



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

GENÉTICA DE POBLACIONES Y  
PROCESOS DE DOMESTICACIÓN DE *Stenocereus pruinosus* EN EL VALLE DE  
TEHUACÁN, MÉXICO

**TESIS**

PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)

PRESENTA

**Biól. FABIOLA ALEXANDRA PARRA RONDINEL**

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

MORELIA, MICHOACÁN

NOVIEMBRE 2007



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.

## AGRADECIMIENTOS

La autora y director de tesis agradecen:

- Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México
- Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT)
- Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica, DGAPA, UNAM (Proyecto de investigación IN220005 y IN219608), SEMARNAT / CONACYT, México (proyecto de investigación 2002-C01-0544),
- Al Royal Gardens, Kew. England.

## **DEDICATORIA**

A mi familia, por ser el motor de mi vida. A mis padres Circe y Eloy, cuanto aprendí y sigo aprendiendo de Uds., que es lo mejor que me pueden dar. A mis hermanas Gabriela y Ximena que siempre supieron la chancón (ñaña) lo lograría, gracias por su apoyo, cariño, y a pesar de las peleas. Y a ti pequeño Sebastián, por despertarme este sentimiento tan lindo de hacer las cosas por los que las verán en el futuro, y por decirme tía Fabi, te quiero tanto. Y no puedo olvidarme de mi abuela Marina, te quiero y admiro tanto abu. Gracias también por tu apoyo, y el de mis tías y tíos. Los quiero a todos muchísimo.

A mis amigos de Perú, que siempre confiaron en mí, Gisella, Neto, Kathy, Pamela, Cinthia, Alfredo, Rosaura, y a los de la “casa del pueblo”. A Aldo, mi Maestro y amigo, no olvido que por ti llegue a la Botánica. A Juancito, tu sabes Juan, encaminaste mi vida profesional, y me enseñaste como cultivar las amistades, gracias Maestro y amigo. A ti y a todos los amigos de la CCTA y el CIZA.

A Alejandro Casas, maestro y amigo, lazo entre mi querido Perú y este maravilloso país que es México. Muchas gracias por hacerme sentir en casa.

A México, por recibirme con todo el cariño con que puede recibir a alguien de un país hermano como es Perú. Aquí aprendí y crecí tanto en los años de estos estudios, y todas las experiencias vividas y su gente tienen un espacio especial en mi corazón.

Finalmente, a mi camarada ñaño, gracias por aparecer en mi vida, en el mejor momento, en el mejor lugar, gracias por ser mi compañero. Le agradezco a la vida por que has llegado para crecer juntos.

## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero agradecer de manera muy especial a mi asesor de Tesis, Dr. Alejandro Casas Fernández, por hacerme ver la luz al final de este camino académico, por hacer que me enamorara de mi proyecto, por su apoyo y enseñanzas, y que por ser una persona de una calidad humana increíble, además de excelente académico, he llegado a admirarlo enormemente.

También quiero agradecer a Diego Pérez y Rafael Lira, miembros de mi comité tutorial, por su apoyo durante el proceso de desarrollo de este trabajo. Gracias por su motivación y sugerencias sobre el proyecto y por el apoyo para continuar con mi formación profesional.

Gracias a los miembros de la mesa de jurado, la Dra. Patricia Dávila, Dr. Rafael Lira Saade, Dr. Diego Pérez, y Antonio González, por sus observaciones y aportes al documento de este trabajo.

Gracias a Nidia Pérez-Nasser, los ojos que me enseñaron a leer en laboratorio. Mil gracias. Y a Doña Lolita, asistente de técnico de laboratorio, del Lab. de Ecología Genética y Molecular, un agradecimiento muy especial, es el ángel del lab. A los muchachos y muchachas Oyama, por su apoyo en diferentes cositas, especialmente gracias a Ana y Juan.

A Pepón y Eviña, quienes me enseñaron como entrar sin miedo al trabajo en laboratorio, y que sin su orientación no lo hubiera podido hacer tan bien. Y a César, por socorrerme cuando lo necesité.

También tengo que agradecer inmensamente a mis compañeros y amigos de laboratorio, Selene, Ana, José, Nacho, América, Leo, Chalino, Susana. Gracias por su apoyo en campo, en el trabajo de laboratorio, por sus consejos, por todo lo vivido y enseñado en dos años de estudios y vida en Morelia, México, todo lo que me hizo crecer. Mil gracias a todos.

Muchachas achacosas, las quiero un chorro, y ¡abajo los fangosos!

Para terminar este largo rollo, quiero agradecer a la Universidad Nacional Autónoma de México, en especial al Posgrado en Ciencias Biológicas, por recibirme y formarme como Maestra. Gracias a todo su personal: Lilia Espinoza, Lilia Jiménez, Dolores Rodríguez, Alejandro Rebollar, Roberto Sayazo, y Yolanda Morales. Su ayuda con los tramites me alivianó todo el proceso. Gracias.

Si me olvido de alguien, también gracias, infinitas gracias a todos.

# ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
I. INTRODUCCION GENERAL.....	5
II. Population genetics and process of domestication of <i>Stenocereus</i> <i>pruinus</i> (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Mexico.....	20
III. DISCUSION GENERAL	

## RESUMEN

La domesticación es un proceso evolutivo en plantas y animales, dirigido por los seres humanos principalmente a través de selección artificial de acuerdo con las necesidades económicas, tecnológicas y culturales. Este proceso actúa sobre rasgos morfológicos y fisiológicos de los organismos que favorecen a los humanos y determinan divergencias genéticas en poblaciones manipuladas con respecto a las silvestres. *Stenocereus pruinosus* es una cactácea columnar que se encuentra bajo proceso de domesticación en la región central de México, donde coexisten poblaciones silvestres con poblaciones bajo manejo silvícola y cultivadas. Las poblaciones silvestres se encuentran asociadas a bosque tropical caducifolio, junto con otras especies de cactáceas columnares. Las poblaciones bajo manejo silvícola son aquellas en las que se encuentran individuos de la especie alrededor de campos de cultivo, y finalmente, las cultivadas, son aquellas poblaciones que se encuentran en huertas o en jardines de traspatio. *S. pruinosus* es la especie bajo mayor intensidad de manejo en la región, siendo apreciada por sus frutos, que son comercializados.

La hipótesis de este estudio fue que la selección artificial disminuye la diversidad genética en poblaciones bajo manejo silvícola y cultivadas, y se esperaba una diferenciación genética entre poblaciones silvestres y manejadas, cuya magnitud dependería del balance entre la selección artificial y el flujo génico. Se estudiaron nueve poblaciones, tres silvestres, tres manejadas *in situ* y tres cultivadas, utilizando la técnica de electroforesis en gel de almidón, empleando material vegetativo de un total de 264 individuos. Se encontró resolución adecuada en diez loci de seis enzimas. La variación genética de *S. pruinosus* es la más alta reportada para especies de cactáceas columnares estudiadas con isoenzimas (e.g  $H_T=0.592$ ). La variación genética en poblaciones cultivadas ( $H_o=0.611$ ,  $H_e=0.588$ ) fue mayor que en las silvestres ( $H_o=0.556$ ,  $H_e=0.583$ ) con valores intermedios en poblaciones



manejadas *in situ* ( $H_o=0.536$ ,  $H_e=0.578$ ). La mayor parte de la variación genética se encuentra dentro de las poblaciones, encontrándose la diferenciación más baja en poblaciones silvestres ( $F_{ST}=0.046$ ), siendo menor en poblaciones manejadas *in situ* ( $F_{ST}=0.035$ ), y ligeramente mayor en cultivadas ( $F_{ST}=0.044$ ). Los valores de flujo génico también fueron muy altos entre todas las poblaciones ( $Nm_{FST}=3.659$  and  $Nm_{GST}=3.803$  en promedio). Con respecto a las distancias genéticas, se observó un agrupamiento asociado a tipo de manejo, pero dichas distancias en general son bajas. No se encontró correlación entre distancias genéticas y distancias geográficas, lo que contrasta con patrones documentados para otras cactáceas columnares que se encuentran bajo una menor intensidad de manejo en la región. La diferenciación de las poblaciones *S. pruinosus* que se logró detectar podría estar ocurriendo como consecuencia de la relativamente mayor intensidad de manejo a la cual están sometidas sus poblaciones comparada con la de otras especies. Sin embargo, los altos niveles de flujo génico estarían contrarrestando continuamente tales divergencias y diluyendo las diferencias provocadas por la selección artificial. Los altos valores de diversidad genética encontrados en poblaciones manejadas *in situ* y sobre todo en cultivadas reflejan que el tipo de manejo tradicional que se practica en esta especie estaría contribuyendo a incrementar la variabilidad dentro de las poblaciones de *S. pruinosus*, lo que difiere con los patrones de disminución de variabilidad genética más comúnmente encontrados en plantas cultivadas. Las áreas sujetas a manipulación humana son, por lo tanto, importantes reservorios de diversidad genética que deben considerarse en las estrategias de conservación.

## ABSTRACT

Domestication is a process of evolution occurring in animals and plants, directed by humans through artificial selection in order to solve economic, technologic and cultural needs. This process acts over morphologic and physiologic aspects of organisms that favor humans and for instance determined genetic divergences over manipulated populations in contrast with wild ones. *Stenocereus pruinosus* is a columnar cactus under domestication process in central Mexico, where coexists wild with managed and cultivated documented. Wild populations are associated to tropical deciduous forest, with other species of columnar cacti. Populations under silvicultural management are those where individuals remain standing around field lands, and finally, cultivated populations, are those cultivated in homegardens. *S. pruinosus* is the specie under most intensity of management in the region, and is appreciated because of its fruits, that are sold in local markets.

We hypothesized that artificial selection reduce genetic diversity in populations under silvicultural management and in cultivated ones, and we expected genetic differentiation between wild and management populations, where magnitude will depend on balance between artificial selection and gene flow. Nine populations, three wild, three managed *in situ* and three cultivated were analyzed through starch gel electrophoresis, using vegetative material from 264 individuals. We found an appropriated resolution on ten loci from six enzymes. Genetic variation of *S. pruinosus* is the highest reported for species of columnar cacti studied by using isozymes ( $H_T=0.592$ ). Genetic variation in cultivated populations ( $H_o=0.611$ ,  $H_e=0.588$ ) was higher than in wild ones ( $H_o=0.556$ ,  $H_e=0.583$ ) with intermediate values on managed *in situ* ( $H_o=0.536$ ,  $H_e=0.578$ ). The most part of genetic variation is within populations, and the lowest is in wild ones ( $F_{ST}=0.046$ ), followed for managed *in situ* ( $F_{ST}=0.035$ ), and slightly higher in cultivated ( $F_{ST}=0.044$ ). Gene flow

values from all population were also too high ( $Nm_{FST}=3.659$  and  $Nm_{GST}=3.803$  on average). An association related to management type was observed with genetic distances, but values are low in general. It was no correlation between genetic distances and geographic distances, in contrast with patterns documented for other species of columnar cacti under lower intensity of management in the region. Differentiation between populations of *S. pruinosus* is a probable consequence of the high intensity of management of this specie in contrast with other species. However, high levels of gene flow could be counteracting divergences and diluting differences caused for artificial selection. High values of genetic diversity found in managed *in situ* and cultivated populations reflects that traditional management practiced over this specie could be contributing to increase variability within populations of *S. pruinosus*, which differs to others patterns of reduction of genetic variability observed in cultivated plants. Areas under human manipulation are important reservoirs of genetic diversity that should be considered in conservation strategies.

## I. INTRODUCCION GENERAL

La domesticación es un proceso evolutivo de plantas y animales dirigido por los seres humanos principalmente a través de selección artificial (Darwin 1859), de acuerdo con las necesidades económicas, tecnológicas y culturales de las sociedades involucradas en el proceso. Es un proceso continuo que ha ocurrido en el pasado y sigue ocurriendo en la actualidad, determinando divergencias morfológicas, fisiológicas, de comportamiento y genéticas entre las poblaciones de organismos manejados y las de sus parientes silvestres (Casas *et al.* 1999a). La zona cultural denominada Mesoamérica, que comprende el territorio de México hasta el norte de Costa Rica, es uno de los centros de domesticación de plantas más importantes en el mundo (Vavilov 1951, Harlan 1975, Hawkes 1983) y ello tiene relación con la alta diversidad de especies vegetales (más de 25,000) y culturas (más de 50 grupos étnicos indígenas). En tal área se pueden encontrar procesos activos de selección artificial y manejo de numerosas especies vegetales, que se pueden observar todavía en la actualidad (Casas *et al.*, 2007). Mediante estudios etnobotánicos y evolutivos se han documentado en la región diversas formas de manejo de plantas que determinan distintas intensidades de manejo y selección artificial (Colunga-García *et al.*, 2007; Casas *et al.*, 1997; Gonzalez-Insuasti y Caballero 2007), las cuales han determinado procesos tanto incipientes como avanzados de domesticación.

Como un centro de domesticación de plantas, Mesoamérica es un escenario en el que coexisten poblaciones silvestres, semi-domesticadas y cultivadas de cientos de especies de plantas nativas, las cuales se encuentran en continua interacción genética, influenciando la evolución tanto de parientes silvestres como de plantas cultivadas. Por ello, Mesoamérica constituye un área idónea para estudiar cómo operan los procesos culturales y naturales que moldean la evolución de plantas bajo domesticación, debido a la coexistencia de estas

poblaciones vegetales, y por que los procesos de domesticación tradicional de plantas se encuentran activos en la actualidad. Es común observar cómo se llevan a cabo procesos de domesticación incipiente en áreas con las características antes descritas, lo cual es de mucha ayuda para analizar las fases tempranas de domesticación y, por lo tanto, comprender cómo se llevaron a cabo los procesos que dieron origen a la agricultura ( Casas *et al.*, 2007)

Las cactáceas columnares son uno de los grupos de plantas que en Mesoamérica han llamado la atención de los estudios sobre domesticación incipiente (Casas *et al.*, 2007). México es particularmente importante, debido a que posee cerca de la mitad (75 especies) de cactáceas columnares del mundo (Valiente-Banuet *et al.*, 1996). Estas son componentes dominantes de la vegetación de zonas áridas y semiáridas que cubren la mayor parte del país, y han sido intensamente usadas desde las primeras etapas de ocupación humana del territorio nacional (McNeish, 1967; Flannery, 1986; Casas y Barbera, 2002).

La región centro-occidente de México, incluyendo la cuenca del río Balsas, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y Oaxaca, es la zona de mayor diversidad y endemismo de especies de cactáceas columnares de México (Valiente-Banuet *et al.*, 1996), y es una de las áreas más representativas de la cultura de su uso y domesticación (Casas *et al.*, 1999a). Hoy en día los campesinos mesoamericanos practican diversas formas de manejo de estas plantas, algunas de las cuales involucran selección artificial. De 43 especies de cactáceas columnares existentes en esa región (aproximadamente 65% del total del país), 16 están sujetas a manejo silvícola a través del cual los fenotipos favorables a los humanos son dejados en pie o propagados intencionalmente para aumentar su abundancia al perturbar la vegetación original. Además, por lo menos ocho especies son cultivadas en huertos y solares, en donde la gente propaga los fenotipos más apreciados (Casas y Barbera, 2002).

### *El Valle de Tehuacán- Cuicatlán*

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán se encuentra ubicado al sureste del estado de Puebla y al noroeste del estado de Oaxaca, cubriendo una extensión de 10000 km<sup>2</sup>, constituyendo un complejo mosaico fisiográfico con valles internos divididos por cadenas montañosas. Es una región semiárida con una temperatura media anual de 21°C y una precipitación promedio de 400 mm al año (Dávila et al., 2002), por lo que es considerada como una zona árida.

El Valle posee una heterogeneidad ambiental producto de la variabilidad climática de la región y de transformaciones geológicas del Cuaternario (Valiente Banuet *et al.* 2000), que además determinaron una alta heterogeneidad edáfica y de litología superficial. La variabilidad de ambientes a su vez determina gran diversidad de tipos de vegetación, habiéndose identificado en la región 29 tipos de asociaciones vegetales (Valiente-Banuet *et al.*, 2000).

Es un área con alta riqueza biológica y cultural, que aloja un 10 a 11.4% de la diversidad florística del país, con alrededor de 2621 especies vegetales (Dávila *et al.*, 1993), de las cuales cerca de 1500 poseen alguna utilidad (Pérez-Negrón y Casas 2007), entre ellas 20 especies de cactáceas columnares (Casas *et al.*, 1999a). Debido a esta gran diversidad, el Valle de Tehuacán es considerada como la zona árida y semi-árida de Norteamérica con mayor riqueza biológica (Valiente-Banuet *et al.*, 2000)

Así mismo, el Valle se caracteriza por poseer una gran cantidad de endemismos. De 180 familias botánicas que allí se encuentran 76 poseen por lo menos una especie endémica, un total de 365 especies de plantas que representan el 13.9% del total. En el caso de las cactáceas, de un total de 80 especies que incluye esta familia en la región, 28 son endémicas para el área, cifra que constituye la mayor proporción de endemismos de todas las familias de plantas del Valle de

Tehuacán (Dávila *et al.*, 2002), por lo cual también es considerada un área prioritaria para la conservación. Pero además de su diversidad y endemismo, las cactáceas en el área son abundantes siendo dominantes en varios tipos de vegetación pudiendo observarse zonas muy densas, con 1200 a 1800 individuos por hectárea (Valiente-Banuet *et al.*, 2000).

Además de la diversidad biológica que se encuentra en el Valle, la región posee una gran diversidad cultural, habiéndose identificado 7 grupos étnicos indígenas (Casas *et al.*, 2001), con en una historia cultural de más de 12,000 años (MacNeish, 1967), y que poseen una historia de uso de cactáceas desde las primeras etapas de ocupación humana en la región, debido a su utilidad como alimento, forraje y medicina, así como para material de construcción, combustible y para cercos vivos (Casas *et al.*, 1999).

MacNeish (1967) y Byers (1967), con sus descubrimientos en los años 70s, dieron a conocer al mundo la importancia cultural del Valle de Tehuacán, debido a que sus investigaciones contribuyeron al entendimiento del origen del manejo agrícola en Mesoamérica desde la prehistoria, y de cómo se han llevado a cabo los procesos de domesticación en América (Valiente-Banuet *et al.*, 2000), lo que, junto con los estudios actuales sobre los procesos de domesticación tradicional que se llevan a cabo en la región, puede ayudar a fortalecer las teorías sobre el origen de la agricultura en México y Mesoamérica.

#### *Procesos de domesticación en México.*

Dentro de los procesos de domesticación de plantas se suelen identificar dos etapas de manejo humano. La primera es la recolección de productos directamente de ambientes naturales, y la segunda es el cultivo de plantas domesticadas que poseen fenotipos y genotipos favorecidos por el hombre (Casas, 2001) a través de la selección artificial, con lo cual se moldea la diversidad

intraespecífica de una especie, y para lo cual también es necesario una intensa manipulación del ambiente donde se cultiva una o varias especies.

Sin embargo, dentro de la historia de uso de estos recursos en el Valle de Tehuacán y en general en México, se reconocen 2 tipos de manejo claramente dentro del proceso de domesticación: el manejo *in situ* y el cultivo.

De acuerdo con Casas *et al.* (1997), el manejo *in situ* incluye diversas formas de manejo silvícola de poblaciones y comunidades tanto silvestres como arvenses, y entre ellas se distinguen las siguientes:

1. **Recolección:** se refiere a la cosecha de los productos útiles de las plantas silvestres o arvenses, y que provoca un impacto mínimo en la población manejada. Aun puede implicar un nivel bajo de manejo, cuando se seleccionan ciertos fenotipos requeridos por el hombre, así como rotación en las zonas y tiempos de extracción.
2. **Tolerancia:** se da cuando se mantienen en pie individuos de plantas útiles para el hombre, en medio de ambientes antropogénicos. Estas plantas provienen de poblaciones que se encontraban previamente a la modificación del ambiente por el hombre.
3. **Fomento o inducción:** es cuando se llevan a cabo diferentes estrategias para aumentar la densidad de alguna especie útil para el hombre de las que se encuentran dentro de una comunidad vegetal. Ejemplos de esto son la quema de bosques para eliminar competidoras de especies utilizadas por el hombre, así como la siembra de semillas en las mismas áreas de plantas silvestres o arvenses útiles, entre otras actividades.
4. **Protección:** incluye actividades como la eliminación total de competidores, aplicación de fertilizantes, plaguicidas, podas, protección contra clima extremo, para cuidar poblaciones de plantas silvestres y arvenses.

Mediante el manejo *in situ* no solo los campesinos tradicionales en México, toman productos de la naturaleza sin ocasionar impactos significativos (Casas *et al.*, 1999a). Implica la preferencia por ciertos individuos de poblaciones de especies útiles, es decir, controla la eliminación desmedida de vegetación natural asociada a campos de cultivo, o inclusive el



aumento de individuos de especies que poseen características preferidas por los pobladores. Esto contribuye a una alteración de la vegetación natural, pero no significa el desmonte total de esta, que comparado con la práctica convencional de erradicación total para la apertura de milpas nuevas, es una alternativa a tomar en cuenta en estrategias de conservación.

Por otro lado, la comprensión del funcionamiento de los sistemas de manejo tradicional de plantas útiles puede contribuir al entendimiento de cómo se llevaron a cabo los procesos de domesticación de las primeras plantas cultivadas en Mesoamérica. Entender cómo se lleva a cabo el manejo *in situ* o manejo silvícola de cactáceas columnares a través de la aplicación de estudios etnobotánicos, conjuntamente con análisis de diversidad morfológica y genética, puede dar luces más precisas acerca de cómo inició la domesticación de plantas y, por lo tanto, cómo se originó la agricultura en Mesoamérica

En este contexto, el estudio de los sistemas de cactáceas columnares puede ayudar a fundamentar las teorías propuestas, debido a que muchas especies se encuentran bajo sistemas de manejo silvícola. Dejando en pie ciertos individuos y la inducción de la propagación y protección *in situ* (Casas, 2001), los campesinos incrementan la cantidad de fenotipos favorables y con eso, la frecuencia de cruces y en consecuencia, el aumento de la progenie con dichos fenotipos. Este tipo de manejo explicaría otra forma en que pueden llevarse a cabo los procesos de domesticación de especies vegetales, y es una posibilidad para explicar cómo se habría dado en el pasado la domesticación de los actuales cultivos mesoamericanos.

*Stenocereus pruinosus* “pitaya de mayo”

*Stenocereus pruinosus* (Otto) Buxb. es una de las especies de cactáceas columnares bajo mayor intensidad de manejo en el Valle de Tehuacán (Casas *et al.*, 1999b, González-Insuasti y

Caballero, 2007), debido a la alta calidad de sus frutos y a que es una de las cactáceas con mayor valor económico y cultural en la región central de México (Casas *et al.*, 1999b). Se obtienen frutos de esta especie a partir de la recolección en poblaciones silvestres, las cuales se encuentran formando parte de bosques tropicales caducifolios o selvas bajas, sobre suelos aluviales, en donde se encuentran predominantemente cactáceas columnares como *Pachycereus weberi* (J. Coulter) Backeb., *Escontria chiotilla* (F.A.C. Weber) Rose, *S. pruinosus*, *S. stellatus* (Pfeiffer) Riccob., y *Pachycereus hollianus* (F.A.C. Weber) F. Buxb., así como *Prosopis laevigata* (Humb. et Bonpl. ex Willd.) M. C. Johnston, *Mimosa luisana* Brandegees, *Lysiloma divarticata* (Jacq.) Macbr. (Mimosaceae), *Cytocarpa procera* Kunth (Anacardiaceae), *Gyrocarpus mocinnoi* Espejo (Hernandiaceae), *Ceiba parvifolia* Rose (Bombacaceae), *Bursera morelensis* Ramírez (Burseraceae), *Ipomoea arborescens* G. Don (Convolvulaceae), *Parkinsonia praecox* (Ruiz et Pavón) Harms, y *Senna wislizenii* (A. Gray) Irwin & Barneby (Caesalpinaceae).

También existen poblaciones manejadas *in situ* bajo manejo silvícola, las cuales están constituidas por individuos que son tolerados y dejados en pie al momento de abrir parcelas de cultivo. Esta forma de manejo tiene un carácter selectivo, dejando en pie y propagando vegetativamente las ramas de aquellos individuos que poseen características morfológicas preferidas por los pobladores (frutos de mayor tamaño, más dulces, con menos espinas, con pulpa de diferentes colores). La tolerancia selectiva de algunos fenotipos y el aumento de sus números a partir de propagación vegetativa ha sido documentada en otras especies de cactáceas columnares como *Stenocereus stellatus* (Casas *et al.*, 1999), *Escontria chiotilla* (Arellano y Casas 2002), *Polaskia chende* (Cruz y Casas, 2002) y *Polaskia chichipe* (Carmona y Casas, 2006) y se ha encontrado que las poblaciones silvestres y manejadas pueden divergir significativamente en las características seleccionadas por la gente. Finalmente, también existen poblaciones cultivadas de *S. pruinosus*, las cuales se conforman a partir de la plantación de ramas de individuos adultos

reproductivos que poseen los atributos seleccionados por los humanos. Estas poblaciones cultivadas se encuentran principalmente en los huertos y solares campesinos de la región.

De acuerdo con Arias *et al.* (1997), *S. pruinosus* puede medir 8 m de alto, con ramas de color verde oscuras, con ápice pruinoso, blanquecino. Las ramas tienen de 5 a 8 costillas, y areolas con 5 a 8 espinas. Sus flores crecen en el ápice de las ramas, son infundibuliformes, de 7 a 10 cm de largo. Los tépalos externos son pardo verdosos, y los internos blancos, carnosos. Cortéz-Díaz (1996) reportó que las flores presentan antésis nocturna y son polinizadas por murciélagos, presentando un sistema de cruzamiento autoincompatible. Produce frutos ovoides comestibles llamados “pitayas de mayo”, que poseen pulpa de color blanco, amarillo, rojo, fucsia y naranja, con semillas negras. Se propaga vegetativamente y es de crecimiento relativamente rápido, pues los individuos que se derivan de ramas de aproximadamente 1.2 a 1.5 m de largo, pueden producir flores dos o tres años después de ser plantados (Casas *et al.*, 1999a). Tiene una amplia distribución en el territorio mexicano, habiéndose registrado su presencia en Oaxaca, Puebla, Chiapas, Guerrero, Tamaulipas, Veracruz, y Yucatán (Bravo-Hollis, 1978; Arias *et al.*, 1997).

### *Hipótesis*

En las cactáceas columnares se han documentado los efectos del proceso de domesticación en la genética de poblaciones en *Polaskia chichipe* (Lucio, 2005; Otero-Arnaiz *et al.*, 2005a y 2005b), *Stenocereus stellatus* (Casas *et al.*, 2006), *Escontria chiotilla* (Tinoco *et al.*, 2006) y *Polaskia chende* (Ruíz-Durán, 2007), y en esos estudios en general se encontró una ligera reducción en la diversidad genética en las poblaciones manejadas *in situ* y cultivadas. Pero esta reducción en algunos casos no es significativa y por lo menos en el caso de *Stenocereus*

*stellatus* el manejo ha contribuido a aumentar la diversidad genética en las poblaciones bajo manejo silvícola y cultivadas (Casas *et al.*, 2006). Este último patrón se debe, de acuerdo con los autores, a que el manejo tradicional de la especie involucra un continuo recambio de plantas, frecuentemente incluyendo la introducción de germoplasma de otros pueblos o regiones, así como la tolerancia de plántulas que llegan a establecerse en las áreas de cultivo, provenientes de semillas dispersadas por aves murciélagos o incluso humanos, lo que favorece los procesos de flujo génico, desde poblaciones silvestres a manejadas *in situ* y cultivadas. Por ello, Casas *et al.* (2007) proponen que los sistemas de manejo silvícola y las huertas tradicionales de *S. stellatus* y probablemente de otras cactáceas columnares manejadas de manera similar, son importantes reservorios de diversidad genética de cactáceas columnares, y que tales sistemas podrían ser la base para estrategias de conservación de los recursos genéticos de numerosas especies. Los estudios de genética de poblaciones mencionados han detectado en general la ocurrencia de un elevado flujo génico entre todas las poblaciones analizadas y, por lo tanto una baja diferenciación genética entre las poblaciones silvestres y manipuladas y una alta proporción de variabilidad genética dentro de las poblaciones (Casas *et al.* 2007). En tan elevado flujo génico intervienen los polinizadores, que en el caso de las especies de *Stenocereus* son murciélagos del género *Leptonycteris* y *Choeronycteris* (Casas *et al.*, 1999b; Arias-Cóyotl *et al.*, 2006), capaces de volar hasta 100 kilómetros en una noche (Horner *et al.*, 1998). También intervienen los dispersores de semillas, principalmente aves y murciélagos, así como los seres humanos que dispersan tanto semillas como materiales de propagación vegetativa.

Este estudio analiza si el manejo tradicional ha tenido consecuencias en la diversidad y estructura genética de las poblaciones de *Stenocereus pruinosus*, así como el grado de flujo génico entre poblaciones silvestres, manejadas *in situ* y cultivadas de esta especie. Autores como Hawkes (1983) y Doebley (1992) han planteado que la domesticación generalmente determina

una reducción en la diversidad genética de las poblaciones de organismos que se manipulan, debido a que los grupos de individuos domesticados comúnmente involucran sólo una fracción de la diversidad existente en poblaciones silvestres. Si este patrón es consistente en el caso de *S. pruinosus* se esperaría encontrar una reducción de la diversidad genética y diferenciación significativa entre poblaciones silvestres, manejadas in situ y cultivadas. Alternativamente considerando que *S. pruinosus* se encuentra bajo mayor intensidad de manejo que *S. stellatus* y si la interpretación de Casas *et al.* (2006) en relación con la capacidad del manejo tradicional de mantener la variación genética es correcta, en este estudio se espera encontrar altos niveles de diversidad genética en poblaciones cultivadas y manejadas *in situ*, mayores que en las silvestres. Así mismo, se espera observar que la diferenciación entre poblaciones silvestres y manejadas sea mayor que la documentada para *S. stellatus*, incluso con niveles altos de flujo génico, debido a la mayor intensidad de selección artificial.

## **Bibliografía**

- Arellano, E., Casas, A., 2003. Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 50, 439-453.
- Arias, S., Gama, S., Guzmán, L., 1997. Flora de Valle de Tehuacán. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Arias-Cóyotl, E., Stoner, K., Casas, A., 2006. Effectiveness of bats as pollinators of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in wild, managed in situ, and cultivated populations in La Mixteca Baja, central Mexico. *American Journal of Botany* 93, 1675-1683.
- Bravo-Hollis, H., 1978. Las Cactáceas de México. Vol.1 Universidad Nacional Autónoma de México.
- Byers D.S. 1967. The prehistory of the Tehaucan Valley. Enviroment and Subsistence. Vol.1. UNiv. Texas Press. Austin & London.
- Carmona, A., Casas, A., 2005. Management, domestication and phenotypic patterns of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 60, 115-132.
- Casas, A., Pickersgill, B., Caballero, J., Valiente-Banuet, A. 1997. Ethnobotany and domestication in Xoconochtli, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, México. *Economic Botany* 51, 279-292.
- Casas, A., Caballero, J., Valiente-Banuet, A., Soriano, J.A., Dávila, P., 1999. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86, 522-533.

- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Dávila, P., 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86, 534-542.
- Casas, A., Valiente-Banuet, A., Viveros, J.L., Caballero, J., Cortés, L., Dávila, P., Lira, R., Rodríguez, I. 2001. Plant resources of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany* 55, 129-166.
- Casas, A. 2001. Silvicultura y domesticación de plantas en Mesoamérica. En: Plantas, cultura y sociedad. Eds. Rendón, B., Rebollar, S., Caballero, J. y Martínez, M.A. pp:123-157. México.
- Casas, A., Barbera, G., 2002. Mesoamerican domestication and diffusion of cacti. In: Nobel PS (ed.), *Cacti: Biology and uses*. University of California Press, Los Angeles, CA, pp. 143-162.
- Casas, A., Cruse, J., Morales, E., Otero-Arnaiz, A., Valiente-Banuet, A., 2006. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15, 879-898.
- Casas, A., Otero-Arnaiz, A., Pérez-Negrón, E., Valiente-Banuet, A., 2007. *In situ* management and domestication of plants in Mesoamerica. *Annals of Botany* 100, 1101-1115.
- Colunga-García, P., Zizumbo-Villarreal, D. 2007. Tequila and other *Agave* spirits from west-central Mexico: current germplasm diversity, conservation and origin. *Biodiversity and Conservation* 16, 1653-1667.
- Cortés-Díaz, V., 1996. Biología de la polinización de *Stenocereus pruinosus* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. BSc. Dissertation. Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cruz M., Casas, A., 2002. Reproductive biology and morphological variation of *Polaskia chende*

- (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51, 561-576.
- Darwin, C., 1859. *The origins of species by means in natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.
- Dávila, P., Villaseñor, J.L., Medina R., Ramírez, A., Salinas, A., Sánchez-Ken, J., Tenorio, P., 1993. Listado Florístico del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Listados florísticos VIII. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Dávila, P., Arizmendi M. A., Valiente-Banuet, V., Villaseñor J.L., Casas, A., Lira, R. 2002. Biological diversity in Tehuacan-Cuicatlan Valley, Mexico. *Biodiversity Conservation* 11:421-442.
- Doebley, J., 1992. Molecular systematics and crop evolution. In: Soltis, P.S., Soltis D., Doyle, J.J. (Ed.), *Molecular Systematics of plants*. Chapman and Hall, London, pp 202-222.
- Flannery, K.V. (Ed.), 1986. *Guilá Naquitz*. Academy Press. New York. USA.
- González-Insuasti, M.S., Caballero, J. 2007. Managing Plant Resources: How intensive can it be? *Human Ecology* 35, 303-314.
- Harlan, J.R., 1975. *Crops and man*. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, USA.
- Hawkes, J.G., 1983. *The diversity of crop plants*. Harvard University Press. London.
- Horner, M.A., Fleming, T.H., Sahley, C.T. 1998. Foraging behavior and energetics of a nectar feeding bat *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera; Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 244, 575–586.
- Lucio, J., 2005. Patrones de diversidad genética y proceso de domesticación de *Polaskia chichipe* (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán, Puebla. Bsc Dissertation. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México.
- MacNeish, R.S., 1967. A summary of the subsistence. In: Byers D.S. (ed.), *The Prehistory of the*



- Tehuacán Valley. Volume One: Environment and Subsistence. University of Texas Press, Austin TX, pp 290–331.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Hamrick, J.L., Cruse-Sanders, J., 2005. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Molecular Ecology* 14, 1603–1611.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Hamrick, J.L., 2005. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe* an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* 14, 4313-4322.
- Pérez-Negrón, E., Casas, A. 2007. Use, extraction rates and spatial availability of plant resources in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico: The case of Santiago Quiotepec, Oaxaca. *Journal of Arid Environments* 70, 356-379.
- Ruíz-Durán, M.E., 2006. Patrones de diversidad genética y proceso de domesticación de *Polaskia chende* (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán. Bsc Dissertation Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- Smith, C.E. 1967. Plant remains. En: D.D.Byers, Ed., *The prehistory of the Tehuacan Valley*. Univ.Tex.Press, USA. Pp. 220-225.
- Tinoco, A., Casas, A., Luna, R., Oyama, K., 2005. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural managed populations in the Tehuacán Valley, Central México. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52, 525-538.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M.C., Rojas-Martínez, A., Domínguez-Canseco, L., 1996. Ecological Relationships between Columnar Cacti and Nectar-Feeding Bats in México. *Journal of Tropical Ecology* 12, 103-119.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P., Flores-Hernández, N., Arizmendi, M.D., Villaseñor, J.L., Ortega, J., 2000. Vegetación del Valle de Tehuacán. *Boletín de la*

Sociedad Botánica de México 67, 25-74.

Vavilov, N.I., 1951. The Origen, variation, immunity and breeding of cultivated plants. *Chronica*

*Botanica* 13, 1 -366.

## II. Population genetics and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Mexico

Fabiola Parra, Nidia Pérez-Nasser, Rafael Lira, Diego Pérez Salicrup, and Alejandro Casas\*

*Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.*

*Apartado Postal 27-3 (Santa María de Guido), Morelia, Michoacán 58190, México. \*Author for correspondence (e-mail: [acasas@oikos.unam.mx](mailto:acasas@oikos.unam.mx))*

Submitted to Journal of Arid Environments, Octubre 20, 2007

### Abstract

Population genetics of wild, managed *in situ* and cultivated populations of *Stenocereus pruinosus* coexisting in Central Mexico was studied. We hypothesized that artificial selection decreases genetic diversity in managed populations and increases differentiation among populations depending on a balance between selection and gene flow. Nine wild, managed *in situ* and cultivated populations through starch gel electrophoresis (264 individual plants, ten loci of six enzymes). Genetic variation of *S. pruinosus* is the highest reported in columnar cacti species studied through isozyme analysis ( $H_T=0.592$ ). Genetic variation in cultivated populations ( $H_o=0.611$ ,  $H_e=0.588$ ) is higher than in the wild ones ( $H_o=0.556$ ,  $H_e=0.583$ ) with intermediate values in managed *in situ* populations ( $H_o=0.536$ ,  $H_e=0.578$ ). Most of the genetic variation occurs within populations, with low differentiation in wild ( $F_{ST}=0.046$ ), managed *in situ* ( $F_{ST}=0.035$ ), and cultivated ( $F_{ST}=0.044$ ) populations, and high gene flow among all populations ( $N_{m_{FST}}=3.659$  and  $N_{m_{GST}}=3.803$  on average). Genetic distances are lower between similarly

managed populations and are not correlated with geographic distance, which contrasts with patterns documented for other less intensely managed columnar cacti species in the region. The higher genetic differentiation of *S. pruinosus* populations might be caused by the higher management intensity it experiences. Managed in situ and cultivated populations are important reservoirs of genetic diversity of this species so they should be considered in conservation programs.

*Key words:* columnar cacti, domestication, in situ conservation of plant genetic resources, *Stenocereus pruinosus*, Tehuacán Valley.

## **1. Introduction**

Domestication is an evolutionary process of plants and animals guided by humans mainly through artificial selection (Darwin 1859), according to the economic, technological and cultural needs of human societies. It is a continuous process that started thousands of years ago for some species and continues at present, determining morphological, physiological, behavioral and genetic divergences between populations of managed organisms and populations of their wild relatives (Casas et al. 1999a). The cultural area known as Mesoamerica, comprising the territory from southern Mexico to northern Costa Rica is one of the main centers of domestication of plants in the World (Vavilov 1951; Harlan 1975; Hawkes 1983), and currently it is possible to observe and analyze there ongoing processes of artificial selection in hundreds of plant species (Casas et al. 2007). Ethnobotanical and evolutionary studies of plant management in Mesoamerica (i.e. Colunga-García et al. 1996, 2007; Casas et al. 2007; González-Insuasti and Caballero 2007) have documented a broad spectrum of forms of management and artificial selection intensities determining both incipient and advanced processes of domestication.

As center of domestication of plants, Mesoamerica is the scenario of coexisting wild, semi-domesticated and domesticated populations of hundreds of native species, and such populations are in continual genetic interaction, influencing evolution of both crops and wild relatives. Therefore, Mesoamerica as other areas of the world where wild and domesticated plant relatives coexist and where traditional domestication processes are active is a particularly important scenario for studying natural and cultural factors influencing domestication. Incipient domestication is commonly found in areas with these characteristics, and its study is helpful to analyze early phases of domestication and, therefore, in understanding processes that led to the origins of agriculture (Casas et al. 2007).

Columnar cacti are among the Mesoamerican groups of plants under incipient domestication (Casas et al. 2007). Mexico is an area of high diversity of these plants, with nearly one half (75 species) of the columnar cacti species of the world occurring in its territory (Valiente-Banuet et al. 1996). Columnar cacti may be dominant components of vegetation of arid and semiarid zones of Mexico and have been used by peoples of these areas since the earliest phases of human occupation (MacNeish 1967, Flannery 1986, Casas and Barbera 2002).

The southern Pacific slope in south-central Mexico, including the Balsas river basin and the Tehuacán Valley is the region with the highest diversity (43 species) and endemism of columnar cacti in Mexico (Valiente-Banuet et al. 1996), and is also one of the main cultural areas of use and domestication of these plants (Casas et al. 1999). The Tehuacán Valley is an area representative of the richness of cacti and human culture using it, with 20 species of columnar cacti used by local peoples as food, medicine, building, firewood, living fences, and fodder (Casas et al. 1999), some of them for more than 10,000 years (MacNeish 1967). Currently, local peoples of the region practice different forms of management of columnar cacti, some of them involving artificial selection. A total of 16 cacti species are under silvicultural management

through which plants with favorable phenotypes to humans are let stand or even intentionally propagated in the areas where vegetation is cleared to establish agricultural fields. Eight of these species are also cultivated in home gardens, where people propagate sexual or vegetative propagules of plants with the most appreciated phenotypic characters (Casas and Barbera 2002).

*Stenocereus pruinosus* (Otto) Buxb. is one of the plant species more intensely managed in the region (Casas *et al.* 1999, González-Insuasti and Caballero 2007), due to the high quality of its fruits which have the highest economic value among the columnar cacti species of the region (Casas *et al.* 1999). Fruits of this species are gathered in wild populations located in thorn-scrub and tropical deciduous forests in areas with alluvial soils within the region. There are also managed *in situ* populations constituted by individuals that were let standing, and sometimes propagated when forest was cleared for establishing corn fields. This form of management commonly involves selection favoring individual plants with larger and sweeter fruits, peel with lower density of spines, and pulp with various colors. Allowing individual plants to remain standing and propagation of favorable phenotypes in perturbed areas of forest have been documented previously for other species of columnar cacti such as *Stenocereus stellatus* (Casas *et al.* 1999), *Escontria chiotilla* (Arellano and Casas 2002), *Polaskia chende* (Cruz and Casas, 2003), and *Polaskia chichipe* (Carmona and Casas 2005), and these studies have found significant morphological divergence between wild and managed populations, especially in characteristics selected by people. Finally, in the Tehuacán Valley there are also cultivated populations of *S. pruinosus*, which are formed by the plantation of branches from plants with phenotypes previously identified as “good” by people, according to the attributes mentioned above. Cultivated populations are established mainly in home gardens.

According to Arias *et al.* (1997), *S. pruinosus* is an arborescent cactus up to 8 m in height. Branches are green, with pruinosus whitish apexes, 5 to 8 ribs, and areoles with 5 to 8 spines.

Infundibuliform flowers, 7 to 10 cm in length, grow in the branch apexes, having green brownish external tepals and white fleshy internal tepals. Cortés-Díaz (1996) reported that flowers have nocturnal anthesis and are pollinated by bats, with a self-incompatible breeding system. The ellipsoid edible fruits, locally known as “pitayas de mayo”, may have white, yellow, purple, orange and more commonly red pulp with black seeds. Vegetative propagation is very common and individuals have relatively fast growth, with individuals derived from branches approximately 1.2 m in length producing flowers two or three years after being planted (Casas et al. 1999a). This species is widely distributed within semiarid areas of Mexico, with populations reported in the states of Oaxaca, Puebla, Chiapas, Guerrero, Tamaulipas, Veracruz, and Yucatán (Bravo-Hollis 1978; Arias 1997).

Studies of the effects of artificial selection on population genetics of columnar cacti performed in *Polaskia chichipe* (Otero-Arnaiz et al. 2005a, 2005b), *Escontria chiotilla* (Tinoco et al. 2006), and *P. chende* (Ruíz-Durán 2007) have generally found that managed in situ and cultivated populations have slightly lower genetic variation than wild populations, but in the case of *S. stellatus* Casas et al. (2006) found that both managed in situ and cultivated populations have more genetic diversity than wild populations. This last pattern, according to the authors of the study, appears to be due to traditional management commonly involving a continual replacement of individual plants within the plantation, including the introduction of germplasm from other villages or regions, but also because local people use to let stand seedlings established in home gardens from seeds dispersed by birds, bats and humans, this process favoring the gene flow from wild to managed in situ and cultivated populations. Casas et al. (2006) reported that both silvicultural management areas and homegardens are important reservoirs of genetic diversity of *S. stellatus* and most probably other columnar cacti managed in similar forms and that, therefore, such areas are crucial for conservation of these plant genetic resources. Studies of population

genetics have generally found a high gene flow occurring among wild, managed in situ and cultivated populations and, therefore, genetic differentiation and structure of populations are generally low (Casas et al. 2007). In the case of the genus *Stenocereus* gene flow is greatly determined by pollinators, mainly the bats *Leptonycteris curasoae* and *Choeronycteris mexicana* (Casas et al. 1999c; Arias-Cóyotl et al. 2006), as well as seed dispersers referred to above.

This study analyzes whether the traditional management has had consequences in the genetic diversity and structure of wild, managed in situ and cultivated populations of *Stenocereus pruinosus*, and documents gene flow among these coexisting populations under this domestication gradient. According to Hawkes (1986) and Doebley (1992), domestication generally determines a decrease of genetic diversity in populations of organisms under manipulation compared with wild populations since domesticated stands of plants commonly involve a selected fraction of the diversity existing in the wild. Considering that *S. pruinosus* is more intensely managed than *S. stellatus*, if the interpretation of Casas et al. (2006) in relation to the capacity of traditional management to maintain genetic variation is correct, in this study we expected to find even higher levels of genetic diversity in managed in situ and cultivated populations than in the wild ones. Also, we expected to find higher genetic differentiation between wild and managed populations than that documented for *S. stellatus*, even when we expected to find high levels of gene flow because of the coexistence of populations in distances within the range of movement of pollinators and seed dispersers.



## 2. Methods

### 2.1. Study area

The Tehuacán Valley is located at the southeast of the state of Puebla and the northeast of the state of Oaxaca in central Mexico (Figure 1). It is a semiarid region with annual mean temperature of 21°C, annual mean precipitation of 400 mm, and an extension of about 10000 km<sup>2</sup>. The Tehuacán Valley is conformed by a heterogeneous mosaic of environments with a total of 29 types of plant associations (Valiente-Banuet et al. 2000) with columnar cacti forests being the most extended and varied vegetation types. *Stenocereus pruinosus* is a dominant element in areas covered with thorn-scrub and tropical deciduous forest established on alluvial soils.

### 2.2. Populations of *Stenocereus pruinosus* studied

The populations of *S. pruinosus* studied are located within the territories of the villages of San Luis Atolotitlán and Coatepec, in the municipality of Caltepec, Puebla, and within the territories of the villages of San Rafael and Coxcatlán, in the municipality of Coxcatlán, Puebla (Fig. 1).

Sampling sites were selected based on the different types of human management of this cactus species. We studied three wild, three managed *in situ*, and three cultivated populations. Wild populations are located in the sites Santa Lucía and Fiscal, within the territory of Coatepec, and in the site Cueva del maíz, within the territory of San Rafael. All these populations are settled on alluvial valleys of ephemeral rivers, forming part of tropical deciduous forest (Table 1) where the columnar cacti *Pachycereus weberi* (J. Coulter) Backeb., *Escontria chiotilla* (F.A.C. Weber) Rose, *S. pruinosus*, *S. stellatus* (Pfeiffer) Riccob., and *Pachycereus hollianus* (F.A.C. Weber) F.

Buxb. are co-dominant with the trees *Prosopis laevigata* (Humb. et Bonpl. ex Willd.) M. C. Johnston, *Mimosa luisana* Brandegee, *Lysiloma divarticata* (Jacq.) Macbr. (Mimosaceae), *Cytocarpa procera* Kunth (Anacardiaceae), *Gyrocarpus mocinnoi* Espejo (Hernandiaceae), *Ceiba parvifolia* Rose (Bombacaceae), *Bursera morelensis* Ramírez (Burseraceae), *Ipomoea arborescens* G. Don (Convolvulaceae), *Parkinsonia praecox* (Ruiz et Pavón) Harms, and *Senna wislizenii* (A. Gray) Irwin & Barneby (Caesalpinaceae).

The in situ managed populations are located in areas used for seasonal agriculture of maize, near the villages of San Luis Atlotitlán, Coatepec, and Coxcatlán which have been used for more than 100 years, with successive periods of use and fallow. Cultivated populations are constituted by stands of individuals within home gardens and living fences of houses of local farmers of the three villages studied (Table 1). The most distanced populations are the cultivated population from San Luis Atlotitlán (C1) and the wild one from Coxcatlán (W3), separated by 31 Km, followed by populations from Coatepec and San Luis Atlotitlán with respect to populations from Coxcatlán. The closest populations are the managed and cultivated populations from San Luis Atlotitlán (Table 2).

### 2.3. Sampling of populations

A total of 30 reproductive individual plants per population were sampled. In wild populations individual plants were sampled in natural vegetation bordering the course of the ephemeral rivers. We followed transects collecting and geo-referencing individual plants until completing the samples. In the in situ managed populations, where individual plants are more scattered, we collected all individual plants found until completing the sample size. In the case of cultivated populations, individual plants were sampled in home gardens. Individual plants sampled were

labeled to be identified in further visits. Plant tissue for allozyme analysis was obtained from stem ribs of each individual plant sampled. Pieces of nearly 15 cm<sup>3</sup> of plant tissue per individual plant in each population were collected and frozen in liquid nitrogen (-196°C) for conservation and then stored at -70°C.

#### *2.4. Allozyme analysis*

Information on genetic variation of populations was obtained through starch gel electrophoresis. Enzyme extraction was conducted using the polyvinylpyrrolidone phosphate extraction buffer developed by Mitton et al. (1979). Plant tissue was ground in frozen mortars immersed in ice, adding about 300 to 330 µl of extraction buffer. Extract was absorbed in filter paper wicks and stored in eppendorf tubes at -70°C.

Starch gels were prepared using the Maize Buffer Systems C and D by Stuber et al. (1988). Gels were prepared using 60 g of potato starch (STARCHART) and 15 g of sucrose in 500 ml of gel buffer. Electric current (60 mA for System C and 30 mA for System D) was applied first for 30 minutes before removing wicks. Then, current was applied for about 5 and 9 hours for each system, respectively. Enzymes analyzed were: esterase (EST), glutamate oxaloacetate transaminase (GOT = AAT) and acid phosphatase (ACPH), in system C; and malate dehydrogenase (MDH), menadione reductase (MNR) and phosphoglucose isomerase (PGI) in system D. Interpretation of gels was conducted immediately after the optimum staining was achieved. Stained gels were finally washed with water and fixed with 50% ethanol for 24 hours.

## 2.5. Statistical analyses

Levels of genetic variation within and among populations of *Stenocereus pruinosus* were estimated from allelic frequencies (Appendix 1), using the programs POPGENE version 1.21 (Yeh et al. 1997) and TFPGA version 1.3 (Miller 1997). The number of alleles per locus (A), the percentage of polymorphic loci (P%), the observed heterozygosity by direct counting ( $H_o$ ), the biased expected heterozygosity ( $H_{e(b)}$ ) and the unbiased expected heterozygosity ( $H_e$ ) (Nei, 1973) were calculated.

Fixation indexes or inbreeding coefficients were calculated by the formula  $F = (H_e - H_o)/H_e$  (Wright 1951, 1978), in order to estimate the excess of homozygotes in populations due to non random mating. Significant differences between observed and expected frequencies according to Hardy-Weinberg equilibrium were estimated by  $\chi^2 = F^2 N(k-1)$  with  $[k(k-1)]/2$  degrees of freedom, where N is the sample size and k is the number of alleles per locus (Li and Horvitz 1953). Genetic diversity within and among populations of *S. pruinosus* was estimated at three levels: (1) total genetic diversity ( $H_T$ ); (2) genetic diversity within populations ( $H_S$ ); and (3) genetic diversity between populations ( $D_{ST}$ ). The proportion of genetic diversity between populations ( $G_{ST}$ ) was calculated for all populations and per management type. F-statistics (Wright 1965, 1978) were calculated to analyze the genetic structure of populations at three hierarchical levels: individuals, subpopulations and total population. F-statistics were calculated for polymorphic loci using POPGENE 3.1 and TFPGA 1.3.  $F_{IS}$  and  $F_{IT}$  are correlations between pairs of alleles in one individual in relation to the subpopulation, and the whole population, respectively. Both statistics allow identifying if a reduction in the number of heterozygous individual plants is occurring because of non random mating, in relation to the expected heterozygotes if mating was random, and if the population was not subdivided, respectively

(Luna, 1999). Negative values indicate excess of heterozygotes, whereas positive values indicate excess of homozygotes. To determine whether  $F_{IS}$  and  $F_{IT}$  values were significantly different from zero, as expected in Hardy-Weinberg equilibrium, a  $\chi^2$  test was performed using the formula  $\chi^2 = F^2 N(k-1)$  with  $(k(k-1))/2$  degrees of freedom, where  $N$  is the sample size and  $k$  the number of loci analyzed (Li and Horvitz 1953).  $F_{ST}$  measures genetic differentiation among populations obtained from the correlation between two alleles randomly chosen from each population, and may have values between 0 (no differentiation) and 1. Significant differences of  $F_{ST}$  values observed with respect the expected values in the equilibrium were tested by estimating  $\chi^2 = 2NF_{ST}(k-1)$  with  $gl = [(k-1)(s-1)]$  degrees of freedom, where  $s$  is the number of subpopulations (Workman and Niswander 1970).

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

### **3. Results**

#### *3.1. Genetic diversity*

A total of 34 alleles were recorded for 10 polymorphic loci of the six enzymes analyzed. Appendix 1 summarizes the information of allele frequencies recorded. All loci were polymorphic in all populations and the average number of observed alleles per locus ( $A$ ) in all populations studied was 3.4 (Table 3). Average observed heterozygosity in wild population was

$H_o = 0.556$ , whereas it was slightly lower in managed in situ populations ( $H_o = 0.536$ ) and significantly higher in cultivated populations ( $H_o = 0.611$ ). Biased and unbiased expected heterozygosity had a similar pattern ( $H_{e(b)} = 0.580$  and  $H_e = 0.583$  in wild populations;  $H_{e(b)} = 0.574$  and  $H_e = 0.578$  in managed in situ populations;  $H_{e(b)} = 0.584$  and  $H_e = 0.588$  in cultivated populations).

Fixation indexes (Table 4) indicate that in 68 loci the observed number of heterozygotes was similar to the number expected according to the Hardy-Weinberg equilibrium. Three loci (GOT-2, PGI and MNR) from all populations and from the three types of management are in equilibrium. Significant differences were identified in 21 loci, in seven of them  $H_e$  being higher than  $H_o$  (in loci EST-2, EST-3 and ACPH-2), and in the 14 remaining  $H_o$  was higher than  $H_e$ , indicating an excess of heterozygotes, especially in the locus MDH in 7 populations, followed by the loci GOT-1 (in five populations), ACPH-1 (in one population), and EST-1 (in one population). Total inbreeding coefficients calculated from average heterozygosity per population were not significantly different to zero in any population.

### *3.2. Differentiation of populations*

Total genetic diversity averaged at species level was  $H_T = 0.592$ . It was higher in cultivated populations ( $H_T = 0.585$ ) than in the wild ( $H_T = 0.575$ ) and in situ managed populations ( $H_T = 0.574$ ). In cultivated populations the highest values of  $H_T$  were found in the loci PGI and EST-1 (0.791 and 0.661), whereas the lowest was recorded in locus ACPH-2 (0.320). The highest value in wild populations was recorded in locus PGI (0.814), and the lowest in ACPH-1 (0.342). In the managed in situ populations the highest value was recorded in locus PGI (0.807) and the lowest in ACPH-1 (0.401) (Table 5).

Wild populations had in average  $H_S=0.522$ , whereas managed *in situ* populations had  $H_S=0.523$  and cultivated populations  $H_S=0.526$ . The highest value in all populations was observed in locus PGI (0.760 in cultivated, 0.727 in wild, and 0.787 in managed *in situ* populations) and the lowest in locus ACPH-2 (0.315 in cultivated, 0.336 in wild, and 0.336 in managed *in situ* populations). Genetic differentiation between populations ( $D_{ST}$ ) was generally low, although slightly higher in the cultivated populations and lower in the managed *in situ* populations (Table 5).

The proportion of genetic diversity among populations ( $G_{ST}$ ) was 8.33% for wild populations, whereas 91.67% occurs within populations. In managed *in situ* populations 7.99% of variation occurs among populations and 92.01% within populations. Finally, in cultivated populations 9.04% of variation is distributed among populations and 90.96% within populations (Table 5).

$F_{ST}$  value for all populations was 0.064, whereas it was 0.046 in wild populations, 0.035 in managed *in situ* populations, and 0.044 in cultivated populations (Table 5), indicating that most of the genetic diversity occurs within populations and that wild populations are the most differentiated whereas the managed populations are the least differentiated.

Total estimations of  $F_{IS}$ ,  $F_{IT}$  and  $F_{ST}$  are significantly different from zero ( $P<0.05$ ) in six, six and nine loci respectively (Table 6).  $F_{IS}$  statistics show three negative values (excess of heterozygotes) and three positives (excess of homozygotes). Three  $F_{IT}$  values were negative and three were positive. The mean of  $F_{IS}$  and  $F_{IT}$  indicate significant differences from zero. Most  $F_{ST}$  values are significantly different from zero, except for locus MDH. Mean  $F_{ST}$  was significantly higher than zero (0.064), indicating that 6.4% of genetic variation is distributed among populations, and therefore most of the genetic variation occurs within populations (93.6%).  $F_{IS}$

values also differ significantly from zero ( $P < 0.001$ ), the mean value  $-0.023$  indicating an excess of heterozygotes.

The average gene flow for all populations was  $Nm_{(GST)} = 3.80$ , indicating a high gene flow (Table 4). Values of  $Nm_{(GST)}$  were higher in wild populations (13.510) than in managed in situ populations (7.390) and in these two population types higher than in cultivated populations (4.240). Trends in  $Nm_{(FST)}$  values were similar: in wild populations  $Nm_{(FST)} = 5.211$ , in managed in situ populations  $Nm_{(FST)} = 6.952$ , and in cultivated populations  $Nm_{(FST)} = 5.473$ .

### 3.3. Genetic distance

Cultivated populations C1 and C2 are the most similar populations among themselves (Fig. 1). A second group is constituted by wild populations W2 and W3 along with the managed populations M1 and M2. The cultivated and managed in situ populations from Coxcatlán (C3 and M3, respectively), and the wild population from Coatepec (W1) differ relatively among themselves and even more with the other groups mentioned. No correlation was found between genetic and geographic distances ( $r = 0.116$ ,  $p > 0.280$ ).

## 4. Discussion

### 4.1. Genetic variation of *Stenocereus pruinosus*

Parameters evaluating genetic diversity of *S. pruinosus* calculated in this study ( $A = 3.4$ ,  $H_o = 0.569$ ,  $H_e = 0.595$ ) are the highest reported using isozyme analysis among 15 species of columnar cacti studied (Table 7). Genetic diversity of *S. pruinosus* is markedly higher than that



reported for other species of the genus *Stenocereus*, including *S. stellatus*, a species coexisting with *S. pruinosus* in Central Mexico and managed in similar ways (Casas et al. 2006) (Table 7). It is also higher than genetic diversity reported for unmanaged species such as *S. gummosus*, *S. eruca*, and *S. thurberi* from the Sonoran Desert (Hamrick et al. 2002, Clark-Tapia and Molina-Freaner 2003, Clark-Tapia et al. 2005). Genetic diversity of *S. pruinosus* estimated in this study is only lower than that reported by Otero-Arnaiz et al. (2005) for the columnar cactus *Polaskia chichipe*, but that study was performed using microsatellite markers.

A reduction of genetic variation was in principle expected in managed *in situ* and cultivated populations with respect to wild populations, as commonly found in crop species compared with their wild relatives (Doebley 1992). This pattern has been observed in species such as *E. chiotilla* (Tinoco et al. 2005) and *P. chichipe* (Otero-Arnaiz et al. 2005, Lucio 2005) but for species such as *P. chende* (Ruíz-Durán 2007) and *S. stellatus* (Casas et al. 2006) a reduction of genetic variation in managed *in situ* and cultivated populations not only was not observed but a slight increase of it was detected (Table 8). In the case of *S. pruinosus* a slight decrease of genetic variation in managed *in situ* populations and a significant increase were detected in cultivated populations when compared with wild populations. As in the case of *S. stellatus*, lower levels of genetic variation in managed *in situ* populations with respect to wild populations could be explained because this management involves the removal of part of the original population and, commonly, the vegetative propagation of the preferred phenotypes. Similarly to observations made in *S. stellatus*, high levels of genetic variation in cultivated populations appear to be determined by the dynamic replacement of individual plants within plantations, including the introduction of vegetative materials from other villages and even regions. But genetic variation appears to be also favored by tolerance and care of seedlings and young plants established in home gardens from seeds dispersed by birds, bats and humans.

According to this pattern, intensity of the traditional management appears to favor genetic variation of these cacti species.

#### *4.2. Genetic differentiation of populations*

Parameters related to genetic structure of populations reported in Table 5 indicate that most of the genetic variation of *S. pruinosus* occurs within populations, and that this proportion is slightly higher in cultivated populations. This information suggests that efforts in conserving particular populations can be effective in maintaining a high percentage of the variation, especially in those populations containing higher variation such as populations wild W2, cultivated C1, and managed in situ M2, which had consistently higher expected heterozygosity (Table 3). It is notorious that in general cultivated and managed in situ populations are reservoirs of high genetic diversity, which implies that along with conservation of natural areas within and adjacent the biosphere reserve, in situ conservation of genetic diversity of *S. pruinosus* would be greatly benefited with programs of protection and enrichment of the traditional homegardens and agro-silvicultural systems of the area. In addition, it is also important to consider special measures to protect both individual plants and populations containing rare alleles. This is for instance the case of allele 3 of locus ACPH-2, the rarest of all alleles analyzed in this study and which is better represented in the wild population W3 from Coxcatlán. Other examples are the allele 4 of the locus EST-1, which is better represented in the cultivated population C2, the allele 2 of PGI in the managed in situ population M2, and the alleles 1 of MNR and 1 of the locus ACPH-1 in the cultivated population C1.

### 4.3. Gene flow

Values of all parameters estimating gene flow among populations are generally high [total  $Nm_{(GST)}=3.804$  and  $Nm_{(FST)}=3.659$ ]. The highest values of  $Nm_{(GST)}$  were documented occurring among wild (13.508) and managed in situ (7.385) populations, whereas the lowest values were estimated occurring among cultivated populations (4.224). The highest values of  $Nm_{(FST)}$  were documented occurring among managed in situ (6.952) and cultivated populations (5.457), whereas the lowest were documented among wild populations (5.211) but in all cases the lowest values were significantly higher than one. Such high gene flow may be explained in part because the bat *Leptonycteris curasoae* is among the main pollinators of *Stenocereus pruinosus* (Cortés-Díaz 1996), and it has been demonstrated to have high mobility, being able to fly nearly 100 km to forage nectar and pollen (Horner et al. 1988), whereas the longest distance separating the populations studied is nearly 31 km (Table 2). The low values of inbreeding ( $F_{IS}=-0.006$ ), the low differentiation of populations (total  $F_{IT} = 0.049$  and  $F_{ST} = 0.055$ ) and the high values of gene flow among all populations are all indicators of the high efficiency of bats to move pollen among the populations studied. But gene flow is also determined by seed dispersers, mainly birds and bats which are effective for long distance dispersion, as well as humans which are especially effective to disperse both seeds and vegetative propagules within managed areas. Commercialization of fruit in regional markets, as well as interchange of vegetative propagules among friends and relatives favors long distance dispersion of *S. pruinosus* by human means.

So high gene flow occurring among all populations explains why genetic variation within managed in situ and cultivated populations is as high as in wild populations. Also, this high gene flow explains why differentiation of populations is low even when artificial selection is operating actively favoring individual phenotypes producing better fruit. In other words, gene flow is

continually counteracting the effect of artificial selection on managed *in situ* and cultivated populations and for this reason the system is maintained within a state of incipient domestication or semi-domestication (Clement 1999; Pickersgill 2007). It is possible to predict that in the absence of artificial selection associated to human cultural change in relation to valuing this plant resource, differences between populations resulting from the process of domestications would be lost. Similarly, limitations to gene flow due to scarcity or absence of wild populations and/or scarcity or absence of pollinators and seed dispersers would determine higher differentiation among populations and probably a reduction of the genetic variation contained within homegardens and agro-silvicultural systems.

#### 4.4. Genetic distances

The phenogram of Figure 2 shows that the pairs of populations composed by the cultivated populations C1 and C2, the managed *in situ* M1 and M2, and the wild ones W2 and W3 are more similar among them. Such trend indicates that populations are genetically more similar among them in relation to management rather than in relation to the geographic distance, which is different to the trend found in other columnar cacti species managed in the region such as *Escontria chiotilla* (Tinoco et al. 2005), *Polaskia chichi*pe (Otero-Arnaiz et al. 2005), and *Stenocereus stellatus* (Casas et al. 2006), in which geographic distance was found to be more relevant than management type to explain genetic distance. Differences in this trend with *E. chiotilla* and *P. chichi*pe could be explained in part because these species are pollinated mainly by bees (Oaxaca Villa et al. 2006 and Otero-Arnaiz et al. 2003, respectively), and because these species are less intensely managed than *S. pruinosus*. But in the case of *S. stellatus*, species in which both pollinators and seed dispersers are similar to those of *S. pruinosus*, the main

difference is in management intensity, which is higher in *S. pruinosus*. It is possible that such difference explains why genetic distance is more influenced by management type. Nevertheless, it is also important to consider that values of genetic distance in all cases are generally low, as it would be expected in a species whose populations of domesticated and wild relatives coexist and interchange genes dynamically as it is the case of the system studied.

#### *4.5. Traditional management and conservation*

Population genetics patterns in relation to traditional management documented in this study are generally similar to those reported by Casas et al. (1999) for *S. stellatus*, who described the high efficacy of traditional management in the maintenance of genetic variation of that columnar cactus studied. When comparing the *Stenocereus* species among them and with other columnar cacti it appears that as long as management is more intense (from a perspective of traditional management), the capacity of maintaining genetic diversity in artificial systems increases. This is an atypical pattern since, as mentioned, it is more common to find lower genetic variation in domesticated artificial systems compared with populations of wild relatives (see for instance Doebley 1992). Certainly, traditional management of agricultural systems and domestication of plants is based on the interest of local people for favoring the best phenotypes of plants according to utilitarian purposes, and artificial selection is therefore practiced in this direction. But traditional artificial selection is directed to favor not one or few but multiple variants according to the pattern of multiple uses of resources and ecosystems traditionally practiced by Mesoamerican peoples (Toledo 2003). In this way, although artificial selection in a given moment causes a reduction of genetic diversity favoring particular variants, throughout time it is capable to accumulate within artificial systems similar or more genetic variation than in natural populations.

In the case of *S. stellatus*, for instance, Casas et al. (1997) documented that local people of the Tehuacán Valley use to favor variants producing fruits with spiny not red peel which are efficient to prevent frugivorous attack, but they also favor variants producing fruit less spiny which are easier to manipulate. Similarly, people may favor variants producing fruit with thick peel which are more resistant for storing and transportation, but also they use to favor variants producing fruit with thin peel which are easier to manipulate for direct consumption and to produce dry fruit. People may also favor variants producing fruit with sweet flavor which are better for consumption as fresh fruit, but they also may favor variants producing fruits with bittersweet flavor which are better to manufacture other edible products. Also, people may favor variants producing fruits with pulp of different colors simply because of their pleasure to appreciate them or because their flavors are different.

*Stenocereus pruinosus* is a species appreciated by people in the region, with high cultural and economic value that favors its management and the interest for conserving its diversity (Casas et al. 1999). The traditional systems are efficient in maintaining diversity just because of the cultural and economic value of the resources and, therefore, incentives for enhancing such value have great importance in designing strategies for conservation of genetic diversity of this and other species similarly managed and valued. Enhancing of traditional practices such as the interchange of seeds and vegetative propagation material from wild and other cultivated and/or managed *in situ* populations from other villages or regions have particular importance for the purposes of conserving genetic resources and developing domestication processes of *S. pruinosus* and other native plant species under processes of domestication. Losing this type of practices would cause decreasing of genetic variation. *S. pruinosus* forms part of traditional agricultural systems such as homegardens and agro-silvicultural systems whose future maintenance have important risks. For instance, Casas et al. (2006) and Farfán-Heredia (2006) have documented

that the agro-silvicultural systems of the region have been progressively abandoned and substituted by agricultural systems that eliminate the vegetation cover. Similarly, Carmona and Casas (2005) and Blancas (2007) documented that cultivation of *Polaskia chichipe* and that use and cultivation of *Myrtillocactus schenckii*, respectively have been losing gradually in the Tehuacán Valley. Consequently, the permanence of these systems and their cultural and economic motive, along with preservation of natural vegetation, are crucial for conserving genetic resources of this and other species and to maintain ongoing the process of their domestication.

### **Acknowledgements**

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

### **References**

- Arellano, E., Casas, A., 2003. Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 50, 439-453.
- Arias, S., Gama, S., Guzmán, L., 1997. Flora de Valle de Tehuacán. Fascículo 14. Cactaceae A. L. Juss. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Arias-Cóyotl, E., Stoner, K., Casas, A., 2006. Effectiveness of bats as pollinators of *Stenocereus*

*stellatus* (Cactaceae) in wild, managed in situ, and cultivated populations in La Mixteca Baja, central Mexico. *American Journal of Botany* 93, 1675-1683.

Blancas, J., 2007 Manejo tradicional y variación morfológica de *Myrtillocactus schenckii* (JA Purpus) Britton & Rose en el Valle de Tehuacán, Puebla. México. MSc. Dissertation. Universidad Nacional Autónoma de México.

Bravo-Hollis, H., 1978. Las Cáceas de México. Vol.1 Universidad Nacional Autónoma de México.

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

Casas, A., Pickersgill, B., Caballero, J., Valiente-Banuet, A. 1997. Ethnobotany and domestication in Xoconochtlí, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, México. *Economic Botany* 51, 279-292.

Casas, A., Caballero, J., Valiente-Banuet, A., Soriano, J.A., Dávila, P., 1999. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86, 522-533.

Casas, A., Valiente-Banuet, A., Rojas-Martínez, A., Dávila, P., 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86, 534-542.

Casas, A., Valiente-Banuet, A., Viveros, J.L., Caballero, J., Cortés, L., Dávila, P., Lira, R., Rodríguez, I. 2001. Plant resources of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Economic Botany* 55, 129-166.

Casas, A., Barbera, G., 2002. Mesoamerican domestication and diffusion of cacti. In: Nobel PS (ed.), *Cacti: Biology and uses*. University of California Press, Los Angeles, CA, pp.



143-162.

- Casas, A., Cruse, J., Morales, E., Otero-Arnaiz, A., Valiente-Banuet, A., 2006. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15, 879-898.
- Casas, A., Otero-Arnaiz, A., Pérez-Negrón, E., Valiente-Banuet, A., 2007. *In situ* management and domestication of plants in Mesoamerica. *Annals of Botany* 100, 1101-1115.
- Clark-Tapia, R., Molina-Freaner, F., 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran desert. *Heredity* 90, 443-450.
- Clark-Tapia, R., Alfonso-Corrado, C., Eguiarte, L., Molina-Freaner, F., 2005. Clonal diversity and distribution in *Stenocereus eruca* (cactaceae), a narrow endemic Cactus of the Sonoran Desert. *American Journal of Botany* 92, 272-278.
- Clement, C.R., 1999. 1492 and the loss of Amazonian crop genetic resources I. The relation between domestication and human population decline. *Economic Botany* 53, 185-202.
- Colunga-García Marín, P., Zizumbo-Villarreal, D. 2007. Tequila and other *Agave* spirits from west-central Mexico: current germplasm diversity, conservation and origin. *Biodiversity and Conservation* 16, 1653-1667.
- Cortés-Díaz, V., 1996. Biología de la polinización de *Stenocereus pruinosus* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. BSc. Dissertation. Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Cruz M., Casas, A., 2002. Reproductive biology and morphological variation of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 51, 561-576.
- Darwin, C., 1859. *The origins of species by means in natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.

- Dávila, P., Villaseñor, J.L., Medina R., Ramírez, A., Salinas, A., Sánchez-Ken, J., Tenorio, P., 1993. Listado Florístico del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Listados florísticos VIII. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Doebley, J., 1992. Molecular systematics and crop evolution. In: Soltis, P.S., Soltis D., Doyle, J.J. (Ed.), Molecular Systematics of plants. Chapman and Hall, London, pp 202-222.
- Farfán-Heredia, B., 2006. Efecto del manejo silvícola en la estructura y dinámica poblacional de *Polaskia chichi* Beckeberg en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. MSc Dissertation. Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán.
- Flannery, K.V. (Ed.), 1986. Guilá Naquitz. Academy Press. New York. USA.
- Fleming, T.H., Maurice, S., Hamrick, J.L. 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evolutionary Ecology* 12, 279-89.
- González-Insuasti, M.S., Caballero, J. 2007. Managing Plant Resources: How intensive can it be? *Human Ecology* 35, 303-314.
- Hamrick, J.L., Nason, J., Fleming, T. Nassar, J. 2002. Genetic Diversity in Columnar cacti. In: Fleming T and Valiente-Banuet A. (eds) Columnar cacti and their mutualists. *Evolution, Ecology and conservation*. The University of Arizona Press. USA, pp122-133.
- Harlan, J.R., 1975. Crops and man. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, USA.
- Hawkes, J.G., 1983. The diversity of crop plants. Harvard University Press. London.
- Horner, M.A., Fleming, T.H., Sahley, C.T. 1998. Foraging behavior and energetics of a nectar feeding bat *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera; Phyllostomidae). *Journal of Zoology* 244, 575–586.
- Li, C.C., Horvitz, D.G., 1953. Some methods of estimating inbreeding coefficient. *Am J of Human Genetics* 5, 107-117.

- Lucio, J., 2005. Patrones de diversidad genética y proceso de domesticación de *Polaskia chichipe* (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán, Puebla. Bsc Dissertation. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México.
- Luna, R., 1999. Demografía y genética poblacional de *Chamaedora elatior* en la Selva de los Tuxtlas, Veracruz. Bsc Dissertation. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- MacNeish, R.S., 1967. A summary of the subsistence. In: Byers D.S. (ed.), The Prehistory of the Tehuacán Valley. Volume One: Environment and Subsistence. University of Texas Press, Austin TX, pp 290–331.
- Miller, M.P., 1997. AMOVA-PREP: A program for the preparation of input files for use with WINAMOVA. Department of Biological Sciences, Northern Arizona University, Flagstaff, Arizona.
- Mitton, J.B., Linhart, Y.B., Sturgeon, K.B., Hamrick, J.L., 1979. Allozyme polymorphisms detected in mature needle tissue of ponderosa pine. *The Journal of Heredity* 70, 86-89.
- Murawski, D.A., Fleming, T.H., Ritland, K., Hamrick, J.L. (1994) Mating system of *Pachycereus pringlei*: an autotetraploid cactus. *Heredity* 72, 86-94.
- Nassar, J., Hamrick, J., Fleming, T., 2003. Population genetic structure of Venezuelan chiropterophilous columnar cacti (Cactaceae). *American Journal of Botany* 90, 1628-1637.
- Nei, M., 1972. Genetic distance between populations. *The American Naturalist* 106, 283-292.
- Nei, M., 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89, 583-590.
- Oaxaca-Villa, B., Casas, A., Valiente-Banuet, A., 2006. Reproductive biology in wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacan

- Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53, 277–287.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Hamrick, J.L., Cruse-Sanders, J., 2005. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Molecular Ecology* 14, 1603–1611.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Hamrick, J.L., 2005. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe* an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* 14, 4313-4322.
- Parker, K.C., Hamrick, J.L., 1992. Genetic diversity and clonal structure in a columnar cactus, *Lophocereus schottii*. *American Journal of Botany* 79, 86-96.
- Pérez-Negrón, E., Casas, A. 2007. Use, extraction rates and spatial availability of plant resources in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico: The case of Santiago Quiotepec, Oaxaca. *Journal of Arid Environments* 70, 356-379.
- Pickersgill, B. 2007. Domestication of plants in the Americas: Insights from Mendelian and molecular genetics. *Annals of Botany* 100, 925-940.
- Ruíz-Durán, M.E., 2006. Patrones de diversidad genética y proceso de domesticación de *Polaskia chende* (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán. Bsc Dissertation Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- Sahley, C., 1996. Bat and hummingbird pollination of an autotetraploid columnar cactus, *Weberbauerocereus weberbaueri* (Cactaceae). *American Journal of Botany* 79, 86-96.
- Stuber, C.W., Wendel, J.M., Goodman, M.M. 1988. Techniques and scoring procedures for starch gel electrophoresis of enzymes from maize (*Zea mays*). Technical Bulletin 286. North Carolina State University, USA.
- Tinoco, A., Casas, A., Luna, R., Oyama, K., 2005. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural managed populations in the Tehuacán Valley, Central México.

- Genetic Resources and Crop Evolution 52, 525-538.
- Toledo, V.M., Ortiz-Espejel, B., Cortés, L., Moguel, P., Ordoñez, M.J., 2002. The Multiple Use of Tropical Forests by Indigenous Peoples in Mexico: a Case of Adaptive Management. Conservation Ecology 7, 9.
- Valiente-Banuet, A., Arizmendi, M.C., Rojas-Martinez, A., Domínguez-Canseco, L., 1996. Ecological Relationships between Columnar Cacti and Nectar-Feeding Bats in México. Journal of Tropical Ecology 12, 103-119.
- Valiente-Banuet, A., Casas, A., Alcántara, A., Dávila, P., Flores-Hernández, N., Arizmendi, M.D., Villaseñor, J.L., Ortega, J., 2000. Vegetación del Valle de Tehuacán. Boletín de la Sociedad Botánica de México 67, 25-74.
- Vavilov, N.I., 1951. The Origen, variation, immunity and breeding of cultivated plants. Chronica Botanica 13, 1 -366.
- Workman, P., Niswander, J., 1970. Populations studies on southwestern Indians tribes. Local genetic differentiation in the pápago. American Journal of Human Genetics 22, 24-49.
- Wright, S., 1951. The genetical structure of populations. Annals of Eugenics 15, 322-354.
- Wright, S., 1978. Evolution and genetics of populations. Volume 4: Variability within and among natural populations. University of Chicago Press, USA.
- Yeh, F.C., O' Malley, D. 1980. Enzyme variations in natural populations of Douglas fir, *Pseudotsuga menziesii* (Mub). Franco, from British Columbia. 1. Genetic variation patterns in coastal populations. Silvae Genetica 29, 38-92.

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

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

Table 2. Geographic distances (km) between populations of *Stenocereus pruinosus* studied

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

Table 3. Parameters of genetic diversity in wild, managed *in situ* and cultivated populations of *Stenocereus pruinosus*. N = Sample size; A = average number of alleles per locus; P = percentage of polymorphic loci; Ho = average observed heterozygosity (direct counting); He<sub>(b)</sub> = average biased heterozygosity; He = average unbiased heterozygosity

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



Table 4. Fixation indexes (F) per polymorphic locus in wild (W), managed in situ (M), and cultivated (C) populations of *S. pruinosis*. Significant deviations with respect the expected values are indicated by asterisks. \*P < 0.05, \*\*P < 0.01, \*\*\*P < 0.001

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

Tabla 5. Parameters of genetic structure of wild, managed in situ and cultivated populations of *Stenocereus pruinosus* of the Tehuacán Valley.  $H_T$  = total genetic diversity,  $H_S$  = genetic variation within populations,  $D_{ST}$  = genetic variation among populations,  $G_{ST}$  = genetic differentiation coefficient,  $F_{ST}$  = Wright's statistic of genetic differentiation of populations,  $Nm_{(G_{ST})}$  and  $Nm_{(F_{ST})}$  = parameters estimating gene flow among populations

Population		Locus										
Parameter group		GOT-1	GOT-2	ACPH-1	ACPH-2	MDH	EST-1	EST-2	EST-3	PGI	MNR	Average
$H_S$	Wild	0.478	0.456	0.336	0.390	0.602	0.681	0.583	0.624	0.727	0.341	0.522
	Managed	0.473	0.589	0.400	0.443	0.599	0.468	0.544	0.575	0.787	0.356	0.523
	Cultivated	0.477	0.529	0.466	0.315	0.606	0.604	0.562	0.593	0.767	0.338	0.526
	Total	0.476	0.525	0.401	0.382	0.602	0.585	0.563	0.597	0.760	0.648	0.554
$D_{ST}$	Wild	0.012	0.039	0.005	0.005	0.001	0.013	0.030	0.037	0.087	0.302	0.053
	Managed	0.026	0.020	0.001	0.051	0.017	0.016	0.015	0.005	0.020	0.341	0.051
	Cultivated	0.003	0.024	0.016	0.005	0.016	0.056	0.087	0.017	0.024	0.339	0.059
	Total	0.024	0.033	0.012	0.030	0.012	0.057	0.057	0.041	0.062	0.052	0.038
$H_T$	Wild	0.490	0.495	0.342	0.395	0.603	0.694	0.613	0.661	0.814	0.643	0.575
	Managed	0.499	0.609	0.401	0.494	0.615	0.484	0.558	0.579	0.807	0.697	0.574

	Cultivated	0.480	0.554	0.482	0.320	0.622	0.661	0.649	0.610	0.791	0.677	0.585
	Total	0.500	0.558	0.413	0.412	0.614	0.642	0.620	0.639	0.822	0.700	0.592
$G_{ST}$	Wild	0.025	0.078	0.016	0.013	0.001	0.019	0.049	0.056	0.107	0.470	0.083
	Managed	0.052	0.033	0.003	0.103	0.027	0.032	0.026	0.008	0.025	0.489	0.080
	Cultivated	0.007	0.044	0.034	0.016	0.026	0.085	0.134	0.028	0.030	0.501	0.090
	Total	0.049	0.059	0.029	0.073	0.019	0.089	0.092	0.065	0.075	0.075	0.062
$Nm_{(GST)}$	Wild	4.433	1.311	6.899	8.409	103.156	5.781	2.164	1.865	0.929	0.125	13.508
	Managed	2.023	3.268	37.390	0.964	3.969	3.321	4.158	14.292	4.346	0.116	7.385
	Cultivated	16.438	2.412	3.153	6.674	4.243	1.195	0.720	3.912	3.579	0.111	4.244
	Total	3.859	3.140	6.560	2.520	10.243	2.016	1.956	2.858	2.436	2.452	3.804
$F_{ST}$	Wild	0.025	0.069	0.016	0.013	0.001	0.019	0.049	0.056	0.107	0.059	0.046
	Managed	0.052	0.033	0.003	0.103	0.027	0.032	0.026	0.008	0.025	0.041	0.035
	Cultivated	0.007	0.044	0.034	0.016	0.026	0.085	0.134	0.028	0.030	0.010	0.044
	Total	0.049	0.056	0.029	0.073	0.019	0.089	0.092	0.065	0.075	0.075	0.064
$Nm_{(FST)}$	Wild	9.970	3.393	15.518	18.920	231.805	13.007	4.868	4.196	2.091	3.990	5.211
	Managed	4.554	7.354	84.117	2.169	8.934	7.472	9.358	32.152	9.772	5.802	6.952

Cultivated	37.003	5.427	7.091	15.017	9.549	2.687	1.621	8.801	8.055	23.725	5.457
Total	4.884	4.230	8.302	3.187	12.965	2.551	2.475	3.616	3.083	3.103	3.659

---

Table 6. Wright's  $F$  statistics for polymorphic loci in wild, managed *in situ*, and cultivated groups of populations of *Stenocereus pruinosus* in the Tehuacán Valley. \* $P < 0.05$ , \*\* $P < 0.01$ , \*\*\* $P < 0.001$

Locus	Wild			Managed			Cultivated			Total		
	$F_{IS}$	$F_{IT}$	$F_{ST}$	$F_{IS}$	$F_{IT}$	$F_{ST}$	$F_{IS}$	$F_{IT}$	$F_{ST}$	$F_{IS}$	$F_{IT}$	$F_{ST}$
GOT-1	-0.373	-0.339	0.025	-0.268	-0.202	0.052	-0.490	-0.480	0.007	-0.365***	-0.305***	0.044**
GOT-2	-0.063	0.010	0.069	-0.166	-0.127	0.033	-0.050	-0.004	0.044	-0.080	-0.029	0.047***
ACPH-1	-0.207	-0.188	0.016	-0.235	-0.231	0.003	-0.360	-0.314	0.034	-0.259***	-0.233***	0.021
ACPH-2	-0.064	-0.050	0.013	0.255	0.332	0.103	0.012	0.029	0.016	0.103	0.162**	0.066***
MDH	-0.549	-0.547	0.001	-0.612	-0.569	0.027	-0.632	-0.590	0.026	-0.586***	-0.563***	0.014
EST-1	0.122	0.139	0.019	-0.061	-0.026	0.032	-0.037	0.052	0.085	0.040	0.120	0.083***
EST-2	0.304	0.338	0.049	0.293	0.311	0.026	0.385	0.467	0.134	0.348***	0.399***	0.078***
EST-3	0.343	0.380	0.056	0.421	0.426	0.008	0.115	0.140	0.028	0.304***	0.335***	0.046***
PGI	0.190	0.277	0.107	0.354	0.370	0.025	0.104	0.131	0.030	0.233***	0.283***	0.065***
MNR	-0.018	0.042	0.059	0.126	0.162	0.041	-0.086	-0.075	0.010	0.020	0.084	0.065***
Average	-0.006	0.040	0.046	0.031	0.064	0.035	-0.093	-0.046	0.044	-0.006	0.049	0.055***

Table 7. Genetic diversity of columnar cacti species estimated through isozyme analysis

Specie	A	Ho	He	Management type	Reference
<i>Carnegiea gigantea</i>	2.20	0.110	0.116	Wild	Hamrick et al. (2002)
<i>Cereus repandus</i>	2.44	0.179	0.205	Wild	Nassar et al. (2003)
<i>Escontria chiotilla</i>	1.50	0.065	0.122	Wild, management in situ	Tinoco et al. (2005)
<i>Lophocereus schottii</i>	2.33	0.142	0.144	Wild	Parker and Hamrick (1992);
<i>Pachycereus pringlei</i>	2.50	*	0.200	Wild	Fleming et al. (1998)
<i>Pilosocereus lanuginosus</i>	2.69	*	0.253	Wild	Nassar et al. (2003)
<i>Polaskia chende</i>	3.40	0.421	0.542	Wild, management <i>in situ</i>	Ruíz-Duran (2006)
<i>Polaskia chichipe</i>	2.82	0.390	0.458	Wild, management <i>in situ</i> , cultivation	Lucio(2005)
<i>Stenocereus eruca</i>	1.48	0.040	0.158	Wild	Clark-Tapia et al. (2005)
<i>Stenocereus griseus</i>	2.36	0.145	0.161	Wild, cultivation	Nassar et al. (2003)
<i>Stenocereus gummosus</i>	2.00	0.103	0.261	Wild	Clark-Tapia and Molina-Freaner (2003)
<i>Stenocereus pruinosus</i>	3.40	0.569	0.595	Wild, management <i>in situ</i> , cultivation	This study
<i>Stenocereus thurberi</i>	2.36	0.157	0.169	Wild	Hamrick et al. (2002)
<i>Stenocereus stellatus</i>	2.35	-	0.264	Wild, management <i>in situ</i> , cultivation	Casas et al. (1996)
<i>Weberbauerocereus</i>					
<i>weberbaueri</i>	2.88	*	0.257	Wild	Sahley (1996)

Table 8. Mean  $\pm$  s. e. He in wild, managed in situ and cultivated populations of columnar cacti of the Tehuacán Valley. In all cases at least 30 individual plants per population and three populations per management type were analyzed. <sup>1</sup>Tinoco et al. (2005), <sup>2</sup>Lucio (2005), <sup>3</sup>Ruíz-Durán (2007), <sup>4</sup>Casas et al. (2006)

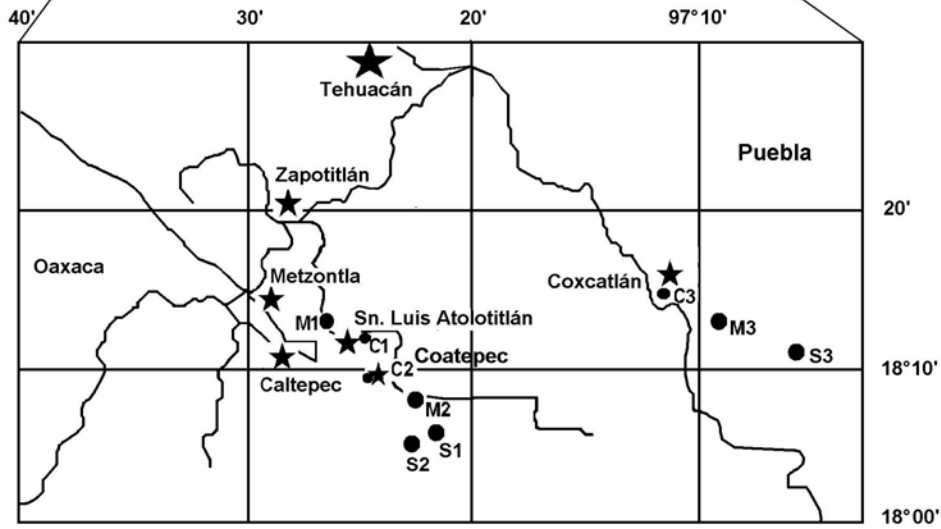
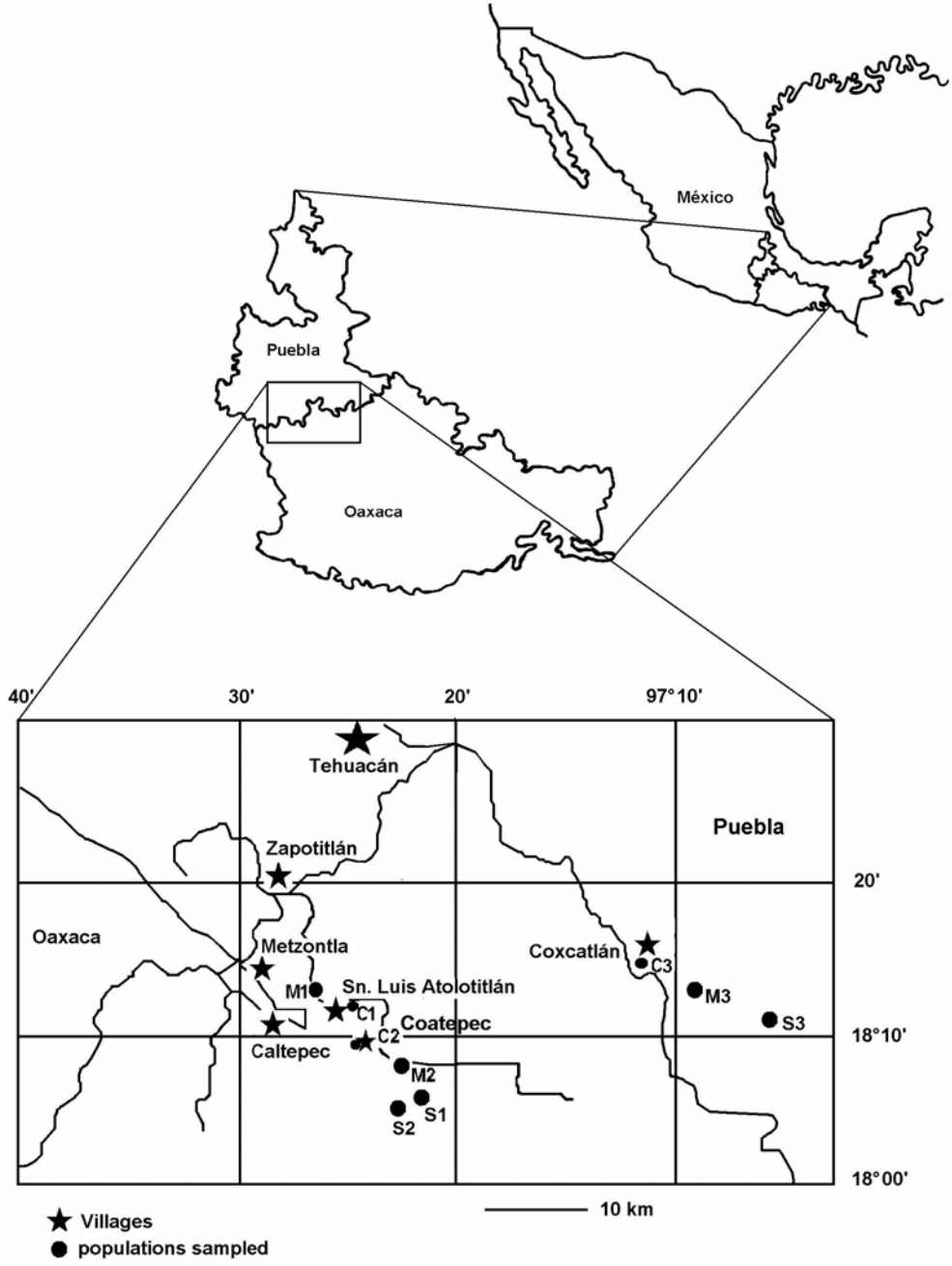
Species	No loci	Management type		
		Wild	Managed in situ	Cultivated
<i>Escontria chiotilla</i> <sup>1</sup>	13	0.134 $\pm$ 0.007	0.110 $\pm$ 0.004	-
<i>Polaskia chichipe</i> <sup>2</sup>	15	0.431 $\pm$ 0.043	0.368 $\pm$ 0.046	0.369 $\pm$ 0.048
<i>Polaskia chende</i> <sup>3</sup>	15	0.4814 $\pm$ 0.014	0.516 $\pm$ 0.044	-
<i>Stenocereus stellatus</i> <sup>4</sup>	16	0.253 $\pm$ 0.016	0.270 $\pm$ 0.006	0.289 $\pm$ 0.015
<i>Stenocereus pruinosus</i>	10	0.583 $\pm$ 0.009	0.578 $\pm$ 0.006	0.588 $\pm$ 0.016

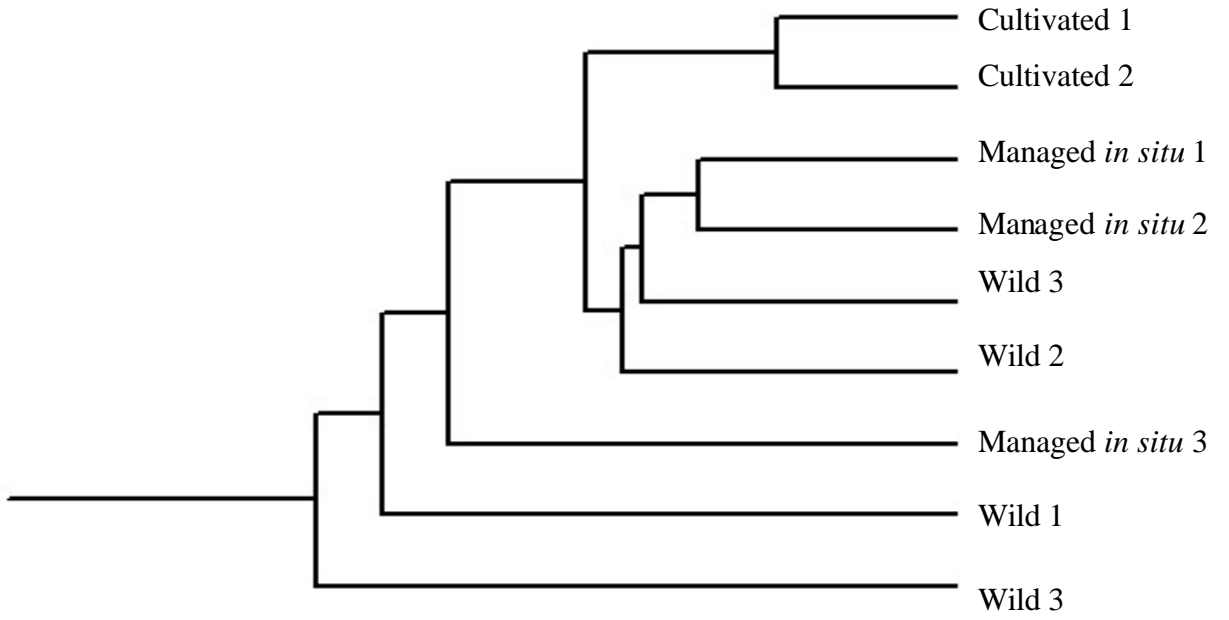
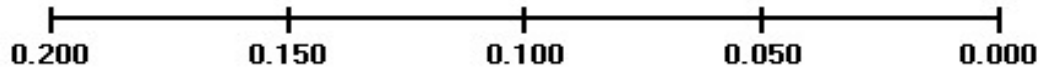
### **Figure captions**

Fig. 1. Localization of the Tehuacán Valley in the status of Puebla and Oaxaca in Central Mexico and the studied populations of *Stenocereus pruinosus*. W=wild populations, M=managed in situ populations, C=cultivated populations.

Fig. 2. Phenogram of genetic distances (based on Nei 1972) between wild, managed in situ and cultivated populations of *Stenocereus pruinosus* of the Tehuacán Valley, México.







**Appendix 1.** Allele frequencies for the 10 loci analyzed in wild (W), managed in situ (M) and cultivated (C) populations of *Stenocereus pruinosus* in the de Tehuacán Valley, Mexico

Locus	Allele	Population								
		W1	W2	W3	M1	M2	M3	C1	C2	C3
Got-1	1	0.400	0.350	0.533	0.569	0.542	0.315	0.650	0.600	0.552
	2	0.600	0.650	0.467	0.431	0.458	0.685	0.350	0.400	0.448
Got-2	1	0.200	0.008	0.067	0.067	0.271	0.155	0.133	0.283	0.083
	2	0.667	0.450	0.717	0.650	0.396	0.466	0.700	0.583	0.533
	3	0.133	0.467	0.217	0.283	0.333	0.379	0.167	0.133	0.383
Acph-1	1	0.083	0.052	0.067	0.083	0.109	0.103	0.317	0.067	0.150
	2	0.850	0.741	0.800	0.783	0.717	0.759	0.617	0.750	0.683
	3	0.067	0.207	0.133	0.133	0.174	0.138	0.067	0.183	0.167
Acph-2	1	0.207	0.100	0.115	0.155	0.167	0.500	0.083	0.140	0.117
	2	0.690	0.817	0.769	0.741	0.786	0.431	0.833	0.740	0.867
	3	0.103	0.083	0.115	0.103	0.047	0.069	0.083	0.120	0.017
Mdh	1	0.267	0.283	0.276	0.133	0.354	0.286	0.367	0.267	0.150
	2	0.217	0.167	0.190	0.350	0.146	0.179	0.133	0.217	0.350
	3	0.517	0.550	0.535	0.517	0.500	0.536	0.500	0.517	0.500
Est-1	1	0.214	0.093	0.183	0.167	0.083	0.035	0.383	0.150	0.121
	2	0.321	0.389	0.433	0.717	0.604	0.759	0.317	0.433	0.759
	3	0.304	0.463	0.283	0.033	0.250	0.172	0.150	0.217	0.069
	4	0.161	0.056	0.100	0.083	0.063	0.035	0.150	0.200	0.052

Locus	Allele	Population								
		W1	W2	W3	M1	M2	M3	C1	C2	C3
Est-2	1	0.140	0.400	0.104	0.261	0.167	0.250	0.182	0.273	0.220
	2	0.620	0.400	0.542	0.544	0.738	0.521	0.523	0.568	0.120
	3	0.240	0.200	0.354	0.196	0.095	0.229	0.296	0.159	0.660
Est-3	1	0.341	0.483	0.250	0.411	0.500	0.500	0.259	0.308	0.074
	2	0.227	0.367	0.517	0.464	0.386	0.460	0.483	0.519	0.574
	3	0.432	0.150	0.233	0.125	0.114	0.040	0.258	0.173	0.352
Pgi	1	0.417	0.183	0.100	0.083	0.104	0.069	0.083	0.167	0.241
	2	0.033	0.167	0.083	0.067	0.188	0.121	0.133	0.083	0.086
	3	0.350	0.033	0.033	0.283	0.167	0.311	0.067	0.150	0.241
	4	0.117	0.167	0.033	0.250	0.104	0.293	0.317	0.300	0.086
	5	0.067	0.217	0.300	0.200	0.333	0.138	0.367	0.283	0.259
	6	0.017	0.233	0.450	0.117	0.104	0.069	0.033	0.017	0.086
Mnr	1	0.135	0.093	0.089	0.039	0.087	0.115	0.204	0.125	0.067
	2	0.115	0.185	0.232	0.289	0.261	0.096	0.093	0.125	0.233
	3	0.731	0.426	0.429	0.500	0.326	0.327	0.241	0.268	0.233
	4	0.019	0.296	0.250	0.173	0.326	0.462	0.463	0.482	0.467

### III. DISCUSION GENERAL

#### *Variación genética de Stenocereus pruinosus*

Los parámetros analizados en este estudio sobre diversidad genética de *S. pruinosus* (en promedio para todas las poblaciones  $A=3.4$ ,  $H_o=0.569$ ,  $H_e=0.595$ ) son los más altos reportados, utilizando isoenzimas, de entre 15 especies de cactáceas columnares estudiadas (Tabla 7). La diversidad genética de *S. pruinosus* es marcadamente más alta que la reportada para otras especies de *Stenocereus*, incluyendo *S. stellatus*, una especie que coexiste con *S. pruinosus* en la región Central de México y que es manejada de forma similar (Casas *et al.*, 2006) (Tabla 7). Así mismo, es de hacerse notar que el valor de diversidad genética es más alto que el reportado para las especie no manejadas como *S. gummosus*, *S. eruca*, y *S. thurberi* que se distribuyen en el desierto sonorense (Hamrick *et al.*, 2002, Clark-Tapia y Molina-Freaner 2003, Clark-Tapia *et al.*, 2005). La estimación de la diversidad genética de *S. pruinosus* únicamente es menor a lo reportado por Otero-Arnaiz *et al.*, (2005) para la cactácea columnar *Polaskia chichipe*, pero ese trabajo se realizó utilizando microsátélites como marcadores, los cuales tienen la capacidad de detectar mayor variabilidad genética

Inicialmente se esperaba detectar una reducción de la variación genética en poblaciones manejadas *in situ* y cultivadas con respecto a las silvestres, como se encuentra comúnmente en especies cultivadas y comparadas con sus parientes silvestres (Doebley 1992). Tal patrón ha sido observado en especies de cactáceas columnares como *E. chiotilla* (Tinoco *et al.*, 2005) y *P. chichipe* (Otero-Arnaiz *et al.*, 2005, Lucio, 2005), pero para especies como *P. chende* (Ruíz-Durán, 2007) y *S. stellatus* (Casas *et al.*, 2006) no sólo no se observó una reducción en la variabilidad genética en poblaciones manejadas *in situ* y cultivadas, si no que incluso se observó

un ligero incremento en esta (Tabla 8). En el caso de *S. pruinosus* se observó una ligera disminución en la diversidad genética en poblaciones manejadas *in situ* y un incremento significativo en las poblaciones cultivadas, en comparación con las silvestres. Como se planteó para el caso de *S. stellatus*, los bajos niveles de variación genética en poblaciones manejadas *in situ* con respecto a las silvestres puede ser explicado por el tipo de manipulación, el cual involucra comúnmente la remoción de una parte de la vegetación original, así como la propagación vegetativa de aquellos fenotipos preferidos por los pobladores. Igualmente, como se observó para el caso de *S. stellatus*, los altos niveles de variabilidad genética en poblaciones cultivadas podrían estar determinados por la dinámica de recambio de individuos de la especie dentro de las plantaciones, incluyendo la introducción de material vegetativo de otras comunidades o incluso de otras regiones. Más aún, la diversidad genética parecería estar favorecida por la tolerancia y cuidado de plántulas e individuos juveniles que se establecen en los huertos familiares, a partir de semillas que pueden ser dispersadas por aves, murciélagos o incluso humanos. De acuerdo con este patrón, la intensidad de manejo tradicional parece estar favoreciendo la variabilidad genética de esta especie de cactus.

#### *Diferenciación genética de poblaciones.*

Los parámetros de estructura genética reportados en la Tabla 5 indican que la mayor parte de la variabilidad genética de *S. pruinosus* se encuentra distribuida dentro de las poblaciones, y que existe una proporción ligeramente mayor en las poblaciones cultivadas. Esto sugiere que los esfuerzos en conservar poblaciones particulares puede ser bastante efectivo en el mantenimiento de un alto porcentaje de la variación total, especialmente si se toma en cuenta a aquellas poblaciones que poseen los valores más altos de variabilidad, tales como la silvestre S2, la

cultivada C1, y la manejada *in situ* M2, las cuales tienen consistentemente los valores más altos de heterocigosidad. (Tabla 3). Es claro que en general las poblaciones manejadas *in situ* y las cultivadas, son reservorios de gran diversidad genética. Ello implica que junto con la conservación de áreas naturales tanto dentro como en zonas adyacentes a la Reserva de Biosfera, la conservación *in situ* de la diversidad genética de *S. pruinosus* se podría beneficiar mucho más si se generan en la región, programas de protección y enriquecimiento de huertos tradicionales y sistemas agrosilvícolas. Así mismo, sería importante tomar medidas especiales para proteger tanto a los individuos como a poblaciones enteras que contengan alelos extraños. Por ejemplo, está el caso del alelo 3 del locus ACPH-2, el alelo más raro analizado en este estudio y que está mejor representado en la población silvestre S3 de Coxcatlán. Otros ejemplos son el alelo 4 del locus EST-1, que está mejor representado en la población cultivada C2; el alelo 2 de PGI de la población manejada M2, y los alelos 1 de MNR y el 1 de ACPH1 que se encuentran en la población C1

### *Flujo génico*

Los valores estimados de flujo génico entre poblaciones son en general bastante altos [en total  $Nm_{(GST)}=3.804$  y  $Nm_{(FST)}=3.659$ ]. El valor más alto de  $Nm_{(GST)}$  fue registrado entre poblaciones silvestres (13.508) y manejadas *in situ* (7.385), mientras que el valor más bajo se observó entre poblaciones cultivadas (4.224). El valor más alto de  $Nm_{(FST)}$  se registró entre poblaciones manejadas *in situ* (6.952) y cultivadas (5.457), mientras que el más bajo se registró entre poblaciones silvestres (5.211) pero en todos los casos el valor más bajo siempre fue mucho mayor que uno, lo que indica que se están llevando a cabo procesos muy intensos de flujo génico. Esto podría ser explicado en parte por el hecho de que el principal polinizador de esta

*Stenocereus pruinosus* es un murciélago *Leptonycteris curasoae* (Cortés-Díaz 1996), el cual ha sido estudiado y se ha demostrado que tiene un amplio rango de movilidad, siendo capaz de viajar hasta 100 Km por noche para forrajear néctar y polen (Horner et al. 1988). Tomando en cuenta que la distancia más larga entre dos poblaciones evaluadas en este estudio es de alrededor de 31 Km, (Tabla 2), es factible pensar que son distancias fácilmente recorridas por estos mamíferos. Los valores bajos de endogamia ( $F_{IS} = -0.006$ ), la baja diferenciación que existe entre poblaciones ( $F_{IT} = 0.049$  y  $F_{ST} = 0.055$  total) y los valores altos de flujo génico entre todas las poblaciones, son todos indicadores de la gran eficiencia de estos murciélagos en el transporte de polen entre las poblaciones estudiadas. Por otro lado cabe mencionar que el flujo génico también está determinado por los dispersores de semillas, que son en su mayoría aves y murciélagos que también son altamente efectivos por sus amplias distancias de dispersión, así como los humanos que son especialmente efectivos en la dispersión tanto de semillas como de propágulos vegetativos dentro de áreas manejadas. La comercialización de los frutos a nivel regional, así como el intercambio de propágulos vegetativos entre amigos o familiares, incrementa las probabilidades de ampliar la dispersión y por lo tanto la distribución de la especie en la región debido a los requerimientos de los pobladores.

Debido a esto, los valores tan altos de flujo génico que se documentó entre todas las poblaciones, explicaría porque existe una mayor variabilidad genética dentro de poblaciones manejadas *in situ* y cultivadas. El flujo génico también explicaría por qué la diferenciación entre poblaciones es tan baja aún cuando los procesos de selección artificial se están llevando a cabo intensamente en la región, favoreciendo fenotipos en individuos particulares, como por ejemplo la mayor producción de frutos. En otras palabras, el flujo génico estaría continuamente contrarrestando los efectos de la selección artificial en poblaciones manejadas *in situ* y cultivadas, y por esta razón el sistema se encuentra en un estado de domesticación incipiente o de



semi-domesticación (Clement, 1999; Pickersgill, 2007). Es posible predecir que si los pobladores locales dejan de practicar la selección artificial, como parte de cambios culturales en relación con el valor de uso de esta planta, las diferencias analizadas, aunque ligeras, entre poblaciones, como resultado de procesos de domesticación, podrían desaparecer. De manera similar, si surgieran limitantes al flujo génico debido a pérdida de poblaciones silvestres, o a la disminución de poblaciones de polinizadores como dispersores de semillas, se esperaría una alta diferenciación entre poblaciones y probablemente también una reducción en la variabilidad genética contenida en los huertos familiares y en los sistemas agrosilvícolas.

#### *Distancias genéticas*

.  
El fenograma de la Figura 2 muestra que los pares de poblaciones más parecidas entre sí son los compuestos por las poblaciones C1 y C2, la manejada M1 y M2 y las silvestres S2 y S3. Esta tendencia indicaría que las poblaciones son genéticamente más parecidas entre sí en relación con el manejo que de acuerdo con la distancia geográfica, lo cual difiere de las tendencias documentadas para otras especies de cactáceas columnares manejadas en la región. Para los casos de *Escontria chiotilla* (Tinoco *et al.*, 2005), *Polaskia chichipe* (Otero-Arnaiz *et al.*, 2005), y *Stenocereus stellatus* (Casas *et al.*, 2006), estudios previos encontraron que era significativa la correlación entre distancia geográfica y distancias genéticas, pero no la correlación entre distancia geográfica y el tipo de manejo al que están sometidas las poblaciones. Las diferencias en esta tendencia con el caso de *E. chiotilla* y *P. chichipe* puede ser explicado en parte debido a que estas cactáceas son polinizadas en su mayoría por abejas (Oaxaca-Villa *et al.*, 2006 y Otero-Arnaiz *et al.*, 2003, respectivamente), y también porque estas especies están menos intensamente manejadas que *S. pruinosus*. Pero en el caso de *S. stellatus*, una especie cuyos

polinizadores y dispersores de semillas son similares a los de *S. pruinosus*, la diferencia principal está en la intensidad de manejo, ya que en *S. pruinosus* es mayor. Probablemente estas diferencias expliquen porqué las distancias genéticas están más influenciadas por el tipo de manejo. Sin embargo, es importante tomar en cuenta que los valores de distancias genéticas para todos los casos son bajos, como era de esperarse en especies cuyas poblaciones domesticadas y silvestres coexisten e intercambian genes de manera dinámica, como sucede en el caso del sistema estudiado aquí.

### *Manejo tradicional y conservación*

Los patrones de genética de poblaciones asociados con el manejo tradicional que se documentaron en este estudio, son generalmente parecido a aquellos reportados por Casas *et al.*, (1999) para *S. stellatus*, en el cual describen la eficacia del manejo tradicional en el mantenimiento de variación genética de cactáceas columnares estudiadas. Cuando comparamos las especies de *Stenocereus* entre ellas y con otras especies de cactus columnares, resulta la aparición de un patrón en el cual a lo largo de un gradiente de manejo, en el cual cuanto más intensivo es el manejo (desde una perspectiva de manejo tradicional), la capacidad de mantener diversidad genética en sistemas artificiales aumenta. Esto representa un patrón atípico ya que como se mencionó, es más común encontrar que la diversidad genética es menor en sistemas artificiales de domesticación comparado con poblaciones de parientes silvestres (véase Doebley 1992). Precisamente, en el caso del manejo tradicional de sistemas agrícolas y domesticación de plantas, es el interés de la población local el cual orienta y favorece la conservación de aquellos fenotipos en plantas que son considerados los mejores por ellos, de acuerdo con los requerimientos utilitarios propios, por lo que la selección artificial es llevada a cabo en esta

dirección. Pero además, la selección artificial esta dirigida a favorecer no únicamente una o pocas variantes, sino que está orientada a favorecer múltiples variantes de acuerdo con el sistema de múltiples usos de recursos y ecosistemas que se practica tradicionalmente por habitantes mesoamericanos (Toledo, 2003). De esta forma, aunque la selección artificial causa una reducción de la diversidad genética en cierto momento, favoreciendo algunas variantes, puede ocurrir que con el tiempo en el sistema artificial sea posible que se acumule una diversidad genética similar o mayor que en las poblaciones naturales. En el caso de *S. stellatus*, por ejemplo, Casas *et al.* (1997) documentaron cómo los pobladores locales del Valle de Tehuacán suelen favorecer variantes produciendo frutos con, por ejemplo, muchas espinas en frutos verdes, los cuales son preferidos debido a que sus características ayudan a prevenir el ataque de frugívoros. Otro tipo de variante peculiar seleccionado en la región es aquel con pocas espinas, lo cual facilita la manipulación. De manera similar, los pobladores suelen favorece variantes que producen frutos con cáscara gruesa, lo que los hace mas resistentes para su transportación y almacenamiento, aunque también se producen frutos con piel delgada, ya que es más fácil de manipular para el consumo directo y para producir frutos secos. Así mismo, la gente suele seleccionar variantes que producen frutos con pulpa dulce que es mejor consumir cuando están frescos, pero también seleccionan variantes que producen frutos con pulpas agridulces, debido a que son mejores para la manufactura de otros productos comestibles. También se documentó que los pobladores favorecían variantes que producían frutos con pulpa de diferentes colores simplemente por el placer de apreciarlos o por que se tenían así diferentes sabores.

*S. pruinosus* es una especie muy apreciada en la región, con un gran valor cultural y económico, lo cual favorece su manejo y el interese de conservar su diversidad (Casas *et al.*, 1999). Los sistemas tradicionales son bastante eficientes en el mantenimiento de la diversidad debido a este valor cultural y económico y, por lo tanto, se deben generar e incrementar los

incentivos que sirvan para promover la difusión de la importancia que tiene el recurso en la región, y por lo cual es de gran relevancia designar estrategias de conservación de diversidad genética de esta y otras especies bajo tipo de manejo y grado de valoración similares. El difundir las prácticas tradicionales tales como el intercambio de semillas o de material vegetativo para propagación de poblaciones silvestres u otras cultivadas y/o manejadas *in situ* provenientes de otros pueblos o incluso regiones, tiene particular importancia para los propósitos de conservación de recursos genéticos y desarrollo de procesos de domesticación de *S. pruinosus* y otras especies de plantas nativas bajo procesos de domesticación. Si se pierden este tipo de prácticas, es posible que ocurra una drástica disminución de la variación genética. *S. pruinosus* forma parte de los sistemas de agricultura tradicional como son los huertos familiares y los sistemas agrosilvícolas, los cuales están bajo grandes riesgos de perderse. En efecto, Casas *et al.* (2006) y Farfán-Heredia (2006) documentaron que los sistemas agrosilviculturales de la región han sido abandonados progresivamente y sustituidos por sistemas agrícolas que eliminan toda la cobertura vegetal al momento de la apertura de nuevas milpas. De manera similar, Carmona y Casas (2005) y Blancas (2007) documentaron que en el cultivo de *Polaskia chichipe* y en el uso y cultivo de *Myrtillocactus schenckii* respectivamente, se ha observado una gradual pérdida de diversidad en el Valle de Tehuacán. En consecuencia, los patrones de uso observados en el Valle nos indican que la permanencia de estos sistemas y los motivos culturales y económicos que los promueven, son cruciales para la conservación *in situ* de recursos genéticos de esta y otras especies, de manera que también se contribuya a mantener los procesos de domesticación a los que están sometidas estas plantas

## Bibliografía

- Blancas, J., 2007 Manejo tradicional y variación morfológica de *Myrtillocactus schenckii* (JA Purpus) Britton & Rose en el Valle de Tehuacán, Puebla. México. MSc. Dissertation. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Carmona, A., Casas, A., 2005. Management, domestication and phenotypic patterns of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 60, 115-132.
- Casas, A., Pickersgill, B., Caballero, J., Valiente-Banuet, A. 1997. Ethnobotany and domestication in Xoconochtlí, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae), in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, México. *Economic Botany* 51, 279-292.
- Casas, A., Caballero, J., Valiente-Banuet, A., Soriano, J.A., Dávila, P., 1999. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86, 522-533.
- Casas, A., Cruse, J., Morales, E., Otero-Arnaiz, A., Valiente-Banuet, A., 2006. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. *Biodiversity and Conservation* 15, 879-898.
- Clark-Tapia, R., Molina-Freaner, F., 2003. The genetic structure of a columnar cactus with a disjunct distribution: *Stenocereus gummosus* in the Sonoran desert. *Heredity* 90, 443-450.
- Clark-Tapia, R., Alfonso-Corradó, C., Eguiarte, L., Molina-Freaner, F., 2005. Clonal diversity and distribution in *Stenocereus eruca* (cactaceae), a narrow endemic Cactus of the Sonoran Desert. *American Journal of Botany* 92, 272-278.
- Clement, C.R., 1999. 1492 and the loss of Amazonian crop genetic resources I. The relation between domestication and human population decline. *Economic Botany* 53, 185-202.

- Cortés-Díaz, V., 1996. Biología de la polinización de *Stenocereus pruinosus* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. BSc. Dissertation. Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Doebly, J., 1992. Molecular systematics and crop evolution. In: Soltis, P.S., Soltis D., Doyle, J.J. (Ed.), Molecular Systematics of plants. Chapman and Hall, London, pp 202-222.
- Farfán-Heredia, B., 2006. Efecto del manejo silvícola en la estructura y dinámica poblacional de *Polaskia chichipe* Backeberg en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. MSc Dissertation. Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán.
- Hamrick, J.L., Nason, J., Fleming, T. Nassar, J. 2002. Genetic Diversity in Columnar cacti. In: Fleming T and Valiente-Banuet A. (eds) Columnar cacti and their mutualists. Evolution, Ecology and conservation. The University of Arizona Press. USA, pp122-133.
- Horner, M.A., Fleming, T.H., Sahley, C.T. 1998. Foraging behavior and energetics of a nectar feeding bat *Leptonycteris curasoae* (Chiroptera; Phyllostomidae). Journal of Zoology 244, 575–586.
- Lucio, J., 2005. Patrones de diversidad genética y proceso de domesticación de *Polaskia chichipe* (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán, Puebla. Bsc Dissertation. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México.
- Oaxaca-Villa, B., Casas, A., Valiente-Banuet, A., 2006. Reproductive biology in wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. Genetic Resources and Crop Evolution 53, 277–287.
- Otero-Arnaiz, A; Casas, A., Bartolo C. , Pérez-Negrón E., Valiente-Banuet, A. 2003. Evolution of *Polaskia Chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central Mexico: Reproductive Biology. American Journal of Botany 90(4): 593-602.

- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Hamrick, J.L., Cruse-Sanders, J., 2005. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico. *Molecular Ecology* 14, 1603–1611.
- Otero-Arnaiz, A., Casas, A., Hamrick, J.L., 2005. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe* an endemic columnar cactus in Central Mexico. *Molecular Ecology* 14, 4313-4322.
- Pickersgill, B. 2007. Domestication of plants in the Americas: Insights from Mendelian and molecular genetics. *Annals of Botany* 100, 925-940.
- Ruíz-Durán, M.E., 2006. Patrones de diversidad genética y proceso de domesticación de *Polaskia chende* (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán. Bsc Dissertation Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- Tinoco, A., Casas, A., Luna, R., Oyama, K., 2005. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural managed populations in the Tehuacán Valley, Central México. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52, 525-538.
- Toledo, V.M., Ortiz-Espejel, B., Cortés, L., Moguel, P., Ordoñez, M.J., 2003. The Multiple Use of Tropical Forests by Indigenous Peoples in Mexico: a Case of Adaptive Management. *Conservation Ecology* 7, 9.