente transversal y fue imposible realizar el conteo de los vasos. Para estimar la conductividad hidráulica relativa y el índice de vulnerabilidad, tomamos en cuenta sólo los vasos de mayor diámetro, dejando fuera los vasos pequeños en formación que pueden contribuir a la conductividad relativa y al índice de vulnerabilidad. Nuestras estimaciones no reflejan un patrón claro; sin embargo, las fotografías muestran diferencias intra e interespecíficas, así como un patrón asociado al gradiente de estrés.

Se sugiere procesar el material necesario para completar las réplicas faltantes para hacer un análisis estadístico robusto. Con el material en el que se tienen contabilizados y medidos los vasos conductores, es conveniente diseñar un método que tome en cuenta la totalidad de los vasos. Ello permitiría explicar más adecuadamente las diferencias en supervivencia entre poblaciones silvestres y manejadas encontradas durante el experimento

del que derivaron las plántulas procesadas y para saber si cambia el sistema conductor de las plántulas sometidas a diferentes condiciones ambientales.

LITERATURA CITADA

- ARELLANO, E. Y A. CASAS. 2003. Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 50:439-453.
- AYALA-CORDERO, G., T. TERRAZAS, L. LÓPEZ-MATA Y C. TREJO. 2004. Variación en el tamaño y peso de la semilla y su relación con la germinación en una población de *Stenocereus beneckeii*. *Interciencia* 29:692-697.
- AYALA-CORDERO, G., T. TERRAZAS, L. LÓPEZ-MATA, Y C. TREJO. 2006. Morpho-anatomical changes and photosynthetic metabolism of *Stenocereus beneckeii* seedlings under soil water deficit. *Journal of Experimental Botany*, 12: 3165-3174.
- BLANCAS, J., A. CASAS, R. LIRA, Y J. CABALLERO. 2009. Traditional management and morphological patterns of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Economic Botany* 63:375-387.
- CAMPELL, C.S., C.G. CAMPELL, D.R. COBOS, B. CARTER Y A. FONTANA. 2001. An improved method for creating moisture release curves in dry soils to determine mineralogical and physical properties. Decagon devices. Inc., U.S.A.
- CARLQUIST, S. 1977. Ecological factors in Wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany* 64: 887-896.
- CARMONA, A. Y A. CASAS. 2005. Management, phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichipe* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley, Central México. *Journal of Arid Environments* 60:115-132.
- CASAS, A., J. CABALLERO Y A. VALIENTE-BANUET. 1999a. Use, management and domestication of columnar cacti in south central México: a historical perspective. *Journal of Ethnobiology* 19:71-95.
- CASAS A., A. VALIENTE-BANUET, A. ROJAS-MARTÍNEZ Y P. DÁVILA. 1999b. Morphological variation and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 522-533.
- CASAS, A., 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.

- CRUZ, M. Y A. CASAS. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51: 561-576.
- DARWIN, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life. Jonh Murray, London, UK.
- EVANS, L.T. 1993. Crop evolution, adaptation and yield. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- FAHN, A., E. WERKER, Y P. BASS. 1986. Wood anatomy and identification of trees and shrubs from Israel and adjacent regions. Israeli Academy of Sciences and Humanities, Jerusalem, Israel.
- FRARY, A. Y S. DOGANLAR. 2003. Comparative genetics of crop plant domestication and evolution. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry* 27:59-69.
- GARCÍA, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- GUILLEN, S., J. BENITEZ, M. MARTÍNEZ-RAMOS Y A. CASAS. 2009. Seed Germination of wild, *in situ*-managed, and cultivated populations of columnar cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 73: 407-413.
- 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.
- GUILLEN, S., A. CASAS, T. TERRAZAS, E. VEGA Y A. MARTÍNEZ-PALACIOS. 2012. Differential survival and growth of wild and cultivated seedlings of columnar cacti: ecophysiological consequences of domestication. *En prensa*.
- HARGRAVE, W. F., K.J. KOLB, F.W. EWERS Y S. D., DAVIES. 1994. Conduct diameter and drought-induce embolism in *Salvia mellifera* (Labiatae). *New Phytologist*, 126: 695-705.
- HARLAN, J. R. 1992. Origins and processes of domestication. En: G.P Chapman [ed.], Grass evolution and domestication, 159-175. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- HAWKES, J. G. 1983. The diversity of crop plants. Harvard University Press, London, UK.
- LO GULLO, M. A. Y S. SALLEO. 1991. Three different methods for measuring xylem cavitation and embolism: a comparison. *Annals of Botany* 67: 417-424.
- LUNA, C. Y R. AGUIRRE. 2001. Clasificación tradicional, aprovechamiento y distribución de la pitaya mixteca en México. *Interciencia* Vol 26:18-24.

- Media Cybernetics . 2006 . Image-Pro Plus, version 6.1 for windows. Silver Spring, Maryland, USA
- ORTÍZ, F., K. E. STONER, E. PÉREZ-NEGRÓN Y A. CASAS. 2010. Pollination biology of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in wild and managed populations of the Tehuacán 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 Tehuacan Valley, Central México: Reproductive Biology. *American Journal of Botany* 90: 593-602.
- OTERO-ARNAÍZ, A., A. CASAS, Y L. HAMRICK. 2005a. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and manager populations of *Polaskia chichipe*, an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* 14: 4313-4322.
- OTERO-ARNAÍZ, A., A. CASAS, J.L. HAMRICK Y J. CRUSE-SANDERS. 2005b. 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.
- ROJAS-ARÉCHIGA M., CASAS A. 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.
- RUZIN , S. E. 1999 . Plant microtechnique and microscopy. Oxford University Press, New York, New York, USA.
- 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.
- TYRRE, M.T. Y S. SPERRY. 1989. Vulnerability of xylem to cavitation and embolism. *Annual Review of Plant physiology and Molecular Biology* 40: 19-48.
- 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*.67:24-74.
- ZIMMERMANN, M.M. 1983. Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer, Berlin.

Mes	Número de haces vasculares	Número de vasos	Diámetro(μm)
Inicio del experimento	4.93	7.70	13.38
1	5.73	19.08	14.07
2	6.80	17.62	12.90
3	7.06	14.25	13.29
4	7.05	22.16	14.93
5	7.55	17.74	13.76
6	6.95	8.65	13.41
7	6.57	10.83	13.99
8	8.71	5.85	11.69

Tabla 1. Promedio del número de haces vasculares, número de vasos y de sus diámetros mayores medidos en plántulas de diferentes cactáceas columnares sometidas a diferentes condiciones de sombra y humedad a lo largo de 8 meses.

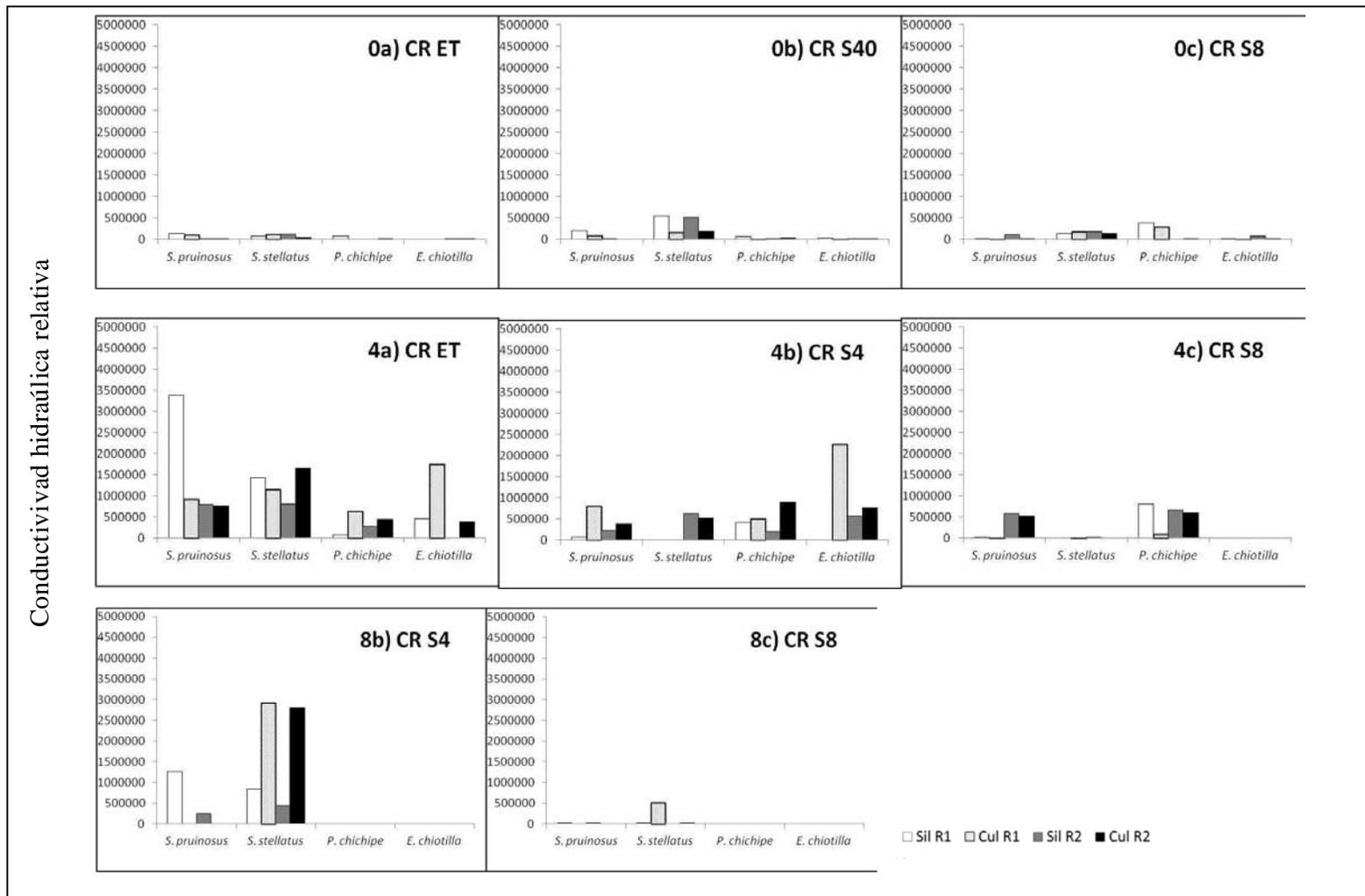


Figura 1. Conductividad hidráulica relativa al inicio, a los cuatro meses y al final del experimento de plántulas de poblaciones silvestres y manejadas de diferentes especies de cactáceas columnares en un gradiente de sombra (ET= Exposición total, S4= sombra 40% y S8= sombra 80%) y humedad (R1=40-60% y R2=60-80%), 0= inicio del experimento, 4=mes 4, 8=mes 8.

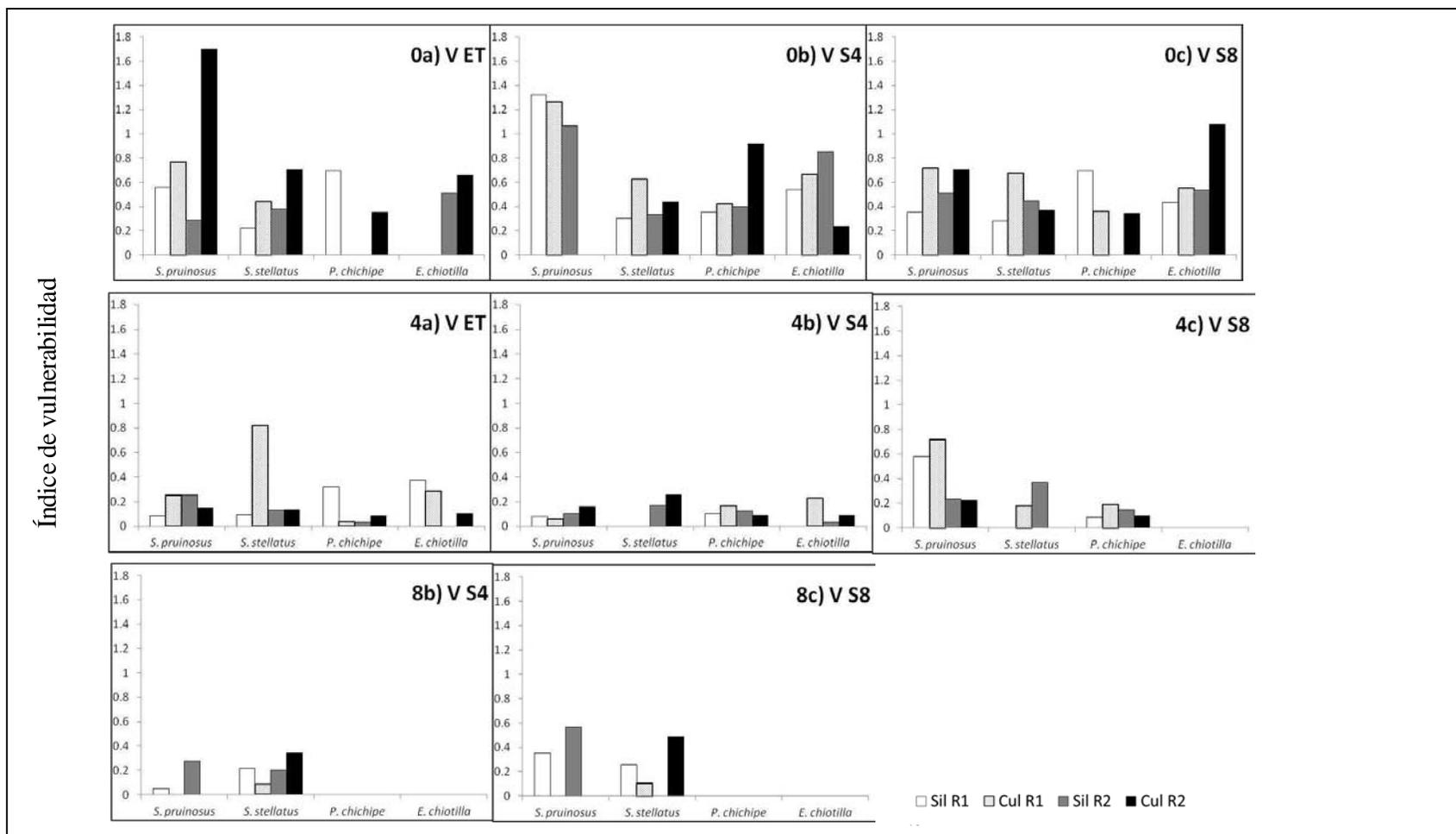


Figura 2. Índice de vulnerabilidad al inicio, a los cuatro meses y al final del experimento de plántulas de poblaciones silvestres y manejadas de diferentes especies de cactáceas columnares en un gradiente de sombra (ET= Exposición total, S4= sombra 40% y S8= sombra 80%) y humedad (R1=40-60% y R2=60-80%), 0= tiempo inicial, 4=mes 4, 8=mes

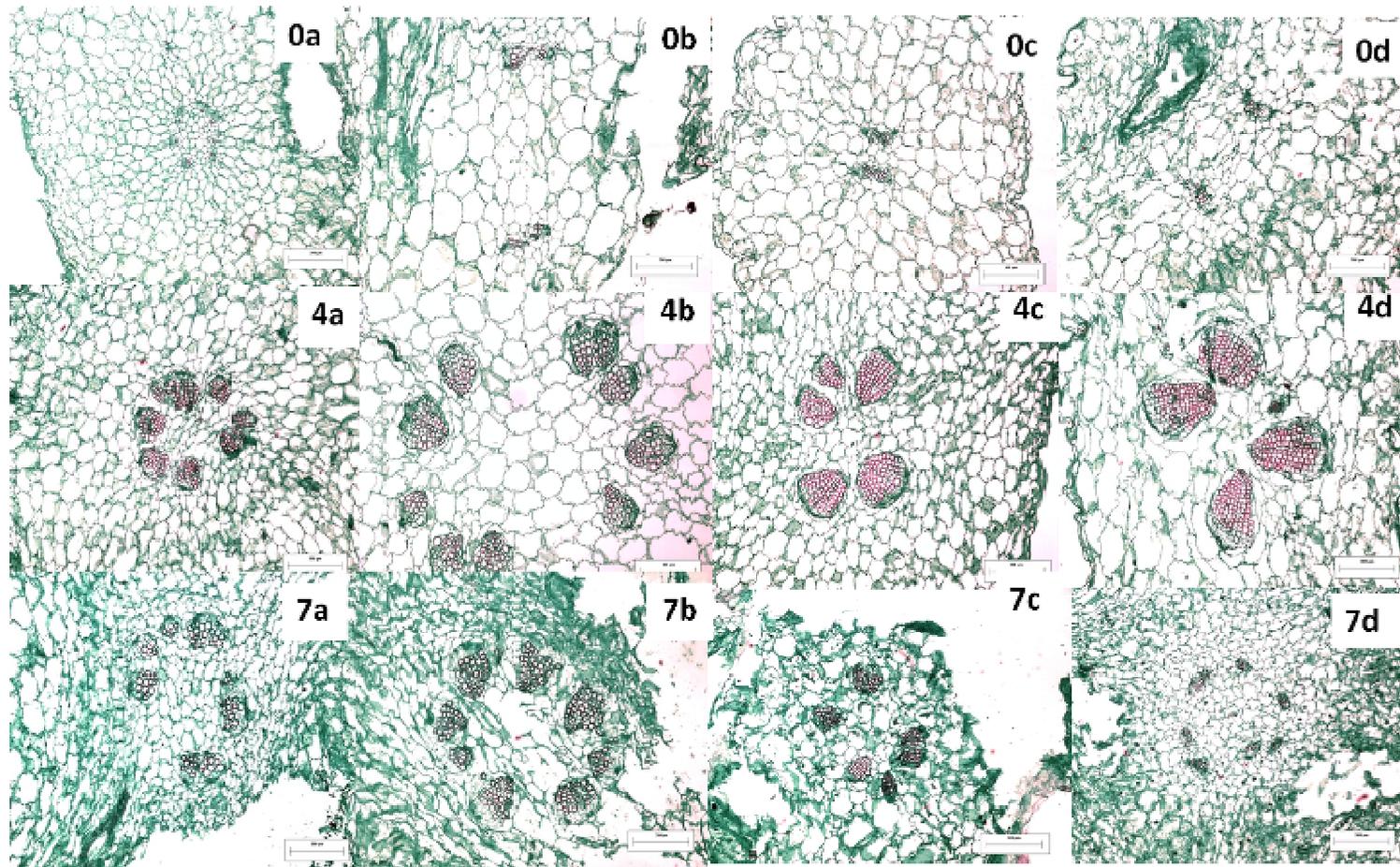


Figura 3. Cortes transversales mostrando haces vasculares de plántulas de diferentes edades de cactáceas columnares creciendo en un gradiente de sombra (ET= Exposición total, S4= sombra 40% y S8= sombra 80%) y humedad (R1=40-60% y R2=60-80%). 0=tiempo inicial; 4=cuarto mes; 7=séptimo mes; a= *S. pruinosus*; b= *S. stellatus*; c=*P. chichipe*; d=*E. chiotilla*.

DISCUSIÓN GENERAL

GERMINACIÓN Y ESTABLECIMIENTO DE CACTÁCEAS COLUMNARES SILVESTRES Y DOMESTICADAS: CONSECUENCIAS ECOFISIOLÓGICAS DE LA DOMESTICACIÓN

Desde hace más de una década se han realizado diferentes estudios con cactáceas columnares del Valle de Tehuacán-Cuicatlán en los que se ha investigado cómo se llevan a cabo los procesos de domesticación (Casas *et al.*, 1997; 1998; 1999a; b; Luna y Aguirre, 2001; Cruz y Casas, 2002; Arellano y Casas, 2003; Otero-Arnaíz *et al.*, 2003; 2005a; 2005b; Tinoco *et al.*, 2005; Oaxaca-Villa *et al.*, 2006; Carmona y Casas, 2005; Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006; Parra, 2008; 2010; Blancas *et al.*, 2009; Ortíz *et al.*, 2010). En estos estudios se ha documentado que la selección artificial a través del manejo *in situ* y el cultivo *ex situ* ha determinado diferencias morfológicas, fisiológicas y genéticas significativas con respecto a las poblaciones silvestres y que dependiendo del grado de intensidad de manejo de las especies las diferencias entre las poblaciones son más o menos pronunciadas. La pregunta que dio lugar a la presente investigación fue ¿Cómo se mantienen las diferencias morfológicas, fisiológicas y genéticas encontradas en poblaciones simpátricas, si se ha documentado que existe un elevado flujo génico entre las poblaciones, que contrarresta los efectos de la selección artificial? En particular, se puso a prueba la hipótesis propuesta por Casas *et al.* (1999b) en el sentido de que un factor que podría estar determinando tales divergencias sería un éxito diferencial en la germinación y supervivencia de plántulas en los ambientes silvestres y cultivados. Es decir, si las semillas y plántulas provenientes de las poblaciones manejadas (manejadas *in situ* o silvícolas y cultivadas) tienen diversas características que les permiten adaptarse a las condiciones

ambientales de las que derivan, entonces se pueden encontrar diferencias en los procesos de germinación y establecimiento. Para entender cómo se mantienen las diferencias morfológicas, fisiológicas y genéticas entre las poblaciones silvestres y manejadas documentadas previamente por otros autores, en este trabajo realizamos diferentes estudios de germinación, crecimiento y supervivencia en un gradiente de condiciones de humedad y sombra, con esto tratamos de simular las condiciones silvestres (xéricas) y las cultivadas (mésicas). El común denominador en nuestros estudios fue que los experimentos eran recíprocos o de “jardín común” y que en todos ellos se estudiaron especies con diferentes grados de domesticación. Así pudimos comparar los procesos de germinación y establecimiento dentro de las poblaciones de una misma especie y entre las diferentes especies. La integración de estos estudios permite analizar consecuencias ecofisiológicas de la selección artificial durante los primeros estadios de vida de cactáceas columnares, y aportar información importante que sienta las bases del desarrollo de estrategias de manejo y conservación de las especies.

1. PATRONES DE GERMINACIÓN DE SEMILLAS SILVESTRES Y DOMESTICADAS DE CACTÁCEAS COLUMNARES CON DIFERENTE INTENSIDAD DE SELECCIÓN ARTIFICIAL.

En las zonas áridas y semiáridas es común encontrar que las especies tienen diferentes necesidades hídricas durante el proceso de germinación (Gutterman, 1993), a pesar de compartir la misma zona de distribución las diferentes especies parecen adaptarse a las condiciones microclimáticas en las que ocurren. Así mismo, en nuestro primer estudio de germinación (Guillén *et al.*, 2009) con poblaciones silvestres, manejadas *in situ*, y cultivadas de las especies *S. pruinosus*, *P. chichipe*, *M. schenckii* y *P. chende* encontramos que cada especie tiene diferentes capacidades para soportar las diferentes condiciones de

humedad. En los casos estudiados, *S. pruinosus* y *P. chichipe* fueron las más susceptibles a la disminución de humedad. Este hecho parece estar relacionado con las condiciones ambientales en las que cada especie se distribuye; por ejemplo, las áreas de distribución de *S. pruinosus* son zonas basales con suelos aluviales bordeadas de cañadas con pendientes pronunciadas. En las pendientes es difícil encontrar individuos de esta especie, probablemente por la poca humedad de estas zonas. Por otro lado, *P. chichipe*, *P. chende* y *M. schenkii* se distribuyen en zonas rocosas de pendientes pronunciadas en las que hay poca humedad.

Las especies que mostraron mayor susceptibilidad al estrés hídrico también son las más intensamente manejadas. La selección artificial parece haber afectado muy poco o nada las respuestas germinativas, pues no se observó un patrón claro asociado al manejo; sin embargo, se registró que las semillas provenientes de las poblaciones manejadas *in situ* tuvieron las menores tasas de germinación. Estos resultados podrían asociarse a altos niveles de endogamia en poblaciones manejadas *in situ* respecto a los porcentajes encontrados en las poblaciones cultivadas y silvestres reportados en estudios de genética de poblaciones de *P. chichipe*, *P. chende* y *S. pruinosus* (Otero-Arnaíz *et al.*, 2005a; b; Ruíz-Durán, 2007; Parra *et al.*, 2008). En estos trabajos el alto porcentaje de endogamia ha sido asociado a la reducción del tamaño de las poblaciones manejadas *in situ*, este tipo de manejo implica la eliminación de individuos que no presentan características "deseables" en sus frutos. Aunque en *P. chichipe*, *P. chende* y *S. pruinosus* no se han realizado estimaciones precisas de depresión por endogamia, sí se ha encontrado una disminución del *fruit set* y *seed set* en las poblaciones manejadas *in situ* que sumado a las bajas tasas de germinación encontradas en nuestra investigación parecen indicar que la reducción de

tamaño de las poblaciones manejadas *in situ* tiene como consecuencia una disminución en el *fitness* en este tipo de poblaciones.

En este primer estudio los resultados no coincidieron con los reportados previamente por Rojas-Aréchiga *et al.* (2001) y Otero-Arnaíz *et al.* (2003) para *S. stellatus* y *P. chichipe*, respectivamente, en los que sí se encontró un patrón de germinación asociado al manejo. Se puede explicar tal diferencia en los resultados debido a que en el estudio reportado en el Capítulo 1 (Guillén *et al.*, 2009) se utilizó una mezcla de semillas. Es decir, mientras los autores de los trabajos referidos arriba utilizaron semillas de los extremos de variación, el estudio de Guillén *et al.* (2009) se efectuó con una muestra de semillas de frutos de diferentes tamaños de las diferentes poblaciones estudiadas. Debido a tal heterogeneidad y a que las especies estudiadas están en un proceso de domesticación incipiente, las consecuencias de la selección artificial sobre la germinación parecen haberse ocultado. Al cambiar la estrategia de muestreo de las poblaciones estudiadas en el segundo el panorama fue diferente. En el estudio del Capítulo 2 se analizaron semillas de poblaciones silvestres y manejadas (manejadas *in situ* para el caso de *P. chende* y *E. chiotilla* en las que no se encuentran poblaciones cultivadas) de *S. pruinusus*, *P. chichipe* y *M. schenkii*, *P. chende* y *E. chiotilla*. En este caso se tuvo cuidado de registrar el tamaño de las semillas de los frutos con peso promedio con base en estudios morfométricos (Cruz y Casas, 2002; Arellano y Casas, 2003; Otero-Arnaíz *et al.*, 2003; Blancas *et al.*, 2009; Parra *et al.*, 2008). En todas las especies estudiadas los frutos y las semillas de las poblaciones manejadas tenían mayor peso que los de las poblaciones silvestres, lo que sugiere que el tamaño de las semillas ha sido modificado como consecuencia de la selección de frutos de mayor tamaño por parte de la gente.

Un patrón similar ha ocurrido en otras plantas domesticadas en las que las semillas no son el principal blanco de selección pero en las que el tamaño de las semillas se ha modificado indirectamente. Por ejemplo, en la papaya (*Carica papaya*) se encontró que las semillas de árboles cultivados eran 25% más grandes y más pesadas que las semillas de árboles silvestres y asociado al tamaño de las semillas el porcentaje de germinación también fue mayor (Paz y Vázquez-Yanes, 1988). Se encontró un patrón de germinación asociado al manejo, en el que las semillas manejadas germinaron en mayor porcentaje en condiciones óptimas de humedad con respecto a las semillas silvestres. Estos resultados respaldan la hipótesis de que la selección artificial a favor de frutos de mayor tamaño ha tenido consecuencias indirectas en el tamaño de las semillas y a su vez en la tasa de germinación (Rojas-Aréchiga *et al.*, 2001; Otero-Arnaíz *et al.*, 2003). Esto, a su vez, puede deberse a que el peso de las semillas está asociado con el tamaño del embrión, que en las cactáceas provee de los recursos necesarios para la germinación y el desarrollo de las plántulas ya que sus semillas no poseen endospermo y su perispermo es escaso (Nuñez, 2004).

En un punto crítico de baja disponibilidad de humedad el patrón de germinación encontrado en condiciones óptimas se invirtió; es decir, las semillas silvestres mostraron mayores tasas de germinación que las semillas manejadas. El punto crítico fue diferente para todas las especies. Este último hecho parece relacionarse con diferencias en cuanto a susceptibilidad entre las diferentes especies que, a su vez, se relaciona con las adaptaciones particulares a las condiciones de humedad de los sitios en los que se distribuyen de manera natural. Pero también se relaciona con el grado de intensidad de manejo de cada especie. Así, en las especies más intensamente manejadas el punto crítico fue identificado en

condiciones de mayor humedad que en las especies menos intensamente manejadas. Estos resultados coinciden con los registrados en el estudio de Guillén *et al.* (2009). Las divergencias entre especies no fueron claras en el tratamiento con mayor disponibilidad de humedad, como se había hipotetizado; sin embargo, las diferencias entre los patrones de germinación entre las semillas de las diferentes poblaciones fueron más o menos pronunciadas de acuerdo con la intensidad de manejo en el punto crítico. La conclusión de estos estudios es que la selección artificial de frutos de mayor tamaño ha afectado de manera indirecta el tamaño de las semillas y, a su vez ha afectado los patrones de germinación, y el grado de susceptibilidad en condiciones de estrés hídrico. Cada especie tiene diferentes necesidades de humedad para germinar, que se asocian a los sitios en los que se distribuyen de manera natural (resultantes de procesos de selección natural); sin embargo, los efectos de la selección artificial son claros y más evidentes en las especies más intensamente manejadas.

2. CRECIMIENTO Y SUPERVIVENCIA DE PLÁNTULAS SILVESTRES Y CULTIVADAS DE CACTÁCEAS COLUMNARES.

En cactáceas columnares el tamaño de las plántulas está relacionado con el tamaño de las semillas que las producen. Tal es el caso de *Stenocereus beneckeii*, especie en la que se encontró que las semillas de mayor tamaño generan plántulas más grandes que las producidas por semillas de menor tamaño. Este patrón es explicado por (Ayala-Cordero *et al.*, 2006) debido a la mayor cantidad de reservas metabólicas que se encuentra en las semillas con mayor peso. Asimismo, en las diferentes especies que estudiamos encontramos que las semillas de mayor peso fueron las de *S. pruinosus* y *S. stellatus* y fueron las que originaron las plántulas más grandes. Sin embargo, entre estas dos especies

S. stellatus tuvo semillas más pequeñas que *S. pruinosus* y originó las plántulas más grandes, lo que podría explicarse porque las plántulas de *S. stellatus* presentaron un desarrollo más rápido inmediatamente después de la germinación. En las diferentes especies que estudiamos encontramos que las plántulas derivadas de semillas cultivadas que tuvieron mayor peso generaron plántulas más grandes que las semillas silvestres. Estos resultados indican que la selección artificial tiene como consecuencia un incremento en el tamaño de las semillas y a su vez en el tamaño de las plántulas que generan.

El tamaño de las semillas también tiene consecuencias en la tasa relativa de crecimiento de las plántulas. Contrario a lo que podría esperarse, las menores tasas relativas de crecimiento se registraron en *S. stellatus* y *S. pruinosus* y las mayores en *P. chichipe* y *E. chiotilla*. Las semillas más grandes se registraron en *S. pruinosus* y también la menor tasa relativa de crecimiento. En las cactáceas columnares *S. beneckeii*, *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. macrocephala*, así como en otras especies leñosas se ha encontrado que la tasa relativa de crecimiento se correlaciona de manera negativa con el peso de la semilla (Marañón y Grubb, 1993; Huante *et al.*, 1995; Swanborough y Westoby, 1996; Loza-Cornejo *et al.*, 2003; Ayala-Cordero *et al.*, 2006; Miquelajauregui y Valverde, 2010). Este patrón concuerda con los resultados que aquí se reportan. También parece ser acorde con los resultados observados en plántulas de *S. pruinosus* y *P. chichipe* provenientes de semillas silvestres que tenían semillas más pequeñas y mostraron una mayor tasa de crecimiento a lo largo del gradiente de luz.

En los casos de *E. chiotilla* y *S. stellatus* parece haber un efecto más pronunciado del riego y de la sombra que del tamaño de las semillas del que derivaron las plántulas; es decir, no se observó un patrón asociado al manejo. La menor tasa de crecimiento registrado

en las plántulas de poblaciones cultivadas de *S. pruinosus* y *P. chichipe* puede explicarse como consecuencia de una adaptación a la constancia en las condiciones ambientales que se presentan en los ambientes cultivados en cambio en las plántulas derivadas de semillas silvestres una manera de evitar la variabilidad temporal de las condiciones ambientales podría ser teniendo altas tasas de crecimiento que les permitan tener mayor vigor ante condiciones poco favorables e inesperadas características de los ambientes silvestres.

En *S. beneckeii* Ayala-Cordero *et al.* (2006) encontraron que las plántulas más grandes tienen mayor capacidad para tolerar condiciones hídricas estresantes, lo que parece indicar que el vigor de las plántulas está relacionado con su tamaño y de ello depende la capacidad del establecimiento. De acuerdo con los resultados del presente estudio, la acumulación de biomasa durante el crecimiento puede ser un factor que influye en la supervivencia de las plántulas, pues se observó un mayor tiempo de sobrevivencia en las especies *S. pruinosus* y *S. stellatus* que son las especies con los mayores tamaños iniciales de las plántulas. Pero otros factores también parecen ser importantes. En general, se encontró que independientemente del tipo de manejo las plántulas sobrevivieron en mayor número cuando eran regadas menos. Aunque en las especies estudiadas la humedad es un factor determinante para la germinación, durante las primeras etapas de desarrollo de las plántulas el éxito en la supervivencia depende de múltiples factores, entre ellos la cantidad de radiación solar.

Patrones similares a los arriba descritos se han observado en varias especies de cactáceas del Valle de Tehuacán, en las que se ha encontrado un mayor porcentaje de supervivencia bajo la sombra de especies perennes en comparación con sitios abiertos y esto se ha explicado como una consecuencia de una menor radiación solar que mejora las

condiciones de temperatura y evita la rápida evaporación de humedad después de un episodio de lluvia y la calidad del suelo también mejora (Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991; Godínez-Álvarez y Valiente-Banuet, 1998; Godínez-Álvarez *et al.*, 2003; 2005; Flores *et al.*, 2004; Castillo-Landero y Valiente-Banuet, 2010). En todas las especies estudiadas se observó que en el tratamiento con mayor radiación solar, y consecuentemente mayor temperatura, las plántulas sobrevivieron un menor periodo y que las plántulas de las especies *P. chichipe* y *E. chiotilla* que fueron las más pequeñas inicialmente mostraron el menor tiempo de supervivencia con respecto a *S. pruinosus* y *S. stellatus*. Estos resultados son congruentes con los reportados para *S. beneckei* en el que las plántulas provenientes de las semillas más pequeñas fueron las menos resistentes a las condiciones de sequía o a condiciones de estrés hídrico (Ayala-Cordero *et al.*, 2006).

En relación con el efecto de la humedad, se encontró que las plántulas sujetas a menor riego mostraron mayor supervivencia y se observó que *P. chichipe* y *E. chiotilla* parecen ser las especies en las que una alta humedad resulta particularmente perjudicial para la supervivencia. Esto puede explicarse por la adaptación de estas especies a ambientes con poca disponibilidad de humedad y concuerda con los resultados encontrados en el estudio de germinación en el que estas especies mostraron las mayores tasas de germinación a bajos potenciales hídricos (Guillén *et al.*, 2010). En los casos de *S. pruinosus* y *S. stellatus* se observa mayor tiempo de supervivencia a través del gradiente de luz en los tratamientos de alta humedad que también se asocian a sus sitios naturales de distribución y también a los requerimientos de alta humedad para la germinación (Guillén *et al.*, 2009; 2010).

En *S. stellatus* no se encontraron diferencias significativas en la tasa relativa de crecimiento ni en la supervivencia de las plántulas bajo los diferentes tratamientos

analizados. Este patrón podría explicarse debido a la relativa plasticidad de sus adaptaciones a diferentes ambientes. Por ejemplo, Hernández-González y Briones-Villareal (2007) encontraron que esta especie es fotosintéticamente eficiente en ambientes tanto con alta como con baja radiación solar, por lo que puede adaptarse y sobrevivir en condiciones de alta radiación solar pero con alta humedad. El escenario puede ser diferente en condiciones naturales, en donde quizá haya menor disponibilidad de humedad que la de los tratamientos a los que sometimos a las plántulas dentro del invernadero. Otra explicación podría ser el mayor tamaño inicial y el grado de desarrollo de las plántulas con respecto a las otras especies al momento de sujetarlas a los tratamientos establecidos. Es posible entonces sugerir que en un experimento futuro sería conveniente considerar el grado de desarrollo de las plántulas más que la edad, como se consideró en el presente estudio.

En conclusión, al favorecer el tamaño de los frutos la selección artificial ha tenido efecto indirectamente en un mayor tamaño de las semillas y a su vez sobre los patrones de germinación. También tiene efecto indirecto sobre el tamaño de las plántulas y en las tasas de crecimiento de éstas, es decir, en el vigor de las plántulas y en el éxito diferencial del establecimiento de éstas en distintos ambientes.

3. CARACTERÍSTICAS DEL SISTEMA CONDUCTOR DE PLÁNTULAS SILVESTRES Y CULTIVADAS

La caracterización del sistema vascular de las plántulas aún está en proceso. Sin embargo, de acuerdo a nuestras observaciones preliminares, podemos decir que la selección artificial además parece tener consecuencias sobre las características anatómicas del sistema vascular de las plántulas. Las observaciones realizadas indican que en las plántulas manejadas hay un menor número de vasos con diámetros amplios y en las plántulas silvestres un mayor número de vasos con diámetros estrechos. Tales diferencias podrían

estar determinando el éxito diferencial en la supervivencia durante el establecimiento en los ambientes silvestres y cultivados. Sin embargo es necesario afinar detalles metodológicos que nos permitan arribar a conclusiones más claras.

CONCLUSIONES.

Son diversos los factores que podrían ayudar a explicar las diferencias morfológicas, fisiológicas y genéticas entre poblaciones silvestres y manejadas reportadas en diferentes estudios para las diferentes especies de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán a pesar de que existe elevado flujo génico derivado de la polinización y que está contrarrestando los efectos de la selección artificial: 1) es inminente que existe un efecto muy importante de la continua selección artificial favoreciendo frutos de mayor tamaño y que esto a su vez ha tenido consecuencias en el tamaño de las semillas, en la tasa de germinación, en el tamaño de las plántulas, en las tasas de crecimiento y posiblemente en características anatómicas del sistema vascular, como lo hemos reportados en los diferentes estudios referidos en la presente investigación; 2) La gente promueve el éxito en la supervivencia de plántulas cultivadas a través de diversas prácticas agronómicas tradicionales, por ejemplo tolerando y protegiendo plántulas derivadas de la dispersión de semillas por parte de aves, murciélagos y seres humanos, cuando las plántulas alcanzan la edad reproductiva la gente decide si se dejan en pie o se eliminan de acuerdo a las características de sus frutos; 3) La selección natural actúa en los ambientes cultivados favoreciendo la germinación y el establecimiento de plántulas derivadas de las mismas o similares condiciones, de manera similar las semillas y plántulas derivadas de poblaciones silvestres germinan y se establecen mejor en tales ambientes. Son estas las razones de mayor importancia que proponemos como las principales causas que están determinando diferencias en las frecuencias fenotípicas y genotípicas entre poblaciones silvestres y

manejadas, sin embargo es necesario realizar diversos estudios en los que se conozca si el flujo génico es verdaderamente alto, en la mayoría de los estudios de genética de poblaciones de las especies estudiadas se han realizado estimaciones indirectas que indican el flujo génico vía polen es alto, pero es necesario hacer estimaciones directas para tener un resultado más contundente, en cuanto al flujo de semillas no sabemos exactamente qué está ocurriendo, al parecer hay un elevado flujo de semillas por el tipo de dispersores de las especies pero no se tiene una aproximación al respecto. Los estudios que se realizaron bajo condiciones controladas permiten una aproximación que ayuda a entender lo que ocurre en condiciones de campo. Constituyen una aproximación metodológica para comprender ángulos poco estudiados acerca de las consecuencias evolutivas determinadas por el manejo humano bajo procesos de domesticación.

LITERATURA CITADA

- ARELLANO, E. Y A. CASAS. 2003. Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 50:439-453.
- AYALA-CORDERO, G., T. TERRAZAS, L. LÓPEZ-MATA, Y C. TREJO. 2006. Morpho-anatomical changes and photosynthetic metabolism of *Stenocereus beneckeii* seedlings under soil water deficit. *Journal of Experimental Botany*, 12: 3165-3174.
- BLANCAS, J., A. CASAS, R. LIRA, Y J. CABALLERO. 2009. Traditional management and morphological patterns of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Economic Botany* 63:375-387.
- CASAS, A., PICKERSGILL, B., CABALLERO, J. Y VALIENTE-BANUET, A. 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., A. VALIENTE-BANUET Y J. CABALLERO. 1998. La Domesticación de *Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono (Cactaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 62:129-140.

- CASAS, A., J. CABALLERO Y A. VALIENTE-BANUET. 1999a. Use, management and domestication of columnar cacti in south central México: a historical perspective. *Journal of Ethnobiology* 19:71-95.
- CASAS, A., A. VALIENTE-BANUET, A. ROJAS MARTÍNEZ Y P. DÁVILA. 1999b. Morphological variation and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86: 522-533.
- CARMONA, A. Y A. CASAS. 2005. Management, phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichipe* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley, Central México. *Journal of Arid Environments* 60:115-132.
- CASTILLO-LANDERO, P. Y A. VALIENTE-BANUET. 2010. Species specificity of nurse plants for the establishment, survivorship, and growth for columnar cacti. *American Journal of Botany* 97:1289-1295.
- CRUZ, M. Y A. CASAS. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51: 561-576.
- FLORES, J., BRIONES, O., FLORES, A. Y SÁNCHEZ-COLÓN, S. 2004. Effect of predation and solar exposure on the emergence and survival of desert seedlings of contrasting life-forms. *Journal of Arid Environments* 58: 1-18.
- GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H. Y A. VALIENTE-BANUET. 1998. Germination and early seedling growth of Tehuacan Valley cacti species: The role of soils and seed ingestion by dispersers on seedling growth. *Journal of Arid Environments*. 39: 21–31.
- GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H., T. VALVERDE Y P. ORTEGA-BAES. 2003. The demographic trends in the Cactaceae. *The Botanical Review* 69:173-203.
- GODÍNEZ-ÁLVAREZ, H., L. RÍOS-CASANOVA Y F. PÉREZ. 2005. Characteristics of seedling establishment of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Mexico. *Southwestern Naturalist*, 50(3):375-407.
- GUILLEN, S., J. BENÍTEZ, M. MARTÍNEZ-RAMOS Y A. CASAS. 2009. Seed Germination of wild, *in situ*-managed, and cultivated populations of columnar cacti in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 73: 407-413.
- 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.
- GUILLEN, S., A. CASAS, T. TERRAZAS, E. VEGA Y A. MARTÍNEZ-PALACIOS. Differential survival and growth of wild and cultivated seedlings of columnar cacti: ecophysiological consequences of domestication. *En prensa*.
- GUTTERMAN, Y. 1993. *Seed Germination in Desert Plants: Adaptations of Desert Organisms*. Berlin: Springer- Verlag. 253 pp.

- HERNARDEZ-GOZÁLEZ, O. Y O. BRIONES-VILLAREAL. 2007. Crassulasean acid metabolism photosynthesis in columnar cacti seedlings during ontogeny: The effect of light on nocturnal acidity accumulation and chlorophyll fluorescence. *American Journal of Botany* 94:1344-1351.
- HUANTE, P., E. RINCON Y I. ACOSTA. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* 9:849-858.
- LOZA-CORNEJO, S., T. TERRAZAS, L. LÓPEZ-MATA Y C. TREJO. 2003. Características morfo-anatómicas y metabolismo fotosintético en plántulas de *Stenocereus queretaroensis* (Cactaceae): su significado adaptativo. *Interciencia* 28:83-89.
- LUNA, C. Y R. AGUIRRE. 2001. Clasificación tradicional, aprovechamiento y distribución de la pitaya mixteca en México. *Interciencia* Vol 26:18-24.
- MARAÑÓN, T. Y P.J. GRUBB. 1993. Physiological basis and ecological significance of the seed size and relative growth rate relationship in Mediterranean annuals. *Functional Ecology* 7:591-599.
- MIQUELAJAUREGUI, Y. Y T. VALVERDE. 2010. Survival and early growth of two congeneric cacti that differ in their level of rarity. *Journal of Arid Environments* 74:1624-1631.
- NUÑEZ, M. Y. C. 2004. Cactáceas columnares de México. Estudio embriológico comparativo de cinco especies de la tribu Pachycereeae. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- 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. E. STONER, E. PÉREZ-NEGRÓN Y A. CASAS. 2010. Pollination biology of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in wild and managed populations of the Tehuacán 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 Tehuacan Valley, Central México: Reproductive Biology. *American Journal of Botany* 90: 593-602.
- OTERO-ARNAÍZ, A., A. CASAS, Y L. HAMRICK. 2005a. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and manager populations of *Polaskia chichipe*, an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* 14: 4313-4322.
- OTERO-ARNAÍZ, A., A. CASAS, J.L. HAMRICK Y J. CRUSE-SANDERS. 2005b. 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.C. CÓRTEZ-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.
- PAZ, L. Y VÁZQUEZ-YANES, C. 1998. Comparative seed ecophysiology of wild and cultivated *Carica papaya* trees from a tropical rain forest region in Mexico. *Tree Physiology* 18:277-280.
- RODRÍGUEZ-ARÉVALO, I., A. CASAS, J. CAMPOS Y R. LIRA. 2006. Uso, manejo y proceso de domesticación de *Pachycereus hollianus* (F.A.C. Weber) Buxb. (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Mexico. *Interciencia* 31 (9): 677- 685
- ROJAS-ARÉCHIGA M., CASAS A. Y 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 procesos de domesticación de *Polaskia chende* (Cactaceae). Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- STEENBERGH, W. F. Y C. H. LOWE. 1969. Critical factors during the first years of life of the saguaro (*Cereus giganteus*) at the Saguaro National Monument, Arizona. *Ecology* 50: 825-834.
- SWANBOROUGH, P. Y M. WESTOBY. 1996. Seedling relative growth rate and its components in relation to seed size: phylogenetically independent contrasts. *Functional Ecology* 10:176-184.
- 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.
- VALIENTE-BANUET, A. Y E. EZCURRA. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79:961-971.