



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Biología

Domesticación y distribución de la
variación genética de poblaciones
silvestres y cultivares de *Euphorbia*
pulcherrima Willd. ex Klotzsch
(Euphorbiaceae)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTORA EN CIENCIAS

P R E S E N T A

Laura Trejo Hernández

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

Dr. Mark Earl Olson Zunica. Instituto de Biología.

COMITÉ TUTOR:

Dr. Daniel Ignacio Piñero Dalmau. Instituto de Ecología.

Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns. Instituto de Ecología.

MÉXICO, D.F.

NOVIEMBRE, 2012



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 27 de Agosto de 2012, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de DOCTORA EN CIENCIAS de la alumna TREJO HERNÁNDEZ LAURA con número de cuenta 93358688 con la tesis titulada: "DOMESTICACIÓN Y DISTRIBUCIÓN DE LA VARIACIÓN GENÉTICA DE POBLACIONES SILVESTRES Y CULTIVARES DE *Euphorbia pulcherrima* WILLD. EX KLOTZSCH (EUPHORBIACEAE)", realizada bajo la dirección del DR. MARK EARL OLSON:

Presidente:	DR. DANIEL IGNACIO PIÑERO DALMAU
Vocal:	DRA. BEATRIZ RENDÓN AGUILAR
Secretario:	DR. ROBERTO AHUJUR BYE BOETTLER
Suplente:	DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ
Suplente:	DR. LUIS ENRIQUE ECUIARTE FRUNS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 26 de octubre de 2012.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a).

AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas por permitirme desarrollar mi proyecto de doctorado, por los apoyos económicos para estancias, cursos y congresos. Además, por conducir todos los trámites antes, durante y al final de este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACYT, por su apoyo económico a través de una beca de doctorado y para estancias internacionales.

Al Instituto de Ciencia y Tecnología del Distrito Federal, ICYTDF, por otorgarme una beca para finalizar mis estudios de doctorado.

Al financiamiento otorgado por el proyecto CONACYT SEP-2004-CO1-46475 (CONACYT-Fondo sectorial de investigación para la educación) “Diversificación de angiospermas de México: relojes moleculares, tasas de especiación, biomecánica y espacios ecológicos”.

Al financiamiento otorgado por el proyecto CONACYT 132404 (CONACYT-Fondo sectorial de investigación para la educación) “La evolución de fenotipos complejos: el valor adaptativo de la integración”.

Al financiamiento proporcionado por el proyecto al proyecto PAPIIT IN228707 “El método comparativo filogenético y la evolución estructural en las plantas”.

Al financiamiento otorgado por National Geographic Society CRE grant 8710-09.

Al Comité Tutor: Dr. Mark Earl Olson Zunica, Dr. Daniel Piñero Dalmau y Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Al los mexicanos por permitirme estudiar a través de la educación pública.

A la Universidad Nacional Autónoma de México, UNAM, por brindarme la oportunidad realizar mis estudios de doctorado.

Al Instituto de Biología de la UNAM (IBUNAM) por proporcionar la infraestructura, logística y personal para poder realizar mi doctorado.

A Washington University, Department of Biology, por proporcionarme todas las facilidades para obtener los últimos resultados de laboratorio para esta tesis.

Al Dr. Mark Earl Olson Zunica. El Dr. Olson me brindó la oportunidad de realizar mi doctorado en el laboratorio bajo su dirección en el IBUNAM. Durante todo el tiempo que duraron mis estudios de doctorado el Dr. Olson me ofreció asesoría muy valiosa por ser objetiva, propositiva, innovadora, de alto nivel y ética. Además, el Dr. Olson participó intensamente en el trabajo de campo, en la búsqueda de financiamiento, análisis de resultados y en la elaboración de los manuscritos. Por todas las enseñanzas y por el apoyo proporcionado por mi asesor de tesis no tengo más que decir gracias. Muchas gracias, Mark!

Al Dr. Luis Enrique Eguiarte Fruns del Instituto de Ecología de la UNAM por confiar en mi y darme la oportunidad de realizar mis estudios de doctorado con el Dr. Olson. El Dr. Eguiarte permitió desarrollar y concretar este proyecto de doctorado con su constante accesoria formando parte de mi comité tutorial y como coautor del artículo de requisito para la obtención de grado. Muchas gracias, Luis!

Al Dr. Daniel Ignacio Piñero Dalmau del Instituto de Ecología de la UNAM. Gracias al Dr. Piñero por ser parte del mi comité tutorial y del jurado para el

examen de doctorado. Las aportaciones del Dr. Piñero durante las evaluaciones semestrales y a los manuscritos de esta tesis nos permitieron mejorar este trabajo.

Al Dr. Robert Bye Boettler del Jardín Botánico de la UNAM, por su constante asesoría con respecto a la historia y usos de la nochebuena. El Dr. Bye fue parte del jurado para el examen de doctorado, revisó la tesis. Además, el Dr. Bye aportó importantes ideas a este proyecto, revisó algunos de mis avances y me proporcionó información histórica sobre la nochebuena.

Al Dr. Alejandro Casas Fernández. El Dr. Casas formó parte de mi comité de evaluación para mi candidatura y de examen de grado. Además, el Dr. Casas me brindó asesoría constante para realizar este proyecto.

A la Dra. Beatriz Rendón Aguilar de la Universidad Autónoma Metropolitana. La Dra. Rendón fue parte de mi comité evaluador de mi candidatura y jurado para el examen de doctorado. La Dra. Rendón aportó ideas muy valiosas para describir el manejo de la nochebuena silvestre.

Al Dr. Kenneth M. Olsen de Washington University. El Dr. Olsen, muy amablemente abrió las puertas de su laboratorio para que realizara parte del trabajo de esta tesis. También, el Dr. Olsen facilitó que participara en diferentes actividades dentro de la Universidad de Washington lo que me permitió apreciar la vida académica de científicos fuera de México.

A la Dra. Teresa Patricia Fera de University of Texas-Pan American. La Dra. Fera trabajó intensamente en la asesoría y elaboración de los análisis de nicho desarrollados en este trabajo. Muchas gracias, Paty!

A Jennifer A. Gruhn de Washington University. Durante mi estancia en Washington University, Jennifer me brindó todo el apoyo necesario para trabajar en el laboratorio, realizar trámites y vivir en St. Louis Missouri. Trabajó

intensamente en el laboratorio para este proyecto y me introdujo en diversas actividades académicas y culturales de la Universidad y la Ciudad. Muchas gracias, Jennifer!

A Baruch Arroyo del Instituto de Biología, UNAM, por trabajar conmigo en diversas cuestiones metodológicas con respecto a los modelos de nicho.

Al Dr. Michael T. Clegg de University of California, Irvine. El Dr. Clegg formó parte de mi comité evaluador para mi candidatura. El Dr. Clegg aportó ideas muy valiosas para esta tesis y revisó el manuscrito del Capítulo 3.

Al Dr. Rafael Lira Seade de la Facultad de estudios Superiores Iztacala. El Dr. Lira formó parte de mi comité de evaluación para mi examen de candidatura y aportó importantes observaciones sobre los caracteres seleccionados en los cultivares de nochebuena.

Al Dr. Mark H. Mayfield de University of Texas. El Dr. Mayfield nos proporcionó una monografía de *Euphorbia* muy valiosa para realizar esta tesis y contamos con su apoyo a través de varias consultas que le realizamos.

Al Dr. Victor W. Steinmann del Centro Regional del Bajío por su valiosa asesoría como experto en sistemática de la familia Euphorbiaceae.

A la Dra. Susana Aurora Magallón Puebla del Instituto de Biología, UNAM. La Dra. Magallón investigó y me proporcionó información del Royal Botanic Garden Edinburgh. Esta información es muy importante reconstruir la historia de los cultivares de nochebuena.

Al Royal Botanic Garden Edinburgh por la información histórica proporcionada a este trabajo.

Al Joel T. Fry de Bartram Garden por compartir sus escritos sobre la introducción de la nochebuena a los Estados Unidos y por su asesoría con respecto al tema.

Al Dr. Robert Vogt de Botanischer Garten und Botanisches Museum, Freie Universität Berlin. El Dr. Vogt me brindó información muy importante con respecto a la tipificación de la nochebuena.

A M. en C. Laura Margarita Márquez Valdelamar del Instituto de Biología, UNAM. La Maestra Márquez me brindó asesoría para obtener secuencias y en muchas ocasiones fue la encargada de procesar nuestras reacciones en el secuenciador.

A Linda Small de Washington University por su gran ayuda para poder trabajar y obtener resultados en el laboratorio en dicha universidad.

Al Dr. José Arturo de Nova Vázquez del Instituto de Biología, UNAM. Arturo me orientó constantemente en las técnicas de secuenciación, análisis de datos y en la publicación de los manuscritos.

Al Dr. Juan Carlos Montero Castro del Instituto de Biología, UNAM. Juan Carlos me orientó en diversas cuestiones con respecto al laboratorio y me ayudó a realizar colectas de campo.

A la Dra. Erika Aguirre Planter y a la M. en I. B. B. Laura Espinosa Asuar por sus constante orientación en técnicas de laboratorio.

A Mario Esteban Véliz Pérez de la Universidad de San Carlos de Guatemala. El maestro Véliz nos ayudó en las colectas en Guatemala y nos proporcionó información de otras poblaciones de nochebuena en Guatemala.

A la Dra. Ella Vázquez Domínguez del Instituto de Ecología, UNAM, por sus enseñanzas al ser mi maestra en algunos cursos de posgrado.

Al Dr. Alfonso Arroyo Santos por ser nuestro asesor en Filosofía de la Ciencia.

A Rocío González Acosta por ayudarme con los trámites del posgrado a lo largo de todos estos años. Gracias, Rocío!

Al Dr. Martín García Varela por su apoyo para realizar los trámites de titulación.

Al Dr. Calixto León Gómez por su apoyo en el laboratorio.

A la Dra. Rebeca Aguirre Hernández por sus clases de estadística.

Al Gobierno de Taxco de Alarcón, Guerrero, por su apoyo y por permitirme visitar las barrancas de Taxco y consultar el archivo histórico de Taxco. Muchas Gracias al Presidente Municipal Constitucional de Taxco de Alarcón, L. A. E. Álvaro Burgos Barrera; al Secretario General del Ayuntamiento, Lic. Jorge Figueroa Ayala; al Director del CEPE-UNAM/Taxco, Mtro. Javier Cuétara Priede; a la Directora de Cultura, C. Elia Maricela Quinto Gaytan; al Subdirector de Cultura, C. Rogelio Martínez Sánchez.

Al Centro de Estudios para Extranjeros de Taxco por su ayuda para consultar el archivo histórico de Taxco.

A la Sociedad Mexicana de la Cuetlaxochitl, Flor de Nochebuena A. C. En especial a Cuauhtemoc A. de la Peña García el cual me invitó a participar en los eventos de la Sociedad.

A mis compañeros, amigos, de laboratorio por el apoyo cotidiano, accesoria, trabajo, jalones de orejas y cariño. Muchas gracias, muxaxos!

A María Angélica Cervantes Alcayde. No tengo espacio para agradecer tanta ayuda que Angélica me dio durante este proyecto. Angélica me ayudó a coleccionar algunas poblaciones de nochebuena, me enseñó a obtener secuencias,

me ayudó con el análisis de datos, me ayudó con mis escritos en inglés y nunca dejó de corregir todos mis escritos en español. Por su infinita ayuda y su gran cariño: Muchísimas gracias, Angie!

A Roberto Gómez Bermejo. Roberto me ayudo a coleccionar varias de las poblaciones de nochebuena. Por todo el trabajo, apoyo a este proyecto y por ser un gran amigo: Muchas gracias, Oso!

A Leonardo Osvaldo Alvarado Cárdenas. Muchísimas son las enseñanzas que me dio Leonardo. Además, me ayudo con la descripción taxonómica de la nochebuena, aportó sugerencias a mis escritos y a resolver muchas cuestiones de cómputo y estadística. Muchas gracias, Leo!

A Julieta Alejandra Rosell García. La Dra. Rosell me orientó constantemente sobre cualquier asunto relacionado con el laboratorio, análisis y teoría. Incluso colaboró con algunas colectas de campo. Por todo el apoyo y cariño otorgado: Muchas gracias, Julieta!

A Vanessa Rojas Piña por su constante ayuda en el laboratorio, lectura de manuscritos, cariño y constantes regaños. Muchas gracias, Vane!

A Claudia Gabriela Montes Cartas. Gaby me ayudó en distintas cuestiones estadísticas y me orientó en diversos aspectos sobre la vida académica y burocrática de la ciencia en este país. Muchas gracias, Gaby!

A Norberto Martínez, Martín Sánchez, Hugo Tovar y a Matiss Castorena por las múltiples discusiones sobre este tema y durante el seminario del laboratorio.

A Jaime Gasca Pineda del Instituto de Ecología, UNAM. Jaime fue mi asesor en múltiples temas en genética de poblaciones. El me ayudó a correr algunos programas para analizar la estructura poblacional de las nochebuenas silvestres. Muchas gracias, Jaime!

A Enrique Scheinvar Gottdiener del Instituto de Ecología, UNAM. Enrique me oriento en diversas cuestiones de laboratorio, me compartió algunos de sus primers para probarlos y me oriento en diversos temas teóricos.

A Manuel Gabriel Rosas por estar al pendiente de mis muestras almacenadas en los congeladores.

A mis amigas Andrea González y Sandra Gómez que siempre me echaron porras y me ayudaron en alguno que otro asunto práctico y teórico.

A toda persona dentro de la academia y en el campo que me ayudó a sacar este proyecto. Muchas gracias!

Mi agradecimiento es infinito para mi familia que todos los días con su apoyo, trabajo, comprensión, alegría, enseñanzas y amor han permitido ser lo que quisiera y pudiera ser.

Gracias a mi madre por su amor, ejemplo, esfuerzo, libertad, aceptación y enseñarme hacer lo mejor que pudiera hacer las cosas.

A mis hermanos que no han dejado de ver por mi bienestar, por su amor y apoyo incondicional.

A mis sobrinas por su cariño, por enseñarme tantas y nuevas cosas.

A mi tía Carmen, primo Germán y cuñado por echarme porras.

Agradezco tener una familia extendida que cobijado, apoya y enseña muchas cosas.

A Ana Elizabeth Flores que me alegra la vida con su inteligencia y me apoya en cada momento que lo necesite. Muchísimas gracias, Ana!

A Ofelia Reyes por tanto amor y seguridad que me da. Por su educación constante que me hace mantenerme en pie todos los días.

A Dr. Vázquez que me da tanta lata y que me regaña todo el tiempo.

A mis amigos Verónica, Ulises, Mariana, Cecilia, Claudia Ivette, Megan, por su apoyo, cariño y enseñanzas.

A muchas personas que sin pertenecer a la academia estaban muy intrigados con mi trabajo y me daban su muy valioso punto de vista.

*A mi madre por dejar en mí
su infinita curiosidad por la vida*



Graham, 1836

ÍNDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	3
INTRODUCCIÓN.....	5
Objetivo general.....	13
Objetivos particulares	13
Hipótesis	14
CAPÍTULO 1. Inferencia de centros de origen a través de la ecología molecular.....	15
CAPÍTULO 2. Historia natural de la nochebuena.....	52
CAPÍTULO 3. Poinsettia´s wild ancestor in the Mexican dry tropics: historical, genetic, and environmental evidence.....	74
CAPÍTULO 4. Variación genética y estructura poblacional de <i>Euphorbia</i> <i>pulcherrima</i>	86
CAPÍTULO 5. Distrito Federal, reservorio de diversidad genética de nochebuena.....	102
DISCUSIÓN.....	109
CONCLUSIONES.....	118
REFERENCIAS DE LA INTRODUCCIÓN Y DISCUSIÓN.....	120

RESUMEN

El estudio de la domesticación es importante en el estudio de la evolución bajo selección natural, así como para guiar estrategias de manejo, mejoramiento y conservación de la biodiversidad. Uno de los aspectos fundamentales en el estudio de la domesticación es la inferencia de centros de origen de organismos domesticados o cultivados. Sin embargo, la mayoría de los centros de origen inferidos son de organismos domesticados hace más de 10 000 años y con el objetivo de obtener alimento.

Nosotros proponemos que el estudio de procesos recientes de domesticación de organismos con fines no alimenticios permite ampliar la comprensión del proceso de domesticación y el estudio de la biodiversidad. Para ejemplificar lo anterior inferimos la procedencia de los cultivares comerciales de una de las plantas ornamentales más importantes en el mundo y de uso reciente, la nochebuena *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotsch.

La nochebuena se distribuye desde el norte de México en Sinaloa hasta Guatemala principalmente por la costa del Pacífico. Tradicionalmente se acepta que la nochebuena fue introducida a los Estados Unidos por Joel Roberts Poinsett, primer ministro plenipotenciario de los Estados Unidos en México y quien al parecer en 1828 encontró a la nochebuena al visitar las barrancas cercanas a Taxco, Guerrero. Nosotros pusimos a prueba la historia de Poinsett con tres tipos de evidencia: histórica, genética y ambiental.

Nuestros resultados son congruentes con la historia de Poinsett. Encontramos documentos históricos en los cuales se narra el envío de nochebuenas de México

a los Estados Unidos por Poinsett. El análisis de dos espaciadores intergénicos de cloroplasto (*trnG-trnS* y *psbA-trnH*) y un gen nuclear (*G3pdh*) señalan a las poblaciones silvestres del norte de Guerrero como los parientes silvestres más cercanos a los cultivares. Finalmente, en el norte de Guerrero existen las condiciones bioclimáticas para el crecimiento de poblaciones silvestres de nochebuena como con el resto de las poblaciones de la costa del Pacífico.

Modelamos la distribución potencial de las poblaciones silvestres de nochebuena y junto con mapas de áreas protegidas, regiones terrestres prioritarias, mapas de uso del suelo y el análisis de la diversidad genética de la nochebuena; estimamos a las poblaciones silvestres más vulnerables y de mayor prioridad para su conservación. Estas poblaciones son aquellas que presentan un mayor impacto por las actividades humanas, haplotipos únicos, haplotipos ancestrales, pocos individuos y no se encuentran en áreas naturales protegidas.

Evaluamos la importancia del Distrito Federal como reservorio de germoplasma de nochebuena a través del análisis de fragmentos de cloroplasto (*trnG-trnS* y *psbA-trnH*). Observamos que se trasplantan en jardines y en parques del Distrito Federal cultivares y plantas silvestres de nochebuena. Esta diversidad es un poco más baja que la encontrada en los cultivares y casi una quinta parte de la diversidad presente en las poblaciones silvestres.

Finalmente, ponemos en perspectiva algunos puntos importantes para el estudio de centros de origen de organismos domesticados o cultivados y para el estudio de la biología de la nochebuena con respecto al manejo, mejoramiento y conservación de plantas silvestres y cultivadas.

ABSTRACT

Research on domestication is ideal both for studying evolution under natural selection and for guiding biodiversity management, improvement, and conservation strategies. Inferring centers of origin of domesticated or cultivated organisms is one of the main aspects in the study of domestication. However, the majority of centers of origin that have been inferred are from food organisms domesticated more than 10,000 years ago.

We propose that studying recent domestication processes of non edible organisms will allow us to widen the understanding of the domestication process and the study of biodiversity. To illustrate this point, we inferred the source of commercial cultivars of one of the most recently domesticated and globally most important ornamental plants, the poinsettia (*Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotsch).

Poinsettia occurs in the wild mainly on the Pacific coast between the Mexican state of Sinaloa, in northwestern Mexico, and northern Guatemala. It is traditionally accepted that poinsettia was brought to the United States by Joel Roberts Poinsett, the first minister plenipotentiary from the United States to Mexico. Poinsett is thought to have collected poinsettias in 1828 when he visited the ravines located near Taxco, Guerrero. We tested Poinsett story using three types of evidence: historic, genetic and environmental.

Our results supported the Poinsett story. Historic documents mention Poinsett's sending of poinsettias from Mexico to the United States. Analyses carried out with two plastid (*trnG-trnS* and *psbA-trnH*) and one nuclear marker

(*G3pdh*) highlight the wild populations from northern Guerrero (where Taxco is located) as the closest wild relatives to the cultivars. Finally, in northern Guerrero there are the proper bioclimatic conditions for the occurrence of wild populations of poinsettia. These populations are somewhat anomalous because they occur far inland, but we found that they share similar conditions to those found in the typical Pacific coast localities where most wild poinsettias are found.

We modeled the potential distribution of wild poinsettia. These models, along with maps of protected areas, priority terrestrial areas, land usage maps and genetic diversity analyses of poinsettia, allowed us to locate the most vulnerable wild populations, and among these, those which need most urgently our protection. These populations are those which have been more affected by human activities, which contain unique haplotypes and/or ancient haplotypes, which comprise few individuals, and which do not occur within protected natural areas.

We assessed the relevance of the Federal District as a reservoir of poinsettia germplasm by analyzing plastid markers (*trnG-trnS* y *psbA-trnH*). We found that both cultivars and wild plants of poinsettia are grown in private gardens and parks of the Federal District. This genetic diversity is a little lower than that found in cultivars and almost one-fifth of the nucleotidic diversity of wild populations.

Finally, we put in perspective some important aspects for the study of centers of origin of domesticated or cultivated organisms, as well as for the study of poinsettia biology and for its management, improvement, and for the conservation of both wild and cultivated plants.

INTRODUCCIÓN

La domesticación es un proceso evolutivo en el cual los organismos son modificados a través de la manipulación intencional y dirigida por el hombre (Emshwiller, 2006; Zeder *et al.*, 2006; Pickersgill, 2007). La domesticación genera en los organismos cambios genéticos heredables que pueden reflejarse en diferencias morfológicas, fisiológicas, conductuales, entre otros, en comparación con sus parientes silvestres (Casas *et al.*, 1997; Emshwiller, 2006; Pickersgill, 2007). Además, los organismos domesticados presentan en cierto grado dependencia de la manipulación del hombre para sobrevivir (Emshwiller, 2006; Zeder *et al.*, 2006; Pickersgill, 2007).

Darwin (1859), indica que la domesticación es central para el entendimiento de la selección natural. Darwin (1859), en su obra del origen de las especies ejemplifica como a través de la selección humana o selección artificial se genera variación dentro de las especies como un proceso de diversificación de las mismas. Describe con detallados ejemplos como la selección de los organismos con características deseables y la eliminación de los no deseables. Los organismos deseables dejan descendencia a través de generaciones, provocando así un diferencial de supervivencia y reproducción entre organismos de una misma especie (Darwin, 1859; 1868).

La domesticación es un proceso evolutivo continuo (Darwin, 1859). La domesticación es generada por la interacción ecológica entre el hombre y otros organismos pero a diferencia de otras interacciones en la naturaleza, el hombre tiene la clara intención de manipular para obtener un objetivo particular (Darwin,

1859; Zeder *et al.*, 2006). Algunos autores consideran a este proceso como coevolución entre el hombre y los otros organismos por que las dos partes cambian y generan codependencia para sobrevivir. Incluso consideran a tal relación como mutualismo (Zeder *et al.*, 2006; Purugganan y Fuller, 2009). La domesticación como la consideró Darwin es una oportunidad para entender la selección natural y otros autores la consideran un modelo para el estudio de la adaptación (Darwin, 1859; Wright *et al.*, 2005; Morrell *et al.*, 2012). Los caracteres bajo selección artificial pueden ser adaptaciones que permiten a los organismos sobrevivir y continuar evolucionando en nuevas y diferentes condiciones (Darwin, 1859; Wright *et al.*, 2005; Morrell *et al.*, 2012).

Entender el proceso evolutivo de domesticación permitirá la conservación de los parientes silvestres y de los organismos domesticados (Miller y Knouft, 2006; Driscoll *et al.*, 2007; Xia *et al.*, 2009; Morrell *et al.*, 2012). Este conocimiento también permitirá establecer programas de manejo, mejoramiento y conservación de la biodiversidad (Diamond, 2002; Casas *et al.*, 2007; Morrell *et al.*, 2012). Las presiones de selección en la domesticación podrían dirigirse a obtener resultados de intereses particulares para lograr una mayor producción, menor contaminación u organismos más resistentes a enfermedades o a la sequía (Larson *et al.*, 2005; Xia *et al.*, 2009; vonHoldt *et al.*, 2010; Morrell *et al.*, 2012).

El reconocimiento del lugar en dónde se han domesticado a los organismos es crucial para el entendimiento del proceso de la domesticación (Zohary, 2004; Zeder *et al.*, 2006; Pickersgill, 2007; Burger *et al.*, 2008). Es un paso fundamental para localizar a los parientes silvestres (Vilà *et al.*, 1997; Olsen y Schaal, 1999; Larson *et al.*, 2005; Driscoll *et al.*, 2007; Xia *et al.*, 2009), para analizar la

diversidad genética y morfológica disponible para la conservación y mejoramiento (Emshwiller, 2006; Zeder *et al.*, 2006; Pickersgill, 2007; Burger *et al.*, 2008; Zizumbo-Villarreal y Colunga-García, 2010). Es una plataforma para la investigación que sirve de punto de partida para el estudio del proceso de domesticación (Zeder *et al.*, 2006; Allaby *et al.*, 2008; vonHoldt *et al.*, 2010; Morrell *et al.*, 2012).

La domesticación de los organismos se ha realizado en un lugar o en múltiples lugares al mismo tiempo o en diferentes periodos de tiempo (de Candolle, 1883; Vavilov, 1920-1940; Harlan, 1975; Olsen y Schaal, 1999; Larson *et al.*, 2005; Driscoll *et al.*, 2007; Burger *et al.*, 2008). El centro de origen de organismos domesticados puede o no coincidir con la zona de mayor diversidad genética, morfológica, fisiológica, ecológica de los parientes silvestres u organismos domesticados (de Candolle, 1883; Vavilov, 1920-1940; Harlan, 1975; Zohary, 2004; Zeder *et al.*, 2006; Morrell y Clegg, 2007; Burger *et al.*, 2008).

Para identificar un centro de origen de organismos domesticados se utilizan muy diversos tipos de evidencia de forma aislada o en conjunto (de Candolle, 1883; Vavilov, 1920-1940; Harlan, 1975; Zohary, 2004; Burger *et al.*, 2008). La mayoría de los centros de origen de domesticación se han inferido en base a evidencia arqueológica (Kaplan y Lynch, 1999; Mbida *et al.*, 2006), paleontológica (Smith, 1997; Piperno *et al.*, 2009), morfológica (Zeder y Hesse, 2000; Pickersgill, 2007) y genética (Vilà *et al.*, 1997; Xia *et al.*, 2009). En general no se integran diferentes tipos de evidencia y sólo se describe que información apoya a cada una de las hipótesis planteadas.

Nosotros proponemos al marco teórico de la ecología molecular (Eguiarte *et al.*, 2007) como el medio para integrar diferentes tipos de evidencia. La ecología molecular es el estudio de las preguntas clásicas y novedosas de la ecología mediante el uso de marcadores moleculares (Eguiarte *et al.*, 2007). Dentro de la ecología molecular se encuentra disciplinas como lo es la filogeografía, la genética de poblaciones y coalescencia. Para el estudio de dichas disciplinas se puede hacer uso de información paleontológica, ambiental e histórica para describir los procesos que dieron como resultado el origen y la distribución geográfica de la variación genética a través del tiempo. Este tema se discutirá con mayor profundidad en el Capítulo 1.

La mayoría de los centros de origen que se han estudiado son de los primeros organismos domesticados hace 16 000 - 7 000 años (Matsuoka *et al.*, 2002; Baig *et al.*, 2005; Haudry *et al.*, 2007; vonHoldt *et al.*, 2010). Hablamos de domesticaciones que se dieron una vez que el clima comenzó a estabilizarse después de la última gran glaciación y el desarrollo de la agricultura y la ganadería (Diamond, 2002; Zohary, 2004; Smith, 2007). El hombre domesticó principalmente organismos para alimentarse y permanecer en ciertos lugares por largo tiempo (Diamond, 2002; Smith, 2006). Así, tenemos la domesticación del trigo (Ozkan *et al.*, 2005; Haudry *et al.*, 2007), la cebada (Tanno *et al.*, 2002; Morrell y Clegg, 2007), el garbanzo (Iruela *et al.*, 2002; Sudupak *et al.*, 2004), el cerdo (Larson *et al.*, 2005, 2007) y la cabra (Taberlet *et al.*, 2008) en el Cercano Oriente o el Creciente Fértil. En Mesoamérica se domesticó el maíz (Matsuoka *et al.*, 2002; Jaenicke-Després *et al.*, 2003), las calabazas (Sanjur *et al.*, 2002), el frijol (Kwak *et al.*, 2009; Bitocchi *et al.*, 2012) y el chile (Pickersgill, 2007; Aguilar-

Meléndez *et al.*, 2009) y en África el café (Anthony *et al.*, 2001) y el mijo (Oumar *et al.*, 2008).

Estudiar el origen de organismos domesticados o cultivados recientemente, hace apenas unos cientos de años, amplía el entendimiento de la domesticación. Una ventaja es contar con datos históricos que describen los objetivos y los mecanismos por los cuales se llevó a cabo la domesticación (Ecke *et al.*, 1990; Paris *et al.*, 2012). Objetivos que en algunos de los primeros organismos domesticados aún no tenemos claro. Por ejemplo, algunos consideran que el caballo pudo ser primero utilizado para obtener leche (Outram *et al.*, 2009) o el maíz pudo ser primero utilizado como caña de azúcar más que por sus frutos (Smalley y Blake, 2003). Además, los organismos recientemente domesticados podrían conservar gran parte de su distribución original en ambientes aún conservados y podrían aún existir sus parientes silvestres. Para indagar en los centros de origen de organismos domesticados o cultivados recientemente y bajo un objetivo diferente a obtener un alimento; nosotros estudiamos el origen de los cultivares de una planta ornamental ampliamente utilizada en los últimos doscientos años y que crece de manera silvestre en los bosques tropicales secos de México y en el norte de Centroamérica.

La nochebuena, *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotsch, es una de las plantas de ornato más importantes económica y culturalmente en todo el mundo. Es de las plantas de maceta más vendidas en el planeta, y en tan sólo un par de meses genera ventas de cientos de millones de dólares (Ecke, 2011; USDA y NASS, 2011). La nochebuena fue una planta ceremonial en la tradición mexicana que representaba la sangre de los guerreros muertos en batalla, la pureza de las

doncellas, sangre y sacrificio (Sahagún, 1885, Hernández, 1946; 1959; Dibble y Anderson, 1963; McGinty, 1980; Ecke *et al.*, 1990). Por su época de florecimiento a final del año fue empleada por los franciscanos en las fiestas católicas (McGinty, 1980). Actualmente es el símbolo floral de la navidad, flor de la amistad y la planta de ornato por excelencia de la época invernal (Aguilar *et al.*, 1994; Argueta *et al.*, 1994; Bye *et al.*, 2008; Ecke, 2011).

La nochebuena es introducida a los Estados Unidos en 1828 por Joel Roberts Poinsett, el primer ministro plenipotenciario de los Estados Unidos. Poinsett era un naturalista aficionado que gustaba coleccionar ejemplares de animales y plantas durante sus viajes. Existen algunos documentos en los cuales se indica que en 1828 Poinsett recorriendo los alrededores de Taxco encontró a la nochebuena y la envió a los Estados Unidos y de ahí se introdujo al resto del mundo (McGinty, 1980; Ecke *et al.*, 1990). Nosotros hemos puesto a prueba la historia de que los cultivares de nochebuena provienen de Taxco, Guerrero para lo cual analizamos tres tipos de evidencia: histórica, genética y ambiental. Este trabajo se presenta en el Capítulo 3 “*Poinsettia’s wild ancestor in the Mexican dry tropics: historical, genetic, and environmental evidence*” también nos permitió dar las primeras pautas para la conservación de poblaciones silvestres de nochebuena a través de reconocer las poblaciones más vulnerables. En este trabajo identificamos la ubicación de haplotipos únicos y evaluamos el impacto de las actividades humanas en las poblaciones silvestres mediante el análisis de la huella humana o *human footprint* (Sanderson *et al.*, 2002).

Inferimos la procedencia geográfica de los cultivares comerciales de nochebuena a nivel mundial y nos dimos cuenta que a pesar de la gran

importancia de esta planta emblemática se conoce muy poco de su biología. Por ejemplo, se desconoce cómo se poliniza o si existen polinizadores para la nochebuena. Es mis estudios de doctorado continué con el trabajo de campo del Dr. Mark Olson de más de 10 años en poblaciones silvestres de nochebuena; lo que me permitió realizar algunos apuntes en el Capítulo 2 que servirán de base para futuras investigaciones de la historia natural de la nochebuena.

Las plantas domesticadas o cultivadas con frecuencia representan una pequeña porción de la diversidad genética de los parientes silvestres y esto es debido a que solo se selecciona o cultiva una parte del total de la diversidad que existe (Olsen y Schaal, 2001; Wright *et al.*, 2005; Arroyo-García *et al.*, 2006; Miller y Schaal, 2005). Nosotros comparamos la diversidad genética de cultivares y plantas silvestres de nochebuena encontrando que la diversidad genética de las plantas silvestres de nochebuena es mayor que la observada en los cultivares (Capítulo 4).

La nochebuena al igual que otras plantas tradicionalmente es trasplantada de las poblaciones silvestres a jardines de pueblos y ciudades de los alrededores. En parques y jardines del Distrito Federal observamos nochebuenas que no parecen cultivares comerciales. ¿Qué importancia tiene una ciudad tan grande como el Distrito Federal para el resguardo de germoplasma de distintas plantas como la nochebuena? Nosotros utilizamos secuencias de fragmentos intergénicos de cloroplasto (*trnG-trnS* y *psbA-trnH*) para analizar plantas de nochebuena sembradas en jardines y parques del Distrito Federal. Estas plantas las comparamos con plantas silvestres y cultivares comerciales para inferir la

procedencia de las plantas del Distrito Federal. Este trabajo se presenta en el Capítulo 5.

En este trabajo nosotros nos planteamos si el estudio de domesticaciones o cultivos recientes de organismos que no son alimento permite ampliar la comprensión del proceso de domesticación y guiar estrategias de manejo, mejoramiento y conservación de la biodiversidad. Para lo cual pusimos a prueba la hipótesis de que los cultivares de nochebuena provienen de Taxco, Guerrero, analizando tres tipos de evidencia: histórica, genética y ambiental. Además, evaluamos la importancia del Distrito Federal como reservorio de germoplasma de plantas cultivadas y silvestres de la nochebuena. Finalmente discutimos sobre las futuras líneas de investigación para inferir centros de origen de organismos domesticados o cultivados y sobre el estudio de la historia natural, manejo, mejoramiento y conservación de la nochebuena.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar cómo la inferencia de centros de origen de organismos domesticados o cultivados recientemente y con fines distintos a la obtención de alimentos, permite ampliar el conocimiento del proceso de domesticación y contribuye para la generación de estrategias de manejo, mejoramiento y conservación de la biodiversidad.

OBJETIVOS PARTICULARES

- Inferir la procedencia de los cultivares comerciales a nivel mundial de la nochebuena mediante la evaluación de la evidencia histórica, genética y ambiental.
- Estimar la diversidad genética presente en las plantas silvestres y cultivares de nochebuena.
- Identificar las poblaciones silvestres de nochebuena más vulnerables y de mayor prioridad para su conservación.
- Evaluar la importancia del Distrito Federal como reservorio de la diversidad genética de nochebuena.
- Discutir las perspectivas futuras de investigación para inferir centros de origen de organismos domesticados o cultivados y sobre el estudio de la historia natural manejo, mejoramiento y conservación de la nochebuena.

HIPÓTESIS

Si los cultivares comerciales a nivel mundial de nochebuena proceden de Taxco, Guerrero y se generaron recientemente en algunos cientos de años, es de esperarse que los cultivares compartan las mismas variantes genéticas o cercanamente emparentadas a las poblaciones silvestres de Taxco y sus alrededores. Si se reconoce que los cultivares de nochebuena provienen solo del norte de Guerrero, el resto de las poblaciones silvestres es germoplasma útil e inexplorado para el manejo, mejoramiento y conservación de plantas silvestres y cultivadas de nochebuena.

CAPÍTULO 1

Inferencia de centros de origen a través de la ecología molecular

RESUMEN

El marco teórico de la ecología molecular ha permitido aportar nueva evidencia sobre el origen de organismos domesticados o cultivados. Asimismo ha facilitado la integración de diferentes tipos de evidencia que existen con respecto a los centros de origen de organismos domesticados o cultivados. Pero los datos que ofrecen los distintos tipos de evidencia pueden ser congruentes con más de una hipótesis. Una posible solución sería generar mayor información resultado de plantear nuevas hipótesis que explicaran el por qué una determinada zona es el centro de origen. En los casos más estudiados (vaca, cebada, maíz) las hipótesis se han desechado o rectificado logrando así construir escenarios cada vez más claros que describen con mayor detalle el número y lugares de centros de domesticación. Por ejemplo, el análisis del genoma del maíz, fósiles, cruces con especies silvestres y evidencia atropológica señalan a la Cuenca del Balsas en México como el escenario mejor sustentado para ser el centro de origen de maíz. Finalmente, los alcances y limitaciones de la ecología molecular para proponer centros de origen de organismos domesticados son discutidos en este trabajo. Por lo cual se concluye que la ecología molecular es un marco teórico que permite la integración de diferentes tipos de evidencia para la evaluación de hipótesis que

podrían dar mayor fundamento a un escenario de centro de origen con respecto a otro.

INTRODUCCIÓN

Alphonse Louis Pierre Pyramus de Candolle, hijo, fue uno de los primeros investigadores interesados en conocer el origen geográfico de los organismos domesticados. Investigó el origen de las plantas cultivadas motivado principalmente por el estudio de la evolución y clasificación de las mismas (de Candolle, 1855; 1883). De Candolle propuso que los centros de origen deberían coincidir con la distribución natural de las plantas silvestres de los cultivos o de sus parientes silvestres. En sus propuestas se apoyó en diferentes fuentes de información histórica, arqueológica, lingüística, botánica y paleontológica. Sus estudios se basaron en plantas del trópico y zonas templadas de los dos hemisferios, distinguiendo a las plantas cultivadas del Viejo y aquellas del Nuevo Mundo (de Candolle, 1855; 1883).

Varias décadas después, Nicolai I. Vavilov (1920-1940) continuó analizando las preguntas planteadas por de Candolle, realizando un trabajo más detallado para buscar los centros de origen de plantas cultivadas, principalmente de plantas cultivadas en el Viejo Mundo. Vavilov consideró la necesidad de distinguir claramente la procedencia de variedades cultivadas y el origen de las especies y sus parientes silvestres. Para Vavilov (1920-1940) las herramientas más poderosas para seguir las líneas parentales eran la genética, la fisiología, la taxonomía, la bioquímica y la ecología. Consideró que la búsqueda de los centros

de origen de plantas cultivadas era fundamental para reconocer a los parientes silvestres, estimar la diversidad genética de las plantas silvestres y compararlos con los de las plantas cultivadas así como para plantear proyectos de mejoramiento genético y conservación (Vavilov, 1920-1940).

Después de un siglo de las ideas planteadas por de Candolle, Jack R. Harlan (Harlan, 1975) tuvo la oportunidad de explorar con mayor detalle los centros de origen utilizando nuevas tecnologías como el carbono 14 y estudios citogenéticos. Harlan planteó que los centros de origen son parte de un proceso evolutivo mucho más complejo y difuso de lo que imaginaba Vavilov. Harlan propone que cada planta cuenta con un proceso diferente de domesticación lo cual hace más difícil simplemente indicar que los centros de diversidad de las especies sean los centros de origen de un organismo domesticado (Harlan, 1975). Retoma la propuesta de utilizar diferentes fuentes de información procedentes de las humanidades y profundiza en estudios de taxonomía de plantas cultivadas.

Actualmente, son muchos los intereses que motivan la búsqueda de centros de origen de organismos domesticados o cultivados. Estos intereses no son solo de investigadores de las ciencias naturales o sociales, sino también de políticas públicas e intereses económicos de organizaciones sociales, empresas e instituciones gubernamentales de países que buscan conservar y aprovechar sus recursos genéticos (Plucknett y Smith, 1982; Tanksley y McCouch, 1997; Diamond, 2002; Duarte *et al.*, 2007; Morrell *et al.*, 2012).

Después de un siglo de investigación sobre el origen de organismos domesticados se han empleado diversos tipos de evidencias dentro de las disciplinas de la morfología (Zeder y Hesse, 2000; Arellano y Casas, 2003;

Pickersgill, 2007), arqueología (Marshall, 1989; Kaplan y Lynch, 1999; Lev-Yadun *et al.*, 2000; Mbida *et al.*, 2006), paleontología (Smith, 1997; Kisleev, 2006; Piperno *et al.*, 2009; Ranere *et al.*, 2009), historia (Prohens *et al.*, 1996; Breton *et al.*, 2006; Taylor *et al.*, 2011), filología (de Candolle, 1883; Jiang, 1982; Diamond y Bellwood, 2003), ecología (Pope *et al.*, 2001; Miller y Knouft, 2006; Lentz *et al.*, 2008), genética (Vilà *et al.*, 1997; Olsen y Schaal, 1999; Harris *et al.*, 2002; Beja-Pereira *et al.*, 2004; Larson *et al.*, 2005; Driscoll *et al.*, 2007; Kwak *et al.*, 2009), genómica (Xia *et al.*, 2009; vonHoldt *et al.*, 2010; Blackman *et al.*, 2011; Morrell *et al.*, 2012) o la combinación de diferentes evidencias (Beja-Pereira *et al.*, 2004; Erickson *et al.*, 2005; Zeder *et al.*, 2006; Taberlet *et al.*, 2008). Los investigadores han llegado a la conclusión que ninguna de dichas evidencias son concluyentes pero sí complementarias o hasta excluyentes entre sí (de Candolle, 1883; Zeder *et al.*, 2006; Pickersgill, 2007). Sin embargo, aún son pocos los estudios que se han realizado para determinar el centro de origen de organismos domesticados (Diamond, 2002; Bryant, 2003; Zeder *et al.*, 2006; Pickersgill, 2007; Burger *et al.*, 2008). Incluso muchas de las propuestas de centro de origen son generadas sin estudios previos (Kochhar, 1998). Por otro lado, también es deseable complementar y/o esclarecer algunas hipótesis de origen geográfico mediante nueva evidencia (Zeder *et al.*, 2006; Pickersgill, 2007; Xia *et al.*, 2009).

La presente revisión recapitula los estudios sobre centros de origen. Particularmente, el esfuerzo se centra en integrar los estudios de la ecología molecular enfocados a inferir el origen geográfico de organismos domesticados o cultivados donde se pone en evidencia sus alcances y límites.

CENTROS DE ORIGEN

El centro de origen geográfico de organismos domesticados o cultivados es aquella región en la cual el hombre manipula intencionalmente a otros organismos con fines específicos para incrementar su abundancia, cultivarlos en condiciones artificiales, cambiar sus características fenotípicas, entre otros. La continuidad del manejo y selección por parte del hombre hacia otros organismos a través del tiempo forma parte de un proceso evolutivo en el cual se generan cambios heredables en los organismos domesticados que los hacen diferentes a sus parientes silvestres y en cierto grado dependientes del humano para sobrevivir (Zohary, 2004; Emshwiller, 2006; Zeder *et al.*, 2006; Burger *et al.*, 2008). El centro de origen geográfico de organismos domesticados o cultivados puede comprender una o más áreas y puede o no coincidir con la zona de mayor diversidad genética, morfológica, fisiológica, ecológica de los parientes silvestres u organismos domesticados (Zohary, 2004; Zeder *et al.*, 2006; Morrell y Clegg, 2007; Burger *et al.*, 2008).

IMPORTANCIA DE CONOCER EL ORIGEN GEOGRÁFICO DE ORGANISMOS DOMESTICADOS

Importancia ecológica y evolutiva. Los organismos domesticados pueden contener variación genética distinta al resto de los individuos de su especie (Wright *et al.*, 2005; Olsen y Gross, 2008; Morrell *et al.*, 2012). Wright y colaboradores (Wright *et al.*, 2005) encontraron que solo del dos al cuatro por ciento de los loci del genoma de maíz se encuentran involucrados en la

domesticación y mejoramiento de miles de años. Es posible que en el manejo tradicional de plantas como el chile que permite el flujo entre los cultivares y las plantas silvestres la diferencia sea más pequeña (Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009) (Fig. 1; Capítulo 4). El flujo génico de un organismo domesticado a uno silvestre podría significar la transferencia de nueva información que cambie sustancialmente la adecuación del organismo no domesticado (Raybould y Gray, 1994; Barton, 2001; Guadagnuolo *et al.*, 2006). Incluso, el establecimiento de organismos ajenos a un determinado ambiente también pueden alterar a otros organismos no emparentados (por ejemplo, a polinizadores, herbívoros) y cambiar la estructura de habitats circundantes (Ellstrand *et al.*, 1999; Diamond, 2002; Taberlet *et al.*, 2008). Ellstrand (2003) demostró que 22 de 25 cultivos agrícolas forman híbridos con especies silvestres relacionadas. Por otro lado, en otros casos, el cultivo a pequeña escala en el lugar de origen del cultivar puede ser una alternativa para conservar germoplasma que ha desaparecido de su ambiente natural. Entre algunos ejemplos se puede mencionar a *Spondias purpurea* (Miller y Schall, 2005; Miller y Knouft, 2006) y *Chenopodium berlandieri* subsp. *nuttalliae* cv. chía roja (Palomino *et al.*, 2008).

Importancia económica. Hoy necesitamos entender en dónde y cómo hemos podido domesticar a los organismos, para ofrecer soluciones ante los problemas derivados del cambio climático global, abastecimiento de alimentos y fuentes de energía (Casas y Valiente-Banuet, 1999; Diamond, 2002; Andersen, 2003; Hammer *et al.*, 2003). Uno de los objetivos primordiales es reconocer la utilidad del germoplasma y su ubicación geográfica, lo que facilitará la explotación de los recursos y su mejoramiento genético (Tanksley y McCouch, 1997; Diamond,

2002; Kereiva *et al.*, 2007; Morrell *et al.*, 2012). Por ejemplo, tradicionalmente el girasol (*Helianthus annuus*) se considera que fue domesticado en Estados Unidos de Norteamérica. Mediante el análisis de 12 microsatélites de 21 poblaciones silvestres, 8 cultivos nativos de EE. UU. y 2 cultivos comerciales se reconoció que el origen de los cultivares es el centro-este de dicho país (Harter, *et al.*, 2004; Blackman *et al.*, 2011). Los cultivares comerciales del girasol para la producción de aceite provienen de la misma poza génica que las plantas silvestres del Centro Este de los Estados Unidos. (Harter, *et al.*, 2004). Además, Blackman y colaboradores (2011) encontraron un selective sweep en tres genes en *H. annuus* de poblaciones silvestres del Centro Este de los Estados Unidos lo cual corrobora que el girasol primero se domesticó en dicho lugar. (Blackman *et al.*, 2011). Sin embargo, el muestreo de cultivares y poblaciones silvestres es incompleto porque se han encontrado poblaciones silvestres, cultivares y restos fósiles que indican que el girasol primero se domesticó en México (Bye *et al.*, 2008; Lentz, *et al.*, 2008). A pesar que en los trabajos antes citados se ha incrementado el muestro de poblaciones silvestres, falta incluir poblaciones del centro y sur de Veracruz. En la actualidad los principales cultivos de girasol son estadounidenses pero México podría comenzar a explotar sus propio germoplasma y protegerlo. Este es un fenómeno muy interesante que se repite en otros centros de origen en los cuales la producción del organismo domesticado es mucho menor que en otros lugares (Diamond, 2002; Cuadro 1).

Importancia social. La diversidad biológica puede formar parte de la identidad de los pueblos indígenas o de determinadas culturas (Perales y Aguirre, 2008). Por ejemplo, la diversidad de maíz criollo en México es el resultado de las

prácticas de manejo de los pueblos indígenas por más de 7000 años (Doebley, 1990; Matsuoka *et al.*, 2002; Boege, 2009). Por lo cual, las propias comunidades indígenas exigen la protección de tal diversidad (Boege, 2009). Una alternativa para la conservación biológica son los acuerdos de centros de origen. Los acuerdos de centros de origen sirven para delimitar geográficamente un área en la cual se tendrán metas de conservación de los parientes silvestres y cultivares convencionales (SAGARPA y SEMARNAT, 2012).

Cuadro 1. Lugar de origen y producción de algunos cultivos de mayor consumo mundial.

Cultivo	Nombre científico	Lugar de origen	Producción (1000 toneladas)	Referencia	
Maíz	<i>Zea mays ssp. mays</i>	México	China	130, 434	Matsuoka <i>et al.</i> , 2002; Benz, 2001; FAO 2005-2006.
			EE. UU.	299, 917	
			Brasil	41, 806	
			México	22, 000	
Millet	<i>Pennisetum glaucum</i>	Oeste de África (norte de Namibia)	India	9, 400	Oumar <i>et al.</i> , 2008; Ellstrand, 1999; FAO 2005-2006.
			Nigeria	6, 282	
			China	1, 813	
			Namibia	60	
Sorgo	<i>Sorghum bicolor</i>	África	EE. UU.	11, 555	Ellstrand, 1999; De Wet y Huckabay, 1967; FAO 2005-2006.
			Nigeria	8, 028	
			India	6, 400	
Papas	<i>Solanum tuberosum</i>	Andes	China	70, 036	Pickersgill, 2007; Spooner <i>et al.</i> , 2005.; FAO 2005-2006.
			Rusia	35, 914	
			EE. UU.	20, 686	
			Perú	2, 996	
Cassava	<i>Manihot esculenta ssp. esculenta</i>	Sur de la Amazonia	Nigeria	38, 179	Olsen y Schaal, 1999; FAO 2005-2006.
			Brasil	23, 778	
			Tailandia	21, 440	
Soya	<i>Glycine max</i>	China y Corea	EE. UU.	85, 013	Ellstrand, 1999; FAO 2005-2006.
			Brasil	49, 793	
			China	17, 600	
			Corea	499	
Girasol	<i>Helianthus annuus</i>	EE. UU.	Rusia	4, 801	Harter, <i>et al.</i> , 2004; FAO 2005-2006.
			Argentina	3, 100	
			EE. UU.	930	
			México	1	
Algodón	<i>Gossypium hirsutum</i>	Mesoamérica	China	12, 640	Westengen <i>et al.</i> , 2005; Ellstrand, 1999; FAO 2005-2006.
			EE. UU.	7, 477	
			India	5, 130	
			México	200	
Caña de azúcar	<i>Saccharum officinarum</i>	Australasia	Brasil	416, 256	Ellstrand, 1999; FAO 2005-2006.
			India	236, 180	
			Australasia	37, 435	

Otra forma de uso y protección de productos generados por la domesticación son las denominaciones de origen. Una denominación de origen señala a un lugar geográfico en la cual se generó productos que tienen calidades o características específicas (LISBON, 1979). Ejemplos de denominaciones de origen son el Tequila de la región Tequila en el estado de Jalisco, queso de Parma en Italia y la cerámica Chulucanas de Perú (LISBON, 1979). Con las denominaciones de origen se pretende reconocer a la región como creadora de tales productos y con los permisos correspondientes para producirlos con autenticidad que les da un valor agregado. Finalmente, se pretende que los beneficios de los productos sean para la región y la gente en dónde se originaron (LISBON, 1979; Granados, 2004).

EL USO DE LA ECOLOGÍA MOLECULAR PARA INFERIR EL CENTRO DE ORIGEN DE ORGANISMOS DOMESTICADOS

La ecología molecular hace uso de marcadores moleculares para abordar preguntas clásicas y novedosas de la ecología (Eguiarte *et al.*, 2007). Una de las herramientas analíticas de la ecología molecular que se han empleado en los últimos años para inferir los centros de origen es la filogeografía, entendida a *grosso modo* como el análisis de la distribución de linajes de genes a lo largo de su distribución geográfica mediante el uso de marcadores moleculares (Avice, 2000, 2009). La filogeografía ha permitido dibujar en el espacio y tiempo la historia de las poblaciones silvestres, su divergencia y las relaciones de los organismos domesticados con sus parientes silvestres. En las siguientes secciones analizamos los fundamentos, métodos y técnicas de la filogeografía. También, presentamos ejemplos que muestran la interacción entre la filogeografía con otras

ramas de la ecología molecular tales como la genética de poblaciones, coalescencia y filogenia. Además, se exponen las limitaciones de esta disciplina para inferir los centros de origen y los futuros caminos que podría tomar en favor de tal objetivo.

Filogeografía. La filogeografía es el campo de estudio relacionado con los principios y procesos que gobiernan la distribución geográfica de linajes de genes, sobre todo aquellos entre y dentro de especies cercanamente relacionadas. La filogeografía se apropia de principios y análisis de la genética de poblaciones, la filogenia, coalescencia, demografía y biogeografía (Avice, 2000; 2009). Esto ha permitido a la filogeografía diferenciar entre la historia poblacional y el flujo génico, es decir se puede diferenciar entre la variación y estructura genética actual de la que existió en el pasado y entre los procesos de divergencia ya sea por vicarianza o dispersión (Avice, 2000, 2009). Este objetivo va más allá de lo que llamamos microevolución por lo cual Avice (2000) considera a la filogeografía como un puente entre la microevolución y macroevolución (Avice, 2000, 2009).

Mediante estudios filogeográficos es posible inferir el centro de origen de organismos domesticados (Olsen y Schaal, 1999; Driscoll *et al.*, 2007; Xia *et al.*, 2009). Esto es debido a que los organismos domesticados generalmente son una muestra de la composición alélica de las poblaciones silvestres progenitoras (Wright *et al.*, 2005; Olsen y Gross, 2008; Morell *et al.*, 2012). En el caso de que existan diferencias en la composición de alelos entre los organismos domesticados y sus parientes silvestres es posible rastrear el número y lugares de origen (Miller y Schaal, 2005; Morrell y Clegg, 2007; Gunn *et al.*, 2011). Lamentablemente, muchos de estos estudios se basan sólo en la interpretación de

filogramas de dos o tres genes y no se explora más allá con el análisis de estadísticos poblacionales (Olsen y Schaal, 2001; Miller y Schaal, 2005) demográficos (Allaby *et al.*, 2008) o simulaciones de coalescencia (Allaby *et al.*, 2008; Olsen y Gross, 2008) que apoyarían o completarían el escenario de centros de origen de organismos domesticados o cultivados.

Genealogías. Una genealogía refleja la historia de los linajes a nivel intraespecífico. Estos describen el patrón de ancestría entre secuencias homólogas de ADN de diferentes individuos de una población o entre especies cercanas (Bahlo y Griffiths, 2000; Posada y Crandall, 2001). Estas relaciones se representan de manera gráfica en las llamadas redes de haplotipos, considerando como haplotipo a una combinación única de un marcador genético presente en una muestra (Bahlo y Griffiths, 2000; Clement *et al.*, 2000; Posada y Crandall, 2001). Las redes de haplotipos pueden representar las conexiones entre haplotipos a través de pasos mutacionales pudiéndose basar para su arreglo en diferentes algoritmos que consideran distancias genéticas, likelihood o mínimos cuadrados (Bahlo y Griffiths, 2000; Clement *et al.*, 2000; Posada y Crandall, 2001).

Es deseable en la reconstrucción de las historias evolutivas analizar diferentes genomas para indagar en la historia de las madres (ADN mitocondrial o de cloroplasto) o de los dos padres (ADN nuclear). Pero por la naturaleza y las rutas evolutivas que toman los distintos genomas de un organismo suelen contar cada uno su propia historia y éstas pueden ser o no ser congruentes entre sí (Petit *et al.*, 2005; Avise, 2009).

Árboles filogenéticos. Un árbol filogenético es un grafo que describe las relaciones de parentesco, ancestría y descendencia, entre genes, de organismos,

de especies o de taxa (Avice, 2006; Baum, 2008) Así, el análisis filogenético de un mismo genoma o datos mezclados de diferentes genomas pueden resultar en topologías y apoyos estadísticos similares. Un ejemplo claro al respecto son los resultados presentados por Driscoll *et al.* (2007) para proponer que el gato se domesticó en el cercano oriente. Estos investigadores utilizaron 36 microstélites y dos genes mitocondriales para analizar las relaciones entre las subespecies silvestres y domesticadas de *Felis silvestris*. Con los microsátélites obtuvieron dendogramas de distancias genéticas (*neighbor-joining*) que resultaron congruentes con los clados encontrados en árboles de secuencias de mitocondria generados por inferencia bayesiana, máxima verosimilitud y máxima parsimonia. Dentro de las subespecies de *F. silvestris* se observaron cinco grupos. Los gatos domesticados pertenecieron a sólo uno de los grupos, compartiendo el mismo haplotipo con los gatos silvestres del cercano oriente (Driscoll *et al.*, 2007). Además, la misma historia se infiere del análisis de coancestría basado en inferencia bayesiana bajo los supuestos de la teoría de coalescencia (Avice, 2000, Templeton, 2006; Avice, 2009) la cual se describe en la siguiente sección.

Análisis de coancestría. Con frecuencia la asignación de individuos a poblaciones o el reconocimiento de los límites de las subestructuras se realizan de forma arbitraria principalmente considerando su distribución geográfica. Por lo cual se han establecido análisis de la varianza de la distribución de los loci a través de las *F* de Wright para describir diferentes niveles de estructuración de las poblaciones (Wright, 1921; Hartl y Clark, 1997). Pritchard *et al.* (2000), utilizan la inferencia bayesiana para reconocer grupos y subgrupos que evidencian flujo génico, coancestría e hibridización. Estos autores proponen dos modelos, uno que

considera que cada individuo pertenece a una población dada (linajes puros) y otro que considera que los individuos pueden pertenecer a varias poblaciones. A través de este último se estima la proporción de los distintos linajes que pudieran estar presentes en los individuos. Estos modelos suponen que los loci no se encuentran ligados y que se pueden recombinar libremente. En esta aproximación bayesiana, los datos son de genotipos multilocus y se utilizan para definir los grupos de poblaciones con distintas frecuencias de alelos referidos como grupos en los cuales se asignan probabilísticamente los individuos a cada uno de estos grupos (Pritchard *et al.*, 2000). A partir de estos modelos se han propuesto algunas modificaciones para genes ligados (Falush *et al.*, 2003, 2007; Piry *et al.*, 2004; Corander y Tang, 2007; Hubisz *et al.*, 2009). Aunado a estos modelos se han diseñado validaciones de los mismos mediante el uso de diferentes marcadores, número de muestras (Rosenberg *et al.*, 2005), escenarios de poblaciones con diferentes tasas de dispersión (Evano *et al.*, 2005) o modelos de estructura poblacional (Huelsenbeck y Andolfatto, 2007) con el fin de lograr una mejor estimación de los grupos y procesos de migración. Los programas que realizan tales análisis son STRUCTURE (Pritchard *et al.*, 2000) o STRUCTURAMA (Huelsenbeck *et al.*, 2011) y a pesar de que tienen la opción de presentar sus resultados en gráficas se ofrecen otros programas para la presentación de los datos como lo realiza el programa DISTRUCT (Rosenberg, 2005).

Una vez que se reconoce la estructura de las poblaciones silvestres, se incluyen los individuos domesticados. A partir de la ubicación de los cultivares en las redes reconstruidas con individuos pertenecientes a poblaciones silvestres es

posible reconocer la proporción de ancestría de la o las poblaciones de las que derivan (Driscoll *et al.* 2007; Morrell y Clegg, 2007; Kwak *et al.*, 2009).

Diferentes estudios han utilizado los análisis de asignación para observar la estructura de las poblaciones silvestres en los cuales se emplea el programa STRUCTURE. A estos mismos análisis se incorporan los datos de las plantas domesticadas y se identifica a qué poza génica pertenecen y de qué región geográfica proceden (Driscoll *et al.* 2007; Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009, Bitocchi *et al.*, 2012). Mediante los análisis de asignación y generalmente haciendo uso de decenas de polimorfismos de un solo nucleótido SNP (single nucleotide polymorphism) (Gibson y Muse, 2004) se han identificado a parientes cercanos y centros de origen (Morrell y Clegg, 2007; Aguilar-Meléndez *et al.*, 2009; Kwak *et al.*, 2009).

Índices de resumen. Entre los organismos silvestres y domesticados podemos analizar regiones neutrales de ADN y utilizar el modelo de sitios infinitos en el cual la probabilidad de cambio de un sitio es baja y el número de mutaciones incrementa proporcionalmente con el tiempo. Así, es posible ordenar la variación neutral y ubicarla a lo largo de su distribución (Schaal y Olsen, 2000; Innan y Kim, 2004; Allaby *et al.*, 2008). Por lo tanto, en los estudios filogeográficos que buscan identificar el centro de origen de los organismos domesticados el cálculo de los llamados estadísticos de resumen (D' de Tajima, diversidad nucleotídica, diversidad haplotípica, distancias genéticas, sitios polimórficos (S), número promedio de diferencias pareadas entre las secuencias (k), flujo génico, coeficiente de coancestría, entre otros; Fu y Li, 1993; Hey y Machado, 2003) se utilizan como evidencia de similitud entre los organismos domesticados y

poblaciones silvestres o para apoyar la inferencia de algunos eventos demográficos del pasado tales como cuellos de botella (Schaal *et al.*, 1998; Rosenberg y Nordborg, 2002; Olsen y Gross, 2008).

En algunas ocasiones se utilizan análisis de componentes principales para distinguir los patrones de diversidad genética a través de comparar los polimorfismos entre regiones geográficas ya sea estas indicadas *a priori* o *a posteriori* (Smith and Stephens, 1971).

Olsen y Schaal (1999, 2001) reconstruyen la historia de cassava o mandioca (*Manihot esculenta* subs. *esculenta*) a través de la estadística de la variación de las plantas silvestres y cultivadas. En 1999 mediante el uso del gen nuclear de baja copia *G3pdh* se estableció que cassava pudo haber surgido a partir de *M. esculenta* subs. *flabellifolia* en el borde sur de la cuenca del Amazonas (Olsen y Schaal, 1999). Este resultado fue apoyado con datos de microsatélites y secuencias ITS en el 2001 (Olsen y Schaal, 2001). Cassava representa un subgrupo (sólo el 22.1 %. $H_t=0.52$) de la variación genética de las plantas silvestres de las subespecie *flabellifolia* (Olsen y Schaal, 2001). La distribución de alelos y genotipos a través de las poblaciones silvestres indican un moderado a alto nivel de estructura poblacional $F_{ST}= 0.13$ y $\rho_{ST}= 0.23$ (Olsen y Schaal, 2001; Olsen, 2002). La alta diferenciación entre las poblaciones silvestres sugieren un bajo flujo génico el cual contribuye a generar un patrón de aislamiento por distancia observado en esta especie (Olsen y Schaal, 2001; Olsen, 2002). La alta estructuración poblacional, el bajo flujo génico y el patrón de aislamiento por distancia posiblemente se han visto moldeados por la dispersión de las semillas la cual es por autocoria mecánica quedando esta dentro o en las cercanías de las

poblaciones de donde se generaron (Olsen y Schaal, 2001; Olsen, 2002). El flujo génico restringido y aislamiento por distancia son apoyados mediante el análisis de clados anidados mediante el uso de secuencias del gen nuclear *G3pdh* (Olsen y Schaal, 2001; Olsen, 2002). Por medio de este análisis, el cual se describe en la siguiente sección, también se sugiere fragmentación reciente entre las poblaciones del noroeste y oeste. Esta fragmentación pudo darse en la última gran glaciación (aprox. hace 18 000 años) donde los bosques de transición del amazonas pudieron haber generado la fragmentación entre noroeste y oeste de las poblaciones silvestres de la subespecie *flabellifolia* (Olsen y Schaal, 1999, 2001; Olsen, 2002).

Análisis filogeográfico de clados anidados. A través del análisis filogeográfico de clados anidados (NCPA por sus siglas en inglés; Templeton, 1998) primeramente se prueba si la distribución geográfica de las haplotipos es aleatoria. Para ello se sobrepone las distancias geográficas a un árbol de genes y a través de métodos estadísticos explícitos se mide el grado de asociación entre la distribución geografía y el grado de parentesco (Templeton, 1998, 2009). El análisis filogeográfico de clados anidados también infiere y pone a prueba estadísticamente los mecanismos evolutivos que moldearon la distribución espacial de los patrones de la variación genética observada. Es posible diferenciar a través de este método el flujo génico recurrente de factores históricos que han generado los patrones filogeográficos que se observan (Templeton, 1998, 2009). También es posible evaluar mediante NCPA si el muestreo efectuado es adecuado para detectar una asociación significativa entre las variantes genéticas y la distribución geográfica (Templeton, 1998, 2009). Otra utilidad del método es

definir grupos a través de los clados inferidos para análisis de diferenciación genética (MANOVA) u otras variables asociadas a las regiones geográficas propuestas como variables bioclimáticas o geológicas (Templeton *et al.*, 1992, 1998; Templeton, 2009).

A pesar de ser NCPA es uno de los métodos de análisis más empleados en estudios filogeográficos, ha sido fuertemente criticado por sobreestimar falsos positivos, asociaciones significativas, y que no cuenta con probabilidades u otras medidas de confianza asociadas a las estimaciones que genera (Panchal y Beaumont, 2007; Petit, 2008). Sin embargo, Templeton (2009) plantea que la hipótesis nula puede ser aceptada o rechazada mediante la evaluación estadística de las medidas de distancias entre los clados en diferentes niveles de anidamiento. Además, en el desarrollo del análisis existen varias decisiones que se toman que no consideran los sistemas automatizados y que puede llevar a uno u otro resultado. Por ejemplo, la resolución de loops es una decisión del autor basado en información biológica (Templeton, 1998; Posada *et al.*, 2000). Este tipo de manipulación del análisis puede verse como una poderosa herramienta siempre y cuando se conozca profundamente la biología e historia del organismo estudiado.

No obstante lo controvertido y las limitaciones que tiene el NCPA existen algunos trabajos en los que la evidencia que arroja es clara y ha podido verificarse a través de otros análisis u otras fuentes de evidencia (Olsen y Schaal, 1999, 2001; Olsen, 2002; Miller y Schaal, 2005, 2006). Por ejemplo, Miller y Schaal (2005) identificaron múltiples orígenes en la domesticación de la ciruela, *Spondias purpurea*, a través de NCPA. Estos autores encontraron que a lo largo de la

distribución geográfica de las poblaciones silvestres de las ciruelas en Mesoamérica las poblaciones del centro y sur de México compartían los mismos haplotipos que los cultivares. Además, un NCPA detectó asociación significativa entre las relaciones mutacionales y las localidades geográficas de los alelos. A través de este análisis los autores referidos reconocieron dos grupos separando genética y geográficamente al centro y el sur de México, lo que apoya la existencia de por lo menos dos centros de domesticación para *S. purpurea*. Estos dos grupos fueron apoyados con la estructura de la variación de AFLP identificada tanto a través de análisis de componentes principales como a través de análisis molecular de varianza, MANOVA (Miller y Schaal, 2006). Por otra parte, en la red de haplotipos muestra que los nodos más conectados son los haplotipos correspondientes al centro-occidente de México en el estado de Michoacán y siguiendo los supuestos de coalescencia los haplotipos de Michoacán serían los haplotipos ancestrales pudiéndose dar la primera domesticación de la ciruela en la región centro-occidente de México.

Historia demográfica. En el estudio de las historias de las poblaciones de organismos, la demografía aporta elementos esenciales. Permite someter a prueba hipótesis sobre el tamaño estable de las poblaciones a través del tiempo, el incremento o declinación de la tasa de crecimiento o de migración (Avice, 2000, 2009). Existen diferentes métodos para calcular estos parámetros demográficos entre los que se encuentran los filogenéticos y de coalescencia. Estos métodos tratan de superar las deficiencias de los estadísticos de resumen clásicos (Nordborg, 2000; Rosenberg y Nordborg, 2002).

Algunos de los análisis demográficos suponen una correlación directa entre el tamaño poblacional y el tiempo de coalescencia (Avice 2000, 2009). La tasa de crecimiento dependerá del patrón de sustitución y el tiempo de coalescencia. En un árbol genealógico cada nodo interno es un evento de coalescencia (Rosenberg y Nordborg, 2002; Avice, 2009). Se puede graficar la distribución acumulada de los eventos coalescentes contra el tiempo y la forma de la curva resultante de los linajes a través del tiempo (LTT); tal gráfica permitirá una estimación del tamaño poblacional en un momento dado y saber si el crecimiento poblacional ha sido constante (Emerson, 2001). Un método similar a este es el de “skyline plots” el cual utiliza el tamaño efectivo de la población (N_e) en lugar de los eventos coalescentes para lo cual se mide la media armónica de N_e entre cada evento de mutación y se grafica contra el tiempo. A partir de estos métodos gráficos se puede elegir un modelo demográfico para la estimación de otros parámetros aunque no existe alguna medida de significancia para discernir entre los modelos (Emerson, 2001).

Se pueden estimar los tiempos de divergencia calculando la tasa de diversificación a través de máxima verosimilitud. La tasa de diversificación tiene dos componentes: la tasa de natalidad instantánea y la tasa de mortalidad instantánea para poner a prueba la hipótesis sobre el ritmo de crecimiento de linajes a través del tiempo (Emerson, 2001; Strimmer y Pybus, 2001). También, mediante el análisis de la distribución de las frecuencias pareadas (“distribución mismatch”) se puede evaluar si la distribución observada del número de sitios polimórficos en la muestra (S) o el número promedio de diferencias pareadas (k)

es diferente a una distribución bajo la hipótesis de crecimiento poblacional (Rogers y Harpending, 1992; Avise, 2000).

Sistemas de información geográfica. El ambiente modifica a los organismos y los organismos modifican el ambiente; y es pertinente destacar que en el caso de los organismos domesticados el ambiente es fuertemente modificado también por los seres humanos. Smith (2007) maneja el concepto de construcción de nicho considerando al humano como un ingeniero ecosistémico que modifica el ambiente para el y para muchos otros organismos. Esta modificación para los organismos domesticados pudo darse desde la manipulación inconsciente por el hombre del medio a través de fuegos controlados, cortar árboles y construir presas, desde hace 55 000 a. C. Smith (2007) expresa varias de sus ideas mediante la integración del modelado de nicho y distribución geográfica de plantas domesticadas y sus polinizadores. Por ejemplo, este autor realizó un estudio con las abejas del género *Peponapis* (Eucerini, Apidae) las cuales tienen una distribución neotropical y están especializadas en plantas del género *Cucurbita*. De acuerdo con el autor referido, *Peponapis fervens* es la única especie del género conocida en el sur de América del Sur, mientras que las especies de *Curcubita* que se distribuyen en la misma zona incluyen cuatro domesticadas (*C. ficifolia*, *C. maxima maxima*, *C. moschata* y *C. pepo*) y una silvestre (*C. maxima andreana*). Mediante análisis de sistemas de información geográfica el autor (Smith, 2007) sugiere que esta abeja amplió su distribución geográfica por toda América debido a la domesticación de *Cucurbita*.

Otros estudios se enfocan en aspectos particulares del ambiente de los sitios de cultivo y de las poblaciones silvestres. En algunos trabajos se compara

variables bioclimáticas de las poblaciones silvestres y los sitios de cultivo (Miller y Knouft, 2006), reconocen las zonas de transición (Miller y Knouft, 2006), los límites de las plantas silvestres (Miller y Knouft, 2006; Solano y Feria, 2007; Lentz *et al.*, 2008) e incluso realizan predicciones de posibles nuevos lugares de colecta (Miller y Knouft, 2006; Lentz *et al.*, 2008).

Otro tipo de acercamiento a la integración de los estudios de modelaje de nicho y domesticación es a través del concepto de conservadurismo de nicho entendido como un patrón de características ecológicas que permiten subsistir, permanecer y ocupar determinadas zonas geográficas (Wiens y Graham, 2005). Es posible imaginar que las primeras plantas manipuladas por el hombre presentaban características de nicho que fueron cambiando por la intervención del hombre en su historia evolutiva (Miller y Knouft, 2006). Podríamos distinguir diferencias genéticas, quizás nuevos linajes en ambientes diferentes a los ancestrales, (Miller y Knouft, 2006; Lentz *et al.*, 2008) y podríamos indagar las condiciones climáticas que permitieron la domesticación de los organismos en momentos y regiones determinadas (Diamond, 2002).

CONCLUSIÓN

El marco teórico de la ecología molecular permite integrar la información generada a través de estudios de filogeografía, coalescencia, demografía, historia, ambiente, arqueología, paleontología, entre otros; para inferir con mayor precisión los centros de origen de organismos domesticados o cultivados. Es muy importante entender la relevancia del muestreo en los estudios puesto que dependiendo de las poblaciones y los individuos analizados será la historia que se

cuenta. Es deseable contar con el muestreo que represente a la mayor parte de la diversidad de las especies. La historia por contar también dependerá de a quien nombran silvestres, cultivados, “domesticados”. El análisis de miles de SNIPs permite contar con información detallada para describir con mayor detalle los posibles escenarios de centros de origen. Lo deseable sería contar con una información que contraste y aclare los distintos tipos de explicaciones.

Cuadro 2. Centros de origen para algunos organismos domesticados inferidos a través de evidencia molecular

Especie	Nombre común	Lugar de origen	Edad (años)	Evidencia	Referencia
Animales					
<i>Bos indicus</i> L.	zebu	Valles Indios (Pakistán)	5000	mtDNA, D-loop, AN4-bio, AN3	Baig <i>et al.</i> 2005; Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2006
<i>Bos taurus</i> L.	vaca	Creciente Fértil	8800 - 8300	mtDNA D-loop, AN4-bio, AN3 proline tRNA, 12S rRNA, cromosoma Y, SSR, SNP, ancient mtDNA, radiocarbono	Loftus <i>et al.</i> , 1994; MacHugh <i>et al.</i> , 1997; Troy <i>et al.</i> , 2001; Baig <i>et al.</i> , 2005
<i>Canis familiaris</i> L.	perro	Este de Asia (Medio Oriente)	16 300 - 10 000	Genoma (SNPs), mtDNA (región control), radiocarbono	Savolainen <i>et al.</i> 2002; Pang <i>et al.</i> , 2009; vonHoldt <i>et al.</i> , 2010
<i>Capra hircus</i> L.	cabra	Creciente Fértil	10 500 - 9900	radiocarbono	Taberlet <i>et al.</i> , 2008
<i>Equus asinus asinus</i> L.	burro	África	6300	mtDNA (región control) radiocarbono	Beja-Pereira <i>et al.</i> , 2004
<i>Equus ferus caballus</i> L.	caballo	Múltiples lugares y especies silvestres	10 000 - 6000	mtDNA (D-loop, región control)	Vilà <i>et al.</i> , 2001; Jansen <i>et al.</i> , 2002
<i>Felis silvestris</i> Schreber	gato	Creciente Fértil	9000	36 STR, mtDNA (ND5 y ND6)	Driscoll <i>et al.</i> , 2007
<i>Gallus gallus domesticus</i> L.	pollo	Sureste de Asia (Indochino)	6000	Genoma, 7 millones de SNPs.	Gongora <i>et al.</i> , 2008; Rubin <i>et al.</i> , 2010
<i>Ovis aries</i> L.	borrego	Creciente Fértil	8500	mtDNA, radiocarbono	Taberlet <i>et al.</i> , 2008
<i>Sus scrofa domestica</i> Erxleben	puerco	Múltiples orígenes a través de Europa y Asia	11 000 - 9000	mtDNA (región control, citocromo b), nDNA (MC1R), DNA fósil	Giuffra <i>et al.</i> , 2000; Larson <i>et al.</i> , 2005, 2007
Insectos					
<i>Apis mellifera</i> L.	abeja mielera	<i>A. m. scutellata</i> (Africa), <i>A. m. sicula</i> (sureste de Europa y Africa), <i>A. m. ligustica</i>	9000	SSRN, cp, RFLP, mtDNA	Franck <i>et al.</i> , 1998, 2000

<i>Bombix mori</i> L.	gusano de seda	(sureste de Europa) <i>A. m. carnica</i> (Yugoslavia), <i>A. m. caucasica</i> (Creciente Fértil)	H1:mezcla de diferentes pobs. silvestres. H2: al mismo tiempo en ≠ lugares	> 5000	40 genomas, 15986559 SNPs	Xia <i>et al.</i> , 2009
Plantas						
<i>Artocarpus altilis</i> Blanco	árbol del pan	Melanesian y Polynesia		< 4500	AFLP	Zerega <i>et al.</i> , 2004
<i>Capsicum annuum</i> L.	chile, pimiento	Múltiples domesticaciones en Mesoamérica		6000	nDNA (<i>Dhn</i> , <i>G3pdh</i> y <i>Waxy</i>)	Pickersgill, 2007; Aguilar - Meléndez <i>et al.</i> , 2009
<i>Chenopodium quinoa</i> Willd.	quinua	Andes		7000	SSR, NOR, RAPD, radiocarbono	Wilson y Heiser, 1979; Ruas <i>et al.</i> 1999; Maughan <i>et al.</i> , 2006
<i>Cicer arietinum</i> L.	garbanzo	Creciente Fértil, cerca de la parte alta de los ríos Tigris y Éufrates en la actual Turquía sureste / norte de Siria		9500	RFLP, RAPD, ISSR, AFLP	Udupa <i>et al.</i> , 1993; Iruela <i>et al.</i> , 2002, Sudupak <i>et al.</i> , 2004
<i>Citrullus lanatus</i> (Thurb.) Matsum. <i>et</i> Nakai	sandía	Swaziland y Sudáfrica			AFLP, cpDNA (<i>trnS-trnG</i> , <i>atpA-trnR</i> , <i>trnE-trnT</i>)	Dane y Liu, 2007
<i>Coffea arabica</i> L.	café	Sierras al SW de Etiopía (Typica y Bourbon)			RAPD, RFLP, GISH	Lashermes <i>et al.</i> , 1999; Anthony <i>et al.</i> , 2001
<i>Curcubita argyrosperma</i> Hort. ex L. H. Bailey	ayote, pipián	Suroeste de México		6450 – 7000	nDNA (<i>nad1</i>), radiocarbono	Sanjur <i>et al.</i> , 2002; Smith, 2005; Pickersgill, 2007
<i>C. ecuadorensis</i> H. C. Cutler y Whitaker	calabaza	Oeste de Ecuador		12000 - 10 130	nDNA (<i>nad1</i>), radiocarbono	Sanjur <i>et al.</i> , 2002; Piperno y Stothert, 2003; Pickersgill, 2007

<i>C. maxima</i> Dunch.	calabaza de castilla, ahuyama, zapallo	Bolivia	6000	nDNA (<i>nad1</i>), radiocarbono	Merrick, 1995; Sanjur <i>et al.</i> , 2002; Pickersgill, 2007
<i>C. moschata</i> Duch.	calabaza amarilla, anco, tamaloyote	Norte de las tierras bajas del Sur de América	8000	nDNA (<i>nad1</i>), radiocarbono	Merrick, 1995; Sanjur <i>et al.</i> , 2002; Dillehay <i>et al.</i> , 2007; Pickersgill, 2007
<i>C. pepo</i> ssp. <i>ovifera</i> (L.) Alef.	calabaza	Centro-este de EE. UU.	6300	nDNA (<i>nad1</i>), radiocarbono	Sanjur <i>et al.</i> , 2002; Smith, 2006; Pickersgill, 2007
<i>Eleusine coracana</i> Gaertn	mijo	Oeste de África (norte de Namibia)	7000 - 5000	SSR	Oumar <i>et al.</i> , 2008
<i>Gossypium hirsutum</i> L.	algodón	Mesoamérica, Península de Yucatán	5500 – 5300	SSR, AFLP, Aloenzimas	Smith y Stephens, 1971; Wendel <i>et al.</i> , 1992; Brubaker y Wendel, 1994; Westengen <i>et al.</i> , 2005; Pickersgill, 2007
<i>Glycine max</i> Merrill	soya	China-Corea	10 000	RFLP	Hymowitz, 1970; Xu <i>et al.</i> , 2002; Carter <i>et al.</i> , 2004
<i>Helianthus annuus</i> L.	girasol	Centro-este de Estados Unidos	4300	Fósiles, SSR	Harter <i>et al.</i> , 2004; Smith, 2006; Blackman <i>et al.</i> , 2011
<i>Hordeum vulgare</i> L.	cebada	Dos centros de origen: Creciente Fértil (Israel-Jordania) y 1500-3000 km al este (montañas de Zagros y más al este)	10 000 - 10 500	AFLP, <i>BKn-3</i> , SNPs	Badr <i>et al.</i> , 2000; Tanno <i>et al.</i> , 2002; Willcox, 2005. Morrell y Clegg, 2007
<i>Ipomoea batatas</i> L.	camote	Centroamérica		ISSR, cpADN, mtADN	Srisuwan <i>et al.</i> , 2006; Pickersgill, 2007

<i>Lagenaria sinceraria</i> (Molina) Stand.	bottle gourd Calabaza de peregrino, porongo, jícara	Este de Asia	14 000 - 15 000 10 000 llega al Nuevo Mundo	SNP de cpADN (<i>trnS-trnG</i> , <i>trnC-trnD</i>) AMS	Erickson <i>et al.</i> , 2005; Clatke <i>et al.</i> , 2006
<i>Lens culinaris</i> L.	lenteja	Creciente Fértil, cerca de la parte alta de los ríos Tigris y Éufrates en la actual Turquía sureste / norte de Siria	9500	cpDNA restriction	Mayer y Soltis, 1994; Ladizinsky, 1999
<i>Malus domestica</i> Borkh	manzana	Centro de Asia (Tian Shan Turkestan)	Manejo: 7000 - 9000. Cultivo: 4000 - 3000 7000 - 5400	RAPD, SSR, ADNcp, ADNn (<i>matK</i> , ITS) y radiocarbono ADNcp (<i>G3pdh</i>) ADNn (ITS), SSR, radiocarbono	Harris <i>et al.</i> , 2002; Coart <i>et al.</i> , 2006; Velasco <i>et al.</i> , 2010 Olsen y Schall, 2001, 1999; Olsen, 2002
<i>Manihot esculenta</i> Crantz. subs. <i>esculenta</i>	cassava, yucca	Borde sur de la cuenca del Amazonas	7000 - 5400	ADNcp (<i>G3pdh</i>) ADNn (ITS), SSR, radiocarbono	Olsen y Schall, 2001, 1999; Olsen, 2002
<i>Musa x paradisiaca</i> L.	plátano	Sureste de Asia, desde la India hasta la península Malaya W del Mediterráneo	8950	ADNcp, SSR, RFLP, radiocarbono	Lentfer y Green, 2004; Ge <i>et al.</i> , 2005
<i>Olea europaea</i> L. subs. <i>Europea</i>	aceituna	W África (N de Namibia)	8000	ADNmt, SSR, RAPD, radiocarbono Aloenzimas	Baldoni <i>et al.</i> , 2006; Breton <i>et al.</i> , 2006 Ellstrand, 1999
<i>Pennisetum glaucum</i> (L.) R.Br.	millet's	Cuenca del Río Lerma-Río Grande de Santiago, centro- oeste de México, Mesoamérica y región andina	7000 - 5000	Isoenzimas, RAPD, AFLP, RFLP, SSR, ADN (10 fragmentos), radiocarbono	Chacón <i>et al.</i> , 2005; Kwak <i>et al.</i> , 2009; Bitocchi <i>et al.</i> , 2012
<i>Phaseolus vulgaris</i> L.	fríjol	África	8000 - 10 000	RFLP, aloenzimas, morfología RFLP, SSR	De Wet y Huckabay, 1967; Ellstrand, 1999 Motamayor <i>et al.</i> , 2002, 2003; Henderson <i>et al.</i> , 2007
<i>Sorghum bicolor</i> (L.) Moench.	sorgo	Domesticado en Centroamérica por los Mayas	7000 - 5000	RFLP, aloenzimas, morfología RFLP, SSR	De Wet y Huckabay, 1967; Ellstrand, 1999 Motamayor <i>et al.</i> , 2002, 2003; Henderson <i>et al.</i> , 2007
<i>Theobroma cacao</i> L.	cacao	Domesticado en Centroamérica por los Mayas	2000 - 3000	RFLP, SSR	Motamayor <i>et al.</i> , 2002, 2003; Henderson <i>et al.</i> , 2007
<i>Triticum monococcum</i> L.	einkorn wheat	Creciente Fértil, Sureste de Turquía, montañas Karacada	10 000	AFLP, arqueología	Heun, <i>et al.</i> , 1997

<i>Triticum turgidum</i> L. subs. <i>Dicoccum</i>	emmer	Creciente Fértil, Sureste de Turquía/norte de Siria	10 000	AFLP, SSR, 21 genes de DNA nuclear	Ozkan <i>et al.</i> , 2002, 2005; Haudry <i>et al.</i> , 2007
<i>Triticum turgidum</i> L. subs. <i>durum</i> (trigo duro)	trigo duro	Creciente Fértil, Sureste de Turquía/norte de Siria	10 000	SSR, 21 genes de DNA nuclear	Haudry <i>et al.</i> , 2007 ; Ozkan <i>et al.</i> , 2002, 2005
<i>Triticum aestivum</i> L.	trigo suave	Creciente Fértil, Sureste de Turquía/norte de Siria	10 000	Isoenzimas, RAPD, SSR, 21 genes de DNA nuclear	Ozkan <i>et al.</i> , 2002, 2005; Simons <i>et al.</i> , 2006; Haudry <i>et al.</i> , 2007
<i>Oryza sativa</i> L.	arroz	Sur de Asia	9000	Waxy, Isoenzimas, RAPD, leyenda, radiocarbono	Ellstrand, 1999; Olsen y Purugganan, 2002
<i>Solanum melongena</i> L.	berenjena	Sudeste Asiático en Assam (noroeste de la India), Birmania y China		Aloenzimas, ADNcp, RAPD, AFLP, STMS	Karihaloo <i>et al.</i> , 1995; Isshiki <i>et al.</i> , 1998; Furini y Wunder, 2004; Behera <i>et al.</i> , 2006
<i>Solanum tuberosum</i> L.	papa	Las tierras altas del Sur de Perú dentro de los Andes	6000	AFLP, RFLP, RAPD, morfología, radiocarbono	Spooner <i>et al.</i> , 2005; Pickersgill, 2007
<i>Spondias purpurea</i> L.	ciruela, jocote	Sur de México y centro-oeste de México		<i>trnG-trnS</i>	Miller y Schall, 2005
Complejo de especies del género <i>Viola</i>	violeta	Este-oeste de mediterráneo (Turkia e Italia)	153	Aloenzimas, ITS, datos históricos	Malécot <i>et al.</i> , 2007
<i>Vitis vinifera</i> L. ssp. <i>sativa</i>	uva	Creciente Fértil y oeste del Mediterráneo	850 - 4000	SSR	McGover, 2003; Arroyo-García <i>et al.</i> , 2006
<i>Zea mays</i> ssp. <i>mays</i> L.	maíz	Centro del río Balsas	10 500 - 8500	Isoenzimas, cpDNA, SSR, genes (<i>tg1</i> , <i>pbf</i> , <i>su1</i>)	Doebley, 1990; Matsuoka <i>et al.</i> , 2002; Jaenicke-Després <i>et al.</i> , 2003

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), al programa de becas nacionales para estudios de posgrado del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), al programa de becas del Instituto de Ciencia y Tecnología del Distrito Federal (ICYTDF), al financiamiento otorgado por National Geographic Society CRE grant 8710-09, al proyecto CONACYT SEP-2004-CO1-46475 (CONACYT-Fondo sectorial de investigación para la educación) "Diversificación de angiospermas de México: relojes moleculares, tasas de especiación, biomecánica y espacios ecológicos", al proyecto PAPIIT IN228707 "El método comparativo filogenético y la evolución estructural en las plantas" y al Instituto de Biología, UNAM. Alfonso Arroyo Santos y Eduardo Domínguez Licona por su orientación en los aspectos filosóficos de este trabajo.

REFERENCIAS

- Abbo, S., C. Molina, R. Jungmann, M. A. Grusak, Z. Berkovith, R. Reifen, G. Kahl, P. Winter y R. Reifen. 2005. Quantitative trait loci governing carotenoid concentration and weight in seeds of chick-pea (*Cicer arietinum* L.) *Theoretical and Applied Genetics* 111: 185-195.
- Abbo, S., D. Shitienberb, J. Lichtenzveig, S. Lev-Yadun y A. Gopher. 2003. The chickpea, summer cropping, and new model for pulse domestication in the ancient Near East. *The Quarterly Review of Biology* 78: 435-448.
- Aguilar-Meléndez, A., P. L. Morrell, M. L. Roose y K. Seung-Chul. 2009. Genetic diversity and structure in semiwild and domesticated chiles (*Capsicum annum*; Solanaceae) from Mexico. *American Journal of Botany* 96(6): 1190-1202.
- Allaby, R. G., D. Q. Fuller y T. A. Brown. 2008. The genetic expectations of a protracted model for the origins of domesticated crops. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105(37): 13982-13986.
- Andersen, R. 2003. FAO and the management of plant genetic resources, En: Stokke, O. S. y O. B. Thommessen. Yearbook of International Co-operation on environment and development. Earthscan, London, U.K.
- Anthony, F., B. Bertrand, O. Quiros, A. Wilches, P. Lashermes, J. Berthaud y A. Charrier. 2001. Genetic diversity of wild coffee (*Coffea arabica* L.) using molecular markers. *Euphytica* 118: 53-65.
- Arrellano, E. y A. Casas. 2003. Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in the Tehuacan Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 50(50): 439-453.
- Arroyo-García, R., L. Ruiz-García, L. Bolling, R. Ocete, M. A. López, C. Arnold, A. Ergul, G. Söylemezoglu, H. I. Uzun, F. Cabello, J. Ibáñez, M. K. Aradhya, A. Atanassov, I. Atanassov, S. Balint, J. L. Cenis, L. Costantini, S. Goris-Pejic, F. Pelsy, N. Primikirios, V. Risovannaya, K. A. Roubelakis-Angelakis, H. F. Lefort y J. M. Martínez-Zapater. 2006. Multiple origins of cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L. ssp. *sativa*) based on chloroplast DNA polymorphisms. *Molecular Ecology* 15(12): 3707-3714.
- Avise, J. C. 2000. *Phylogeography*. The history and formation of species. Harvard University Press, Cambridge, USA. 447 p.
- Avise, J. C. 2006. *Evolutionary Pathways in Nature: A Phylogenetic Approach*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Avise, J. C. 2009. Phylogeography: retrospect and prospect. *Journal of Biogeography* 36: 3-15.
- Badr A., K. Müller, R. Schäfer-Pregl, H. El Rabey, S. Effgen, H. H. Ibrahim, C. Pozzi, W. Rohde y F. Salamini. 2000. On the origin and domestication history of barley (*Hordeum vulgare*) *Molecular Biology and Evolution* 17(4): 499-510.
- Bahlo M. y R. C. Griffiths. 2000. Inference from gene trees in a subdivided population. *Theoretical Population Biology* 57: 79-95.
- Baig M., A. Beja-Pereira, R. Mohammad, K. Kulkarni, S. Farah y G. Luikart. 2005. Phylogeography and origin of Indian domestic cattle *Current Science* 89(1): 38-40.

- Baldoni, S. 2006. Genetic structure of wild and cultivated olives in the Central Mediterranean Basin. *Annals of Botany* 98: 935-942.
- Barton, N. H. 2001. The role of hybridization in evolution. *Molecular Ecology* 10: 551-568.
- Baum, D. A. y S. Offner. 2008. Phylogenies and tree thinking. *American Biology Teacher* 70: 222-229.
- Behera, T. K., P. Sharma, B. K. Singh, G. Kumar, R. Kumar, T. Mohapatra y N. K. Singh. 2006. Assessment of genetic diversity and species relations in eggplant (*Solanum melongena* L.) using STMS markers. *Scientia Horticulture* 107: 352-357.
- Beja-Pereira, A., D. Cramelli, C. Lalueza-Fox, C. Vernesi, N. Ferrand, A. Casoli, F. Goyache, L. J. Royo, S. Conti, M. Lari, A. Martini, L. Ouregh, A. Magid, A. Atash, A. Zsolnai, P. Boscato, C. Triantaphylidis, K. Ploumi, L. Sineo, F. Mallegni, P. Taberlet, G. Erhardt, L. Sampietro, J. Bertranpetit, G. Barbujani, G. Luikart y G. Bertorelle. 2006. The origin of European cattle: Evidence from modern and ancient DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 103(21): 8113-8118.
- Beja-Pereira, A., R. England, N. Ferrand, S. Jordan, A. O. Bakhiet, M. A. Abdalla, M. Mashkour, J. Jordana, P. Taberlet y G. Luikart. 2004. African origins of the Domestic Donkey. *Science* 304: 1781.
- Benz, B. 2001. Archaeological evidence of teosintle domestication from Guilá Naquitz, Oaxaca. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 98(4): 2104-2106.
- Bitocchi, E., L. Nanni, E. Bellucci, M. Rossi, A. Giardini, P. S. Zeuli, G. Logozzo, J. Stougaard, P. McClean, G. Attene y R. Papa. 2012. Mesoamerican origin of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is revealed by sequence data. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 109: E788-E796.
- Boege, E. 2009. Centros de origen, pueblos indígenas y diversificación del maíz. *Ciencias (UNAM)* 92: 18-28.
- Blackman, B. K., M. Scascitelli, N. C. Kane, H. H. Luton, D. A. Rasmussen, R. A. Bye, D. L. Lentz and L. H. Rieseberg. 2011. Sunflower domestication alleles support single domestication center in eastern North America. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 108(34): 14360-14365.
- Brandenburg, W. A. 2001. RAPD-PCR analysis of the genetic origin of sea beet (*Beta vulgaris* ssp. *maritima*) at Germany's Baltic Sea coast. *Basic and Applied Ecology* 2(4): 341-349.
- Breton, C., G. Besnard y A. Bervillé. 2006. Chapter 11: Using multiple types of molecular markers to understand olive phylogeography, En: M. A. Zeder, D. G. Bradley, E. Emshwiller, B. D. Smith (eds.). *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*. University of California Press, USA. pp. 143-151.
- Breton C., S. Tersac y A. Bervillé. 2006. Genetic diversity and gene flow between the wild olive and the olive: several Plio-Pleistocene refuge zones in the Mediterranean basin suggested by SSR analysis. *Journal of Biogeography* 33: 1916-1928.
- Bryant, V. M. 2003. Invisible clues to New World plant domestication. *Science*, 299: 1029-1030.
- Brown, T. A. 1999. How ancient DNA may help in understanding the origin and spread of agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B, Biological Sciences* 354: 89-98.
- Brubaker, C. y J. Wendel. 1994. Reevaluating the origin of domestication cotton (*Gossypium hirsutum*; Malvaceae) using restriction fragment length polymorphisms (RFLPs). *American Journal of Botany* 81(10): 1309-1326.
- Burger, J. C., M. A. Chapman y J. M. Burke. 2008. Molecular insights into the evolution of crop plants. *American Journal of Botany* 95(2): 113-122.
- Bye, R., L. Cervantes y B. Rendón. 2002. Etnobotánica en la región de Chamela, Jalisco, México, En: F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García y M. Quesada (eds.). *Historia de Chamela*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. pp. 545-559.
- Bye, R., L. Trejo y M. Olson. 2008. *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch. En: García-Mendoza (ed.), *Calendario 2008 del Instituto de Biología, UNAM*. pp. 2.
- Carter, T. E. J., R. L. Nelson, C. H. Sneller, y Z. Cui. 2004. Genetic diversity in soybean. En: H. R. Boerma y J. E. Specht (eds.), *Soybean monograph*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin, USA. pp. 303-416.
- Casas, A., J. Caballero y A. Valiente-Banuet. 1999. Use, management and domestication of columnar cacti in south-central Mexico: a historical perspective. *Journal of Ethnobiology* 19:71-95.

- Casas, A., A. Otero-Arnaiz, E. Pérez-Negrón y A. Valiente-Banuet. 2007. *In situ* Management and Domestication of Plants in Mesoamerica. *Annals of Botany* 100:1101-1115.
- Chacón, S. M., B. Pickersgill y D. G. Debouck. 2005. Domestication patterns in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and the origin of the Mesoamerican and Andean cultivated races. *Theoretical and Applied Genetics* 110: 432-444.
- Clatke, A. C., M. K. Burtenshaw, P. A. McLenachan, D. L. Ericsson y D. Penny. 2006. Reconstructing the origins and dispersal of the polynesian bottle gourd (*Lagenaria siceraria*). *Molecular Biology Evolution* 23(5): 893-900.
- Clement, M., D. Posada y K. A. Crandall. 2000. TCS: a computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9: 1657-1659.
- Coart, E., S. van Glabeke, M. de Loose, A. S. Larsen y I. Roldán-Ruiz. 2006. Chloroplast diversity in the genus *Malus*: new insights into the relationship between the European wild apple (*Malus silvestris* (L.) Mill.) and the domesticated apple (*Malus domestica* Borkh.). *Molecular Ecology* 15 (8): 2171-2182.
- Corander, J., J. Siren y E. Arjas. 2008. Bayesian spatial modeling of genetic population structure. *Computational Statistics* 23(1): 111-129.
- Dane, F. y J. Liu. 2007. Diversity and origin of cultivated and citron type watermelon (*Citrullus lanatus*). *Genet Resour Crop Evolution*, 54: 1255-1265.
- De Candolle, A. P. 1855. *La géographie botanique raisonnée*. Paris.
- De Candolle, A. P. 1883 (versión en inglés, 1967). *Origin of cultivated plants*. Hafner Publishing Company, New York, USA. 468 p.
- De Wet, J. M. J. y J. P. Huckabay. 1967. The origin of *Sorghum bicolor*. II. Distribution and domestication. *Evolution* 21: 787-802.
- Denham, T. P., S. G. Haberle, C. Lentfer, R. Fullagar, J. Field, N. Therin, N. P. Winsborough y B. Winsborough. 2003. Origins of agriculture at Kuk Swamp in the highlands of New Guinea. *Science* 301: 189-193.
- Diamond, J. 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* 418: 700-706.
- Diamond, J. y P. Bellwood. 2003. Farmers and their languages: the first expansions. *Science* 300: 597-603.
- Ding, Z.-L., M. Oskarsson, A. Ardalán, H. Angleby, L.-G. Dahlgren, C. Tepeli, E. Kirkness, P. Savolainen y Y.-P. Zhang. 2012. Origins of domestic dog in Southern East Asia is supported by analysis of Y-chromosome DNA. *Heredity* 108: 507-514.
- Driscoll, C. A., M. Menotti-Raymond, A. L. Roca, K. Hupe, W. E. Johnson, E. Geffen, E. Harley, M. Delibes, D. Pontier, A. C. Kitchener, N. Yamaguchi, S. J. O'Brien y D. Macdonald. 2007. The Near Eastern Origin of Cat Domestication. *Science* 317: 519-529.
- Doebley, J. 1990. Molecular evidence and the evolution of maize. *Economy Botany* 44: 6-27.
- Duarte, C. M., N. Murbá y M. Holmer. 2007. Rapid domestication of marine species. *Science* 316: 382-383.
- Eguarte, L., V. Souza y X. Aguirre (compiladores). 2007. *Ecología molecular*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 592 p.
- Ellstrand, N. C., H. C. Prentice y J. F. Hancock. 1999. Gene flow and introgression from domesticated plants into their wild relatives. *Annual Review in Ecology and Systematics* 30: 539-563.
- Ellstrand, N. C. 2003. Going to "Great Lengths" to prevent the escape of genes that produce specially chemicals. *Plant Physiology* 132: 1770-1774.
- Emerson, B. C., E. Paradis y C. Thébaud. 2001. Revealing the demographic histories of species using DNA sequences. *Trends in ecology and evolution* 16: 707-716.
- Emshwiller, E. 2006. Chapter 8: Genetic data and plant domestication, En: M. A. Zeder, D. G. Bradley, E. Emshwiller, B. D. Smith (eds.). *Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms*. University of California Press, USA. pp. 91-122.
- Erickson, D. L., B. D. Smith, A. C. Clarke, D. H. Sandweiss y N. Tuross. 2005. An Asian origin for a 10,000-year-old domesticated plant in the Americas. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 102(51): 18315-18320.
- Evano, G., S. Regnaut y J. Goudet. 2005. Detecting the Lumber of clusters of individuals using the software STRUCTURE: a simulation study. *Molecular ecology* 14: 2611-2620.

- FAO, 2008. FAO, *Bianuario estadístico 2005-2006*.
www.fao.org/statistics/yearbook/
- Falush, D., M. Stephens y J. K. Pritchard. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Genetics* 164: 1567-1587.
- Falush, D., M. Stephens y J. K. Pritchard. 2007. Inference of population structure using multilocus genotype data: dominant markers and null alleles. *Molecular Ecology Notes* 7: 574-578.
- Farris, J. S. y A. G. Kluge. 1997. Parsimony and History. *Systematic Biology* 46(1): 215-218.
- Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from DNA sequences: A maximum likelihood approach. *Journal Molecular Evolution* 17: 368-376.
- Felsenstein, J. 2004. Inferring phylogenies. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts. 664 p.
- Ficetola G. F., A. Bonin y C. Miaud. 2008. Population genetics reveals origin and number of founders in a biological invasion. *Molecular Ecology* 17(3): 773-782.
- Fitzhugh, K. 2006. The abduction of phylogenetic hypotheses. *Zootaxa* 1145:1-110.
- Fitzhugh, K. 2008. Fact, theory, test and evolution. *Zoological Scripta* 37: 109-113.
- Franck, P., L. Garnery, G. Celebrano, M. Solignac y J.-M. Cornuet. 2000. Hybrid origins of honeybees from Italy (*Apis mellifera ligustica*) and Sicily (*A. m. sicula*). *Molecular Ecology* 9(7): 907-921.
- Franck, P., L. Garnery, M. Solignac y J. M. Cornuet. 1998. The origin of west European subspecies of honeybees (*Apis mellifera*) new insights from microsatellite and mitochondrial data. *Evolution* 52(4): 1119-1134.
- Fu, Y. X. y W. H. Li. 1993. Statistical tests of neutrality of mutations. *Genetics* 133: 693-709.
- Furini, A. y J. Wunder. 2004. Analysis of eggplant (*Solanum melongena*) – related germplasm: morphological and AFLP data contribute to phylogenetic. *Theoretical Applied and Genetic* 108: 197-208.
- Ge, X. J., M. H. Liu y W. K. Wang. 2005. Population structure of wild bananas, *Musa balbisiana*, in China determined by SSR fingerprinting and cpDNA PCR-RFLP. *Molecular Ecology* 14(4): 933-944.
- Gepts, P. y D. Debouck. 1991. Origin, domestication and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.), En: van Schoonhoven A, Voysest O (eds.). Common beans: research for crop improvement. Wallingford, UK:CAB International. pp. 7-53.
- Gibson, G. y S. V. Muse. 2004. A primer of genome science. Sinauer Associates. NV, USA. 378 p.
- Giuffra, E., J. M. H. Kijas, V. Amarger, Ö. Carlborg, J.-T. Jeon y L. Andersson. 2000. The Origin of the domestic pig: independent domestication and subsequent introgression. *Genetics* 154: 1785-1791.
- Gongora, J. N. J. Rawlence, V. A. Mobegi, H. Jianlin, J. A. Alcalde, J. T. Matus, O. Hanotte, C. Moran, J. J. Austin, S. Ulm, A. J. Anderson, G. Larson y A. Cooper. 2008. Ino-European and Asian origins for Chilean and Pacific chickens revealed by mtDNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105(30): 10308-10313.
- Guadagnuolo R., J. Clegg y N. M. Ellstrand. 2006. Relative fitness of transgenic vs. non-transgenic maize x teosinte hybrids: a field evaluation. *Applied Ecology* 16(5): 1967-1974.
- Gunn, B. F., L. Baudouin y K. M. Olsen. 2011. Independent Origins of Cultivated Coconut (*Cocos nucifera* L.) in the Old World Tropics. *PLoS ONE* 6(6): e21143. doi:10.1371/journal.pone.0021143
- Granados, L. G. 2004. Indicaciones geográficas y denominaciones de origen. Ministerio de Agricultura y ganadería. Consejo Nacional de Producción. Costa Rica. 160 p.
- Hammer, K., Th. Gladis y A. Diederichsen. 2003. In situ ando n-farm Management of plant genetic resources. *Europ. J. Agronomy* 19: 509-517.
- Harlan, J. R. 1975. Crops & Man. American Society of Agronomy, Inc. Crop Science Society of America, Inc. Madison, Wisconsin, USA. 284 p.
- Harris, S. A., J. P. Robinson y B. E. Juniper. 2002. Genetic clues to the origin of the apple. *Trends in Genetics* 18 (8): 426-430.
- Harter, A. V., K. A. Gardner y D. Falush. 2004. Origin of extant domesticated sunflowers in eastern North America. *Nature* 430: 201-205.
- Hartl, D. L. y A. G. Clark, 1997. Principles of population genetics. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, M. A.
- Haudry, A., A. Cenci, C. Ravel, T. Bataillon, D. Brunel, C. Poncet, I. Hochu, S. Poirier, S. Santoni, S. Glémin y J. David. 2007. *Molecular Biology Evolution* 24(7): 1506-1517.

- Henderson, J., R. Joyce, G. Hall, W. Hurst y P. McGovern. 2007. Chemical and archaeological evidence for the earliest cacao beverages. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 104 (48): 18937-18940.
- Heun, M., R. Schaefer-Pregl, D. Klawan, R. Castagna, M. Accerbi, B. Borghi y F. Salami. 1997. Site of Einkorn wheat domestication identified by DNA fingerprinting. *Science* 278: 1312-1314.
- Hey, J. y C. A. Machado. 2003. The study of structured populations- new hope for a difficult and divided science. *Genetics* 4: 535-543.
- Hubisz, M. J., D. Falush, M. Stephens y J. K. Pritchard. 2009. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources* 9: 1322-1332.
- Huelsenbeck J. P. y P. Andolfatto. 2007. Inference of populations structure under a Dirichlet process model. *Genetics* 175: 1787-1802.
- Huelsenbeck, J. P., P. Andolfatto y E. T. Huelsenbeck. 2011. Structurama: Bayesian inference of population structure. *Evolutionary Bioinformatics* 7: 55-59.
- Hymowitz, T. 1970. On the domestication of the soybean. *Economic Botany* 24: 408-421.
- Innan, H. y Y. Kim. 2004. Pattern of polymorphism after strong artificial selection in a domestication event. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101(29): 10667-10672.
- Iruela, M. R., J. Rubio, J. I. Cubero, J. Gil y T. Millan. 2002. Phylogenetic analysis in the genus *Cicer* and cultivated chickpea using RAPD and ISSR markers. *Theoretical Applied Genetic* 104: 643-651.
- Isshiki, S. N. Iwata y M. R. Khan. 2008. ISSR variations in eggplant (*Solanum melongena* L.) and related *Solanum* species. *Science Horticulture* 117: 186-190.
- Jaenicke-Després, V., E. S. Buckler, B. D. Smith, M. T. P. Gilbert, A. Cooper, J. Doebley y S. Pääbos. 2003. Early allelic selection in maize as revealed by ancient DNA. *Science* 302: 1206-1208.
- Jansen, T., P. Forster, M. A. Levine, H. Oelke, M. Hurler, C. Renfrew, J. Weber y K. Olek. 2002. Mitochondrial DNA and the origins of the domestic horse. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, USA 99(16): 10905-10910.
- Jenkins, J. A. 1948. The origin of cultivated tomato. *Economic Botany* 2: 379-392.
- Jiang, Y. L. 1982. The origination and differentiation of domesticated silkworms. Jiangsu Scientific and Technical Press, Nanjing.
- Kaplan, L. y T. F. Lynch. 1999. *Phaseolus* (Fabaceae) in archaeology: AMS radiocarbon dates and their significance for pre-colombian agriculture. *Economy botany* 53(3): 261-272.
- Karihaloo J. L. S. Brauner y L. D. Gottlieb. 1995. Random amplified polymorphic DNA variation in the eggplant, *Solanum melongena* L. (Solanaceae). *Theoretical Application Genetic* 90: 767-770.
- Dillehay, P., S. Watts, R. McDonald y T. Boucher. 2007. Domesticated nature: shaping landscapes and ecosystems for human welfare. *Science* 316: 1866-1869.
- Kislev, M. E., A. Hartmann y O. Bar-Yosef. 2006. Early domesticated fig in Jordan Valley. *Science* 312: 1372-1374.
- Kochert, G., H. T. Stalker, M. Gimenes, L. Galgaro, C. Lopes Romero y K. Moore. 1996. RFLP and cytogenetic evidence on the origin and evolution of allotetraploid domesticated peanut, *Arachis hypogea* (Leguminosae). *American Journal of Botany* 83(10): 1282-1291.
- Kochhar, S. L. 1998. Economic botany in the tropics. Man Millan India, Daryaganj, New Delhi, India.
- Konishi, S., T. Izama, L. S. Y. Lin, K. Ebana, Y. Fukuta, T. Sasaki y M. Yano. 2006. A SNP caused loss of seed shattering during rice domestication. *Science* 312: 1392-1396.
- Kwak, M., J. A. Kami y P. Geps. 2009. The putative Mesoamerican domestication center of *Phaseolus vulgaris* is located in the Lerma-Santiago Basin of Mexico. *Crop Science* 49: 554-563.
- Ladizinsky, G. 1999. Identification of lentil's wild genetic stock, *Genetic Resources and Crop Evolution* 46: 115-118.
- Lashermes, P., M. C. Combes, J. Robert, P. Trouslot, A. D'Hont, F. Anthony y A. Charrier. 1999. Molecular characterization and origin of the *Coffea arabica* L. genome. *Molecular and General Genetics* 261: 259-266.
- Larson, G., K. Dobney, U. Albarella, M. Fang, E. Matisoo-Smith, J. Robins, S. Lowden, H. Finlayson, T. Brand, E. Willerslev, P. Rowley-Conwy, L. Andersson y A. Cooper. 2005. Worldwide Phylogeography of wild boar reveals multiple centers of pig domestication. *Science* 37: 1618-1621.
- Larson, G., U. Albarella, K. Dobney, P. Rowley-Conwy, J. Schiber, A. Tresset, J. D. Vigne, C. J. Edwards, A. Schlumbaum, A. Dinu, A. Balacsescu, G. Dolman, A. Tagliacozzo, N.

- Manaseryan, P. Miracle, L. V. Wijngaarden-Bakker, M. Masseti, D. G. Bradley y A. Cooper. Ancient DNA, pig domestication, and the spread of the Neolithic into Europe. 2007. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 104(39): 15276-15281.
- Lentfer, C. J. y R. C. Green. 2004. Phytoliths and the evidence for banana cultivation at the Lapita Reber-Rakival Site on Watom Island, Papua New Guinea. *Records of the Australian Museum*, Supplement 29: 75-88.
- Lentz, D. L., R. Bye, V. Sánchez-Cordero. 2008. Ecological niche modeling and distribution of wild sunflower (*Helianthus annuus* L.) in Mexico. *International Journal of Plant Sciences* 169(4): 541-549.
- Lev-Yadun, S., A. Gopher y S. Abbo. 2000. The cradle of agriculture. *Science* 288: 1602-1603.
- LISBON. 1979. The international system of appellations of origin. Arreglo de Lisboa relativo a la protección de las denominaciones de origen y su registro internacional. <http://www.wipo.int/lisbon/es/bulletin/>
- Loftus, R. T., D. E. MacHugh, D. G. Bradley y P. M. Sharp. 1994. Evidence for two independent domestications of cattle. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 91: 2757-2761.
- Malécot, V., T. Marcussen, J. Munzinger, R. Yockteng y M. Henry. 2007. On the origin of the sweet-smelling Parma violet cultivars (Violaceae): wide intraspecific hybridization, sterility, and sexual reproduction. *American Journal of Botany* 94(1): 29-41.
- Marshall, F. 1989. Rethinking the role of *Bos indicus* in Sub-Saharan Africa. *Current Anthropology* 30: 235-240.
- Matsuoka, Y. 2002. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 99(9): 6080-6084.
- Mayer, M. S., y P. S. Soltis. 1994. Chloroplast DNA phylogeny of Lens (Leguminosae): Origin and diversity of the cultivated lentil. *Theoretical and Applied Genetics* 87: 773-781.
- MacHugh, D., M. D. Shriver, R. T. Loftus, P. Cunningham y D. G. Bradley. 1997. Microsatellite DNA variation and the evolution, domestication and phylogeography of taurine and zebu cattle (*Bos Taurus* and *Bos indicus*). *Genetics* 146: 1071-1086
- Maughan, P. J., B. A. Kolano, J. Maluszynska, N. D. Coles, A. Bonifacio, J. Rojas, C. Coleman, M. Stevens, D. J. Fairbanks, S. E. Parkinson y E. Jellen. 2006. Molecular and cytological characterization of ribosomal RNA genes in *Chenopodium quinoa* and *Chenopodium berlandieri*. *Genome* 49: 825-839.
- Mbida, Ch., E. De Langhe, L. Vrydaghs, H. Doutrelepont, Ro. Swennen, W. van Neer y P. de Maret. 2006. Documenting banana cultivation by phytolith analysis: case study, prospects, and limits of the morphological paradigm. En: M. A. Zeder, D. G. Bradley, E. Emshwiller, B. D. Smith (eds.). Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological. University of California Press. pp. 68-81.
- McGover, P. E. 2003. *Ancient Wine: the Search for the Origins of Viniculture*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 335 p.
- Miller, A. J., y J. H. Knouft. 2006. GIS-based characterization of the geographic distributions of wild and cultivated populations of the Mesoamerican fruit tree *Spondias purpurea* (Anacardiaceae). *American Journal of Botany* 93(12): 1757-1767.
- Miller, A. J., y B. A. Schaal. 2005. Domestication of a Mesoamerican cultivated fruit tree, *Spondias purpurea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102(36): 12801-12806.
- Miller, A. J., y B. A. Schaal. 2006. Domestication and the distribution of genetic variation in wild and cultivated populations of the Mesoamerican fruit tree *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* 15(6): 1467-1480.
- Merrick, L. C. 1995. Squash, pumpkins and gourds: Cucurbita (Cucurbitaceae). En: J. Smart and N. W. Simmonds (eds.), Evolution of crop plants, 2nd ed., 97-105. Longman, London, U.K.
- Morrell, P. L., y M. T. Clegg. 2007. Genetic evidence for a second domestication of barley (*Hordeum vulgare*) east of the Fertile Crescent. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 104(9): 3289-3294.
- Morrell, P. L., E. S. Buckler y J. Ross-Ibarra. 2012. Crop genomics: advances and applications. *Nature Reviews Genetics* 13:85-96.
- Motamayor, J. C., A. M. Risterucci, M. Heath y C. Lanaud. 2003. Cacao domestication II: progenitor germplasm of the Trinitario cacao cultivar. *Heredity* 91: 322-330.

- Motamayor, J. C., A. M. Risterucci, P. A. Lopez, C. F. Ortiz, A. Moreno y C. Lanaud. 2002. Cacao domestication I: the origin of the cacao cultivated by the Mayas. *Heredity* 89: 380-386.
- Nesbitt, T. C., y S. D. Tanksley. 2002. Comparative sequencing in the genus *Lycopersicon*: Implications for the evolution of fruit size in the domestication of cultivated tomatoes. *Genetics* 162: 365-379.
- Nordborg, M. 2000. Coalescent theory, En: Balding, D. J., M. J. Bishop y C. Cannings (eds.). *Handbook of statistical genetics*. John Wiley and Sons, London, United Kingdom. pp. 1-37.
- Olsen, K. M. 2002. Population history of *Manihot esculenta* (Euphorbiaceae) inferred from nuclear DNA sequences. *Molecular Ecology* 11(5): 901-911.
- Olsen, K. M., y B. A. Schaal. 1999. Evidence on the origin of cassava: phylogeography of *Manihot esculenta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 5586-5591.
- Olsen, K. M., y B. A. Schaal. 2001. Microsatellite variation in cassava (*Manihot esculenta*, Euphorbiaceae) and its wild relatives: further evidence for a southern Amazonian origin of domestication. *American Journal of Botany* 88(1): 131-142.
- Olsen, K. M., y M. D. Purugganan. 2002. Molecular evidence on origing and evolution of glutinous rice. *Genetics* 162: 941-950.
- Olsen, K. M., y B. L. Gross. 2008. Detecting multiple origins of domesticated crops. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105(37): 13701-13702.
- Oumar, I., C. Mariac, J. L. Pham y Y. Vigouroux. 2008. Phylogeny and origing of pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br) as revealed by microsatellite loci. *Theoretical and Applied Genetics* 117: 489-497.
- Ozkan, H., A. Brandolini, C. Pozzi, S. Affgen, J. Wunder y F. Salamini. 2005. A reconsideration of the domestication geography of tetraploid wheats *Theoretical Applied and Genetic* 110: 1052-1060.
- Ozkan, H., A. Brandolini, R. Schäfer-Preg y F. Salamini. 2002. AFLP Analysis of a collection of tetraploid wheats indicates the oringin of Emmer and Hard wheat domestication in southeast Turkey. *Molecular Biology and Evolution* 19: 1797-1801.
- Palomino, G., L. Trejo y E. De la Cruz. 2008. Nuclear genome size and chromosome analysis in *Chenopodium quinoa* and *C. berlandieri* subsp. *nuttalliae*. *Euphytica* 164: 221-230.
- Panchal, M. y M. A. Beaumont. 2007. The automation and evaluation of nested clade phylogeographic analysis. *Evolution* 61: 1466-1480.
- Pang, J. F., C. Luetsch, X. J. Zou, A. Zhang, L. Y. Luo, H. Angleby, H. Ardalan, C. Ekström, A. Sköllermo, J. Lundeberg, S. Matsumura, T. Leitner, Y. P. Zhang y P. Savolainen. 2009. MtDNA indicates a single origin for dogs south of Yangtze River, less than 16,300 years ago, from numerous wolves. *Molecular Biology and Evolution* 26: 2849-2864.
- Paris, H. S., Z. Amar y E. Lev. 2012. Medieval emergence of sweet melons, *Cucumis melo* (Cucurbitaceae). *Annals of Botany* 110: 23-33.
- Perales, H. R. y J. R. Aguirre. 2008. Biodiversidad humanizada, en Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México, pp. 565-603.
- Petit, R. J. 2008. The coup de grace for the nested clade phylogeographic analysis? *Molecular Ecology* 17: 516-518.
- Petit, R. J., J. Jerome, S. Fineschi, A. Hampe, D. Salvini y G. G. Vendramin. 2005. Comparative organization of chloroplast, mitochondrial and nuclear Diversity in plant populations. *Molecular Ecology* 14: 689-701.
- Phillips, S. J., R. Anderson y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecology Model* 190: 231-259.
- Peirce, C. S. 1878. Collected papers of Charles Sanders Peirce [CP], Hartshorne, Ch. y Weiss, P. (eds.). Cambridge, MA: The Belknap Press of Harvard University Press, 1965.
- Pickersgill, B. 2007. Domestication of plants in the Americas: insights from mendelian and molecular genetics. *Annals of Botany* 100: 925-940.
- Piperno, D. 2003. Phytolith evidence for early Holocene *Cucurbita* domestication in Southwest Ecuador. *Science* 299: 1054-1057.
- Piperno, D. R., y K. V. Flannery. 2001. The earliest archaeological maize (*Zea mays* L.) from highland Mexico: New accelerator mass spectrometry dates and their implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 98(4): 2101-2103.
- Piperno, D. R., A. J. Ranere, I. Holst, J. Iriarte y R. Dickau. 2009. Starch grain and phytolith evidence for early ninth millenium B.P. maize from the Central Balsas River Valley, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 106(13): 5019-5024.

- Piry, S., A. Alapetite, J. M. Cornuet, D. Paetkau, L. Baudouin y A. Estoup. 2004. GeneClass2: A Software for Genetic Assignment and First-Generation Migrant Detection. *Journal of Heredity* 95: 536-539.
- Plucknett, D. L., y N. J. H. Smith. 1982. Agricultural research and third world food production. *Science* 217: 215-219.
- Pope, K. O., M. E. D. Pohl, J. G. Jones, D. L. Lentz, C. von Nagy, F. J. Vega y I. R. Quitmyer. 2001. Origin and Environmental setting of ancient agriculture in the lowlands of Mesoamerica. *Science* 1370-1372.
- Posada, D., K. A. Crandall y A. R. Templeton. 2000. GeoDis: a program for the cladistic nested analysis of the geographical distribution of genetic haplotypes. *Molecular Ecology* 9: 487-488.
- Posada D. y K. A. Crandall. 2001. Intraspecific gene genealogies: tres grafting into networks. *Trends in Ecology y Evolution* 16(1): 37-45.
- Pritchard, J. K., M. Stephens, P. Donnelly. 2000. Inference of population structure from multilocus genotype data. *Genetics* 155: 945-959.
- Prohens J., J. J. Ruiz y F. Nuez. 1996. The pepino (*Solanum muricatum*, Solanaceae): A new crop with a History. *Economic Botany* 50(4): 355-368.
- Ranere, A., D. R. Piperno, I. Holst, R. Dickau y J. Iriarte. 2009. The cultural and chronological context of early Holocene maize and squash domestication in the Central Balsas River Valley, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 106(13): 5014-5018.
- Raybould, A. F., y Gray, A. J. 1994. Will hybrids of genetically modified crops invade natural communities? *Trends in Ecology and Evolution* (9) 3: 85-89.
- Rodríguez, R. J. 2005. Abducción en el contexto del descubrimiento científico. *Revista de filosofía de la Universidad de Costa Rica*. 109/110: 87-97.
- Rogers, A. R., y H. Harpending. 1992. Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution* 9: 552-569.
- Ross-Ibarra, J., P. L. Morrell y B. S. Gaut. 2007. Plant domestication, a unique opportunity to identify the genetic basis of adaptation. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 104(S1): 8641-8648.
- Rosenberg, N. A., y M. Nordborg. 2002. Genealogical trees, coalescent theory and the analysis of genetic polymorphisms. *Nature Reviews Genetics* 3: 380-390.
- Rosenberg, N. A. 2004. DISTRUCT: a program for the graphical display of population structure. *Molecular Ecology Notes* 4: 137-138.
- Rosenberg, N. A., S. Mahajan, S. Ramachandran, C. Zhao, J. K. Pritchard y M. W. Feldman. 2005. Clines, clusters, and the effect of study design on the inference of human population structure. *PLoS Genet* 1(6): e70.
- Ruas, P. M., C. F. Bonifacio, D. J. Ruas, D. J. Fairbanks y W. R. Andersen. 1999. Genetic relationship among 19 accessions of six species of *Chenopodium* L. by Random Amplified Polymorphic DNA fragments (RAPD). *Euphytica* 105: 25-32.
- Rubin, C.-J., M. C. Zody, J. Eriksson, J. R. S. Meadows, E. Sherwood, M. T. Webster, L. Jiang, M. Ingman, T. Sharpe, S. Ka, F. Hallböök, F. Besnier, Ö. Carborg, B. Bed'hom, M. Tixier-Boichard, P. Jensen, P. Siegel, K. Lindblad-Tod y L. Adersson. 2010. Whole-genome resequencing reveals loci under selection during chicken domestication. *Nature* 464: 587-591.
- SAGARPA y SEMARNAT. 2012. Manifestación Impacto Regulatorio Proyecto de Acuerdo por el que se determinan los Centros de Origen y los Centros de Diversidad Genética del Maíz. http://207.248.177.30/regulaciones/scd_expediente_3.asp?ID=12/1289/200712.
- Salamini, F., M. Heun, A. Brandolini, H. Özkan y J. Wunder. 2004. Comment on "AFLP data and the origins of domesticated crops" *Genome* 47: 615-620.
- Sanjur, O. I., D. R. Piperno, T. C. Andres y W.-B. Linda. 2002. Phylogenetic relationships among domesticated and wild species of *Cucurbita* (Cucurbitaceae) inferred from a mitochondrial gene: implications for crop plant evolution and areas of origin. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 99(1): 535-540.
- Savolainen, P., Y. Zhang, J. Luo, J. Lundeberg y T. Leitner. 2002. Genetic evidence for an east Asian origin of domestic dogs. *Science* 298: 1610-1613.
- Schaal, B. A., D. A. Hayworth, K. M. Olsen, J. T. Rauscher y W. A. Smith. 1998. Phylogeographic studies in plants: problems and prospects. *Molecular Ecology* 7: 465-474.
- Schaal, B. A. y K. M. Olsen. 2000. Gene genealogies and population variation in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 97(13): 7024-7029.

- Simons, K. J., J. P. Fellers, H. N. Trick, Z. Zhang, Y.-S. Tai, B. S. Gill, y J. D. Faris. 2006. Molecular characterization of the major wheat domestication gene Q. *Genetics* 172: 547-555.
- Smith, B. D. 1997. The initial domestication of *Curcubita pepo* in the americas 10,000 years ago. *Science* 276: 932-934.
- Smith, B. D. 2006. Eastern North America as an independent centre of plant domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 103(33): 12223-12228.
- Smith, B. D. 2007. Niche construction and the behavioral context of plant and animal domestication. *Evolutionary Anthropology* 16: 188-199.
- Smith, C. E. y S. G. Stephens. 1971. Critical identification of Mexican archaeological cotton remains. *Economic Botany* 25: 160-168.
- Solano, E., y T. P. Fera. 2007. Ecological niche modeling and geographic distribution of the genus *Polianthes* L. (Agavaceae) in Mexico: Using niche modeling to improve assessments of risk status. *Biodiversity and Conservation* 16: 1885-1900.
- Spooner, D. M., K. McLean, G. Ramsay, R. Waugh y G. J. Bryan. 2005. A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 102(41): 14694-14699.
- Srisuwan, S., D. Sihachakr y S. Siljak-Yakovlev. 2006. The origin and evolution of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) and its wild relatives through the cytogenetic approaches *Plant Science* 171(3): 424-433.
- Strimmer, K. y O. G. Pybus. 2001. Exploring the demographic history of DNA sequences using the generalized skyline plot. *Molecular Biology and Evolution* 18: 2298-2305.
- Sudupak, M. A., M. S. Akkaya y A. Kence. 2004. Genetic relationships among perennial and annual *Cicer* species growing in Turkey assessed by AFLP fingerprinting. *Theoretical Applied Genetics* 108: 937-944
- Taberlet, P., A. Valentini, H. R. Rezaei, S. Naderi, F. Pompanon, R. Negrini y P. Ajmone-Marsan. 2008. Are cattle, sheep, and goats endangered species? *Molecular Ecology* 17(1): 275-284.
- Tanno, K., S. Taketa, K. Takeda, y T. Komatsuda. 2002. A DNA marker closely linked to the *vrs1* locus (roe-type gene) indicates multiple origins of six-rowed cultivated barley (*Hordeum vulgare* L.) *Theoretical and Applied Genetics* 104: 54-60.
- Tanksley, S. D. y S. R. McCouch. 1997. Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild. *Science* 277: 1063-1066.
- Taylor, J. M., R. G. Lopez, C. J. Currey y J. Janick. 2011. The poinsettia: history and transformation. *Chronica horticultrae* 51(3): 23-28.
- Templeton, A. R. 1998. Nested clade analyses of phylogeographic data: testing hypotheses about gene flow and population history. *Molecular Ecology* 7: 381-397.
- Templeton, A. R. 2006. Population genetics and microevolutionary theory. John Wiley & Sons, Inc., New Jersey. USA.
- Templeton, A. R. 2009. Statistical hypothesis testing in intraspecific phylogeography: nested clade phylogeographical analysis vs. approximate Bayesian computation. *Molecular Ecology* 18: 319-331.
- Templeton, A. R., K. A. Crandall y C. F. Sing. 1992. A cladistics analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data. III. Cladogram estimation. *Genetics* 132: 619-633.
- Troy, C. S., D. E. MacHugh, J. F. Bailey, D. A. Magee, R. T. Loftus, P. Cunningham, A. T. Chaberalain, B. C. Sykes y D. G. Bradley. 2001. Genetic evidence for Near-Eastern origins of European cattle. *Nature* 410: 1088-1091.
- Udupa, S. M., A. Sharma, R. P. Sharma y R. A. Pai. 1993. Narrow genetic variability in *Cicer arietinum* as revealed by RFLP analysis. *Journal of Plant Biochemistry Biotechnology* 2: 83-86.
- Vavilov, N. I. 1920-1940. Woks on the origin and geography of cultivated plant species was published in Russian in 1987. Reprinted 1994. Cambridge University Press, Great Britain. 500 pp.
- Velasco, R., A. Zharkikh, J. Affourtit, A. Dhingra, A. Cestaro, A. Kalyanaraman, P. Fontana, S. K. Bhatnagar, *et al.*, 2012. The genome of the domesticated Apple (*Malus x domestica* Borkh.). *Nature genetics* 42(10): 833-841.
- Vilà, C., J. A. Leonard, A. Götherström, S. Marklund, K. Sandberg, K. Lidén, R. K. Wayne y H. Ellegren. 2001. Widespread origins of domestic horse lineales. *Science* 291: 474-477.

- Vilà, C., P. Savolainen, J. E. Maldonado, I. R. Amorim, J. E. Rice, R. L. Honeycutt, K. A. Crandall, J. Lundeberg y R. K. Wayne. 1997. Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* 276: 1687-1689.
- Vitte, C., T. Ishii, F. Lamy, D. Brar y O. Panaud. 2004. Genomic paleontology provides evidence for two distinct origins of Asian rice (*Oryza sativa* L.). *Molecular Genetics and Genomics* 272: 247-251.
- VonHoldt, B. M., J. P. Pollinger, K. E. Lohmueller, Han E., H. G. Parker, P. Quignon, J. D. Degenhardt, A. R. Boyko, D. A. Earl, A. Auton, A. Reynolds, K. Bryc, A. Brisbin, J. C. Knowles, D. S. Mosher, T. C. Spady, A. Elkahoulou, E. Geffen, M. Pilot, W. Jedrzejewski, C. Greco, E. Randi, D. Bannasch, A. Wilton, J. Shearman, M. Musiani, M. Cargill, P. G. Jones, Z. Qian, W. Huang, Z.-L. Ding, Y.-P. Zhang, C. D. Bustamante, E. A. Ostrander, J. Novembre y R. K. Wayne. 2010. Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. *Nature* 464, 898-903.
- Wendel, J. F., C. L. Brubaker y A. E. Percival. 1992. Genetic diversity in *Gossypium hirsutum* and the origin of Upland cotton. *American Journal of Botany* 79: 1291-1310.
- Westengen, O. T., Z. Huamán y M. Heun. 2005. Genetic diversity y geographic pattern in early South American cotton domestication. *Theoretical and Applied Genetics* 110: 392-402.
- Wiens, J. J. y C. H. Graham. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 519-539.
- Wilson, H. D. y C. B. Heiser. 1979. The origin and evolutionary relationships of "Huauzontle" (*Chenopodium nuttalliae* Safford), domesticated chenopod of Mexico. *American Journal of Botany* 66(2): 198-206.
- Willcox, G. 2005. The distribution, natural habitats and availability of wild cereals in relation to their domestication in the Near East: multiple events, multiple centres. *Veget Hist Archaeobot* 14: 534-541.
- Wright, S. 1921. Systems of mating. *Genetics* 6: 111-178.
- Wright, S. I., I. V. Bi, S. G. Schroeder, M. Yamasaki, J. F. Doebley, M. D. McMullen y B. S. Gaut. 2005. The effects of artificial selection on the maize genome. *Science* 308: 1310- 1314.
- Wu, G.-S., Y.-G. Yao, K.-X. Qu, Z.-L. Ding, H. Li, M. G. Palanichamy, Z.-Y. Duan, N. Li, Y.-S. Chen y Y.-P. Zhang. 2007. Population phylogenomic analysis of mitochondrial DNA in wild boars and domestic pigs revealed multiple domestication events in East Asia. *Genome Biology* 8(11): R245.1-R245.12.
- Xia, Q., Y. Guo, Z. Zhang, D. Li, Z. Xuan, Z. Li, F. Dai, Y. Li, D. Cheng, R. Li, T. Cheng, T. Jiang, C. Becquet, X. Xu, C. Liu, X. Zha, W. Fan, Y. Lin, Y. Shen, L. Jiang, J. Jensen, I. Hellmann, S. Tang, P. Zhao, H. Xu, C. Yu, G. Zhang, L. Ji, J. Cao, S. Liu, N. He, Y. Zhou, H. Liu, J. Zhao, C. Ye, Z. Du, G. Pan, A. Zhao, H. Shao, H. Zeng, Wu Ping, C. Li, M. Pan, J. Li, X. Yin, D. Li, J. Wang, H. Zheng, W. Wang, X. Zhang, S. Li, H. Yang, C. Lu, R. Nielsen, Z. Zhou, J. Wang, Z. Xiang y J. Wang. 2009. Complete resequencing of 40 genomes reveals domestication events and genes in silkworm (*Bombyx*). *Science* 326: 433-436.
- Xu, D., J. Abe, J. Y. Gai, y Y. Shimamoto. 2002. Diversity of chloroplast DNA SSRs in wild and cultivated soybeans: Evidence for multiple origins of cultivated soybean. *Theoretical and Applied Genetics* 105: 645-653.
- Zeder, M. A. y B. Hesse. 2000. The initial domestication of goats (*Capra hircus*) in the Zagros Mountains 10,000 Years Ago. *Science* 287: 2254-2257.
- Zeder, M. A., E. Emshwiller, B. D. Smith y D. G. Bradley. 2006. Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology. *Trends in Genetics*, 22(3): 139-155.
- Zerega, N. J. C., D. Ragone y J. Motley. 2004. Complex origins of breadfruit (*Artocarpus altilis*, Moraceae): Implications for human migrations in Oceania. *American Journal of Botany* 91(5): 760-766.
- Zohary, D. 1989. Domestication of the Southwest Asian Neolithic crop assemblage of cereals, pulses, and flax: The evidence from the living plants. En: D. R. Harris y G. C. Hilman (eds.), Foraging and farming: The evolution of plant exploitation. Unwin Hyman, London, UK. pp. 355-375.
- Zohary, D. and M. Hopf. 2000. *Domestication of Plants in the Old World*. Oxford University Press. 197 p.
- Zohary, D. 2004. Unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Economic Botany* 58: 5-10.

CAPÍTULO 2

Historia natural de la nochebuena

RESUMEN

La nochebuena es una de las plantas de ornato más vendidas en todo el mundo, con ventas anuales que superan los cientos de millones de dólares solo en los Estados Unidos. Es el símbolo floral de la navidad y la planta de ornato de invierno por excelencia. A pesar de la importancia económica de la nochebuena poco se sabe sobre su historia natural y cultural. Nosotros comenzamos a cubrir algunos huecos sobre el estudio de la biología de la nochebuena. En este trabajo documentamos la salida de la nochebuena desde México por medio de Joel Roberts Poinsett. Además, con base en trabajo de campo con las poblaciones silvestres de nochebuena en los últimos 10 años, reportamos algunas de nuestras principales observaciones en morfología, ecología y manejo de la nochebuena que servirán de punto de partida para futuras investigaciones de esta planta emblemática.

INTRODUCCIÓN

La nochebuena, *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotsch, es una de las plantas de ornato de mayor importancia económica en el mundo (Ecke, 2011; USDA y NASS, 2011). Desde tiempos prehispánicos la nochebuena cautivó a los pueblos indígenas por sus brácteas rojas que sobresalen entre los campos secos de invierno. La llamaron cuetlaxochitl, le dieron algunos usos medicinales, la utilizaron en ofrendas y la cultivaron en jardines mesoamericanos (Sahagún, 1885; Hernández, 1946; 1959). En 1828 Joel Roberts Poinsett, primer Ministro

Plenipotenciario de los Estados Unidos en México, introduce a los Estados Unidos la nochebuena (Moon, 1956; Fry, 1994). Hoy es el símbolo floral de la Navidad en todo el mundo y la planta de ornato por excelencia de la temporada de invierno.

A pesar de la enorme importancia cultural y económica de la nochebuena, poco se ha escrito sobre su historia, biología, manejo y domesticación. Nosotros hemos comenzado a cubrir dicha carencia con trabajo de campo en los últimos diez años en el cual recopilamos datos sobre su historia, su fenología, variación morfológica, sus posibles polinizadores, manejo y domesticación. Toda esta información es una plataforma muy importante para identificar prioridades de investigación para el manejo y conservación de la nochebuena.

Este trabajo tiene varios objetivos. El primero es documentar mediante la consulta de escritos históricos la hipótesis de que Joel R. Poinsett introdujo a los Estados Unidos las nochebuenas desde Taxco, Guerrero. Otro objetivo es presentar nuestras observaciones de campo que describen características de la historia natural de las poblaciones silvestres de nochebuena. Finalmente, discutimos las perspectivas futuras de investigación sobre el estudio de la historia natural y conservación de la nochebuena.

MÉTODOS

Narrativa histórica. Los datos históricos presentados en este trabajo los obtuvimos a través de la consulta de numerosas fuentes bibliográficas de México, Estados Unidos de América y Europa. En México consultamos las bases de datos de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Las bases de datos consultadas de la UNAM fueron LIBRUNAM, SERIUNAM, TESIUNAM y Hemeroteca Latinoamericana. También consultamos las bases de datos de la

Escuela Nacional de Antropología e Historia (ENAH), Universidad Autónoma de Chapingo (UACH), Colegio de Posgraduados, Instituto de Investigaciones Dr. José María Luis Mora (Instituto Mora) y Archivo Histórico del Gobierno de Taxco de Alarcón. En los Estados Unidos se consultó las bases de datos de Historical Society of Pennsylvania, Washington University in St. Louis y Missouri Botanical Garden. De Europa se consultó la base de datos del Royal Botanic Garden Edinburgh y Freie Universität Berlin, Alemania.

Otras fuentes de datos fundamentales para describir la historia de la nochebuena fueron documentos proporcionados por el Dr. Mark H. Mayfield de Kansas State University, Joel T. Fry de Bartram Garden y Dr. Robert Bye Boettler del Jardín Botánico de la UNAM. Los documentos proporcionados por los anteriores investigadores fueron publicaciones y fuentes originales que obtuvieron como resultado de sus propias investigaciones.

Caracteres morfológicos, ecológicos y domesticación. Desde el 2001 el Dr. Mark Olson y su equipo de trabajo han visitado las poblaciones silvestres de nochebuena, de las cuales se conserva material para el análisis de ADN y apuntes de algunas observaciones con respecto a dichas poblaciones. Este trabajo fue llevado a cabo para llenar el hueco que existe en cuanto a la documentación del rango de distribución de la nochebuena en el estado silvestre. Se anotó la ubicación geográfica (incluyendo coordenadas), el hábito de la planta, su estado fenológico, las plantas asociadas, características de la vegetación, sustrato y exposición.

BREVE HISTORIA DE LA NOCHEBUENA

De cuetlaxochitl a nochebuena. La nochebuena tiene una larga tradición hortícola desde el imperio Azteca (Sahagún, 1885; Hernández 1946; 1959; Navarro, 1992). La llamaban cuetlaxóchitl que en náhuatl significa flor que se marchita (Sahagún, 1885; Hernández, 1946; 1959). Es una flor utilizada en ofrendas para los dioses como Tonantzin. Era símbolo de la sangre de los guerreros que morían en batalla, pureza entre las doncellas y decoraba los vestidos mexicas (McGinty, 1980). La utilizaron para adornar los jardines de Nezahualcoyotl y Moctezuma (McGinty, 1980). Durante la colonia los frailes franciscanos de Taxco empezaron a utilizarla en la fiesta de nacimiento de Jesús debido a sus colores brillantes y a la época de su florecimiento que coincide con dichas fiestas (McGinty, 1980; Ecke *et al.*, 1990) Actualmente es considerada como la flor de la amistad, símbolo floral mexicano que anuncia la llegada de la época navideña en todo el mundo y la planta de ornato de interior más común en invierno (Ecke, 2011; Taylor *et al.*, 2011).

La leyenda de Joel Roberts Poinsett. Tradicionalmente se atribuye a Joel Roberts Poinsett la introducción de la nochebuena a la horticultura internacional (Say, 1828; Rafinesque, 1833; Graham, 1836; Moon, 1956; McGinty, 1980; Ecke *et al.*, 1990; Fry, 1994). Poinsett nació el 2 de marzo de 1779 en Charleston, Carolina del Sur en los Estados Unidos. Poinsett estaba sumamente interesado en las ciencias, el arte, la milicia y la política (Gilpin, 1825; Gaxiola, 1936; Ralph, 1995). Sus habilidades sociales le permitieron trabajar para el gobierno de los Estados Unidos como agente especial, legislador y cónsul. En 1825 fue enviado a México bajo el nombramiento de Primer Ministro

Plenipotenciario de los Estados Unidos, cargo que mantuvo hasta 1830 (Weber, 1974).

Poinsett era también un botánico aficionado a quien le gustaba realizar caminatas a los alrededores de pueblos y caminos recolectando especímenes biológicos (Gilpin, 1825; Gaxiola, 1936; García, 1970). Como miembro de la Sociedad Filosófica Americana, ubicada en Filadelfia, realizó una expedición a distintos lugares de México en 1828 con algunos miembros de la Sociedad Histórica de Pennsylvania (William Maclure, Thomas Say y William H. Keating). Estas personas enviaron desde México a Filadelfia por lo menos cuatro cargamentos de plantas, entre las cuales pudo haberse encontrado la nochebuena (Say, 1828; Ronaldson, 1928; Fry, 1994).

¿De dónde tomó Poinsett las plantas de nochebuena? Algunos documentos indican que en 1828 Poinsett encontró las nochebuenas en las barrancas cercanas a Taxco, Guerrero en México (McGinty, 1980; Ecke *et al.*, 1990). También, es posible que el interés de Poinsett por cultivar la nochebuena en los Estados Unidos surgiera al conocer los usos y cultivos de la nochebuena en México. Incluso puede ser que haya mandado a Filadelfia plantas de cultivos mexicanos. El lugar o los sitios de los cuales procedieron las nochebuenas que Poinsett mandó a los Estados Unidos sigue siendo un misterio.

Lo que sí se conoce con mayor claridad es el paradero de las nochebuenas enviadas por Poinsett. Graham (1836) menciona que en 1828 Poinsett envió plantas y semillas de nochebuena al Jardín Botánico de Bartram en Filadelfia (Rafinesque, 1833) y a Charleston. Fry (1994), indica que la aclimatación de las plantas y su cultivo se dio en dicho jardín bajo el cuidado de la nieta de John Bartram, Ann Bartram, y su esposo Robert Carr. En 1929 los Bartram presentaron

Poinsettia pulcherrima en la primera exposición semi-anual de frutos, flores y plantas de la Pennsylvania Horticultural Society, conocido hoy como la Feria de Flores de Filadelfia (www.bartramsgarden.org). Pocos años después de la introducción de la nochebuena en Filadelfia, las casas cercanas a Bartram comenzaron a presentar nochebuenas en sus invernaderos a las cuales llamaban Poinsettias (Rafinesque, 1833). En 1833 Robert Buist introdujo las nochebuenas cultivadas por los Bartram al Real Jardín Botánico de Edimburgo (Graham, 1936). Lamentablemente en la actualidad no hay plantas vivas ni ejemplares de herbario de nochebuenas enviadas por Poinsett en el Jardín Botánico de Bartram (Fry, comunicación personal). Los herbarios de Filadelfia y Edimburgo también carecen de ejemplares de aquellos cultivos de *E. pulcherrima*.

BOTÁNICA

Historia taxonómica. La nochebuena, *Euphorbia pulcherrima* ha recibido varios nombres taxonómicos. En 1834 Johann Klotzsch realizó la descripción de la nochebuena basándose en distintos materiales incluyendo el ejemplar 9259 del Herbarium Willdenow del Museum Botanicum Berolinense, Berlin-Dahlem, Alemania (Klotzsch, 1834). Este ejemplar fue nombrado por Willdenow *Euphorbia pulcherrima* y es una colecta de Humboldt (1803-1804). Otros ejemplares de la colección del herbario de Willdenow son considerados sinónimos de *E. pulcherrima*. Estos ejemplares son *E. diversifolia* (Humbolt, 9257) y *E. coccinea* (Humbolt, 9258) (Klotzsch, 1834). Graham describió, en 1836, a la nochebuena bajo el nombre de *Poinsettia pulcherrima* basándose también en los ejemplares del herbario Willdenow y sin tener conocimiento del trabajo de Klotzsch (Graham, 1836).

Rafinesque en 1833 en el *Atlantic Journal* publica una pequeña nota para comentar sobre las euforbias cultivadas en el jardín Bartram enviadas por Poinsett. A estas plantas Rafinesque las nombra como *Pleuradena coccinea*, también conocida en esa época como *Euphorbia Poinseti* en Filadelfia. Sessé y Mociño la llamaron *Euphorbia fastuosa*. El ejemplar de estos botánicos procede de Xochitlán, Morelos y fue enviado a Madrid en 1786 pero dicho nombre fue publicado hasta 1889 (McVaugh, 2000).

La nochebuena también ha sido llamada *E. heterophylla* (Klotzsch, 1834), *E. erythrophylla* Bertol. (Bertolini, 1840), *E. lutea* Alam ex Boiss y *E. diversifolia* Willd. ex Boiss. (de Candolle, 1862), *E. poinsettiana* Buist ex Giah. (Buist, 1836), mientras individuos con brácteas blancas o amarillas han recibido nombres tales como *Poinsettia pulcherrima* var. *albida* Maund (1838) y *E. pulcherrima* fo. *lutea* Steyerl (1940). Finalmente el nombre válido es *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch. (Klotzsch, 1834).

Variación morfológica

Hábito. El hábito de la nochebuena es de arbustivo a pequeños árboles. La ramificación de las plantas silvestres de nochebuena es alterna y puede darse desde la base. En el campo hemos observado que la mayoría de las nochebuenas silvestres alcanza los 4 m de altura. Las plantas más grandes las hemos observado en Taxco. En esta región las plantas pueden alcanzar los 10 m de altura y presentan troncos gruesos y tienen la forma de árboles. En Guatemala también hemos observado plantas de 10 m. Las poblaciones de plantas de menor altura las hemos observado en el norte de México.

Los tallos de nochebuena al ser muy delgados suelen encorvarse. Algunas nochebuenas forman enredaderas con otras plantas. Muchas de ellas forman agregados de plantas bajo la sombra. Los tallos terminales son verdes y huecos.

Hojas. Las hojas de las nochebuenas silvestres son escasas, alternas, de forma ovada, hastada, ligera o claramente sinuadas, con venación evidente, muchas veces con pubescencia en ambas caras, verde en el haz y verdoso en el envés (Modificado de Graham, 1836). En las poblaciones silvestres se observa variación en las formas de las hojas. A lo largo de su desarrollo, las hojas pueden pasar por más de una de las formas que se observan en la Figura 1.

Las plantas pierden las hojas durante y después de fructificar en los meses de febrero a marzo y después vuelven a generar nuevas hojas incluso antes de la llegada de las lluvias. En ambientes muy húmedos como en los que se encuentran algunas poblaciones de Chiapas las plantas conservar sus hojas todo el año.

El tipo de hoja ha sido un carácter seleccionado para la generación de cultivares. Los cultivares más antiguos son de brácteas lanceoladas y delgadas como las plantas silvestres. Después, se incrementó el área y el número de brácteas (Figura 2).

Inflorescencias, frutos y semillas. Las inflorescencias de las nochebuenas están agregadas en la parte terminal de las ramas. Las inflorescencias se conocen como ciatios, que son agregados de flores masculinas rodeando una flor femenina y en conjunto cubiertas por un involucre caliciforme en forma de copa. Los frutos de las nochebuenas son capsulares, con una semilla por cada lóculo (modificado de Graham, 1836). La dispersión de las semillas es por dehiscencia mecánica, la cual expulsa las semillas cerca de la planta madre.

Hemos observado en las poblaciones silvestres de nochebuena nuevas plantas provenientes de los bancos de semillas una vez que comienzan las lluvias. En la Universidad de Chapingo han cuantificado la germinación de semillas de una población de nochebuena de Taxco, Guerrero y el porcentaje es hasta del 67.39% (González, 2007).

Las brácteas de las poblaciones silvestres se encuentran agregadas en la parte terminal de las ramas. La variación del tamaño, número y forma de las brácteas entre las poblaciones es enorme (Figura 3). Sin embargo, la mayoría son lanceoladas y angostas. Dentro de las poblaciones las brácteas presentan distintas tonalidades de rojo y existen poblaciones enteras que sólo presentan brácteas blancas.

Polinizadores. No se han realizado estudios para conocer el tipo de polinización o reproducción de *E. pulcherrima*. En el género *Euphorbia* la polinización es generalista. La mayoría de polinizadores que se han reportado para las especies de este género son insectos, algunos pájaros y anemofilia residual (Meeuse *et al.*, 1989; Webster, 1994). Para el subgénero *Poinsettia* se han identificado como polinizadores algunas especies de colibrís y algunas mariposas (Meeuse *et al.*, 1989; Webster, 1994). Nosotros en el campo hemos visto ocasionalmente acercarse a las flores de plantas silvestres de *Euphorbia pulcherrima* algún tipo de mosca, avispas y con frecuencia están llenas de hormigas. Vit (2004) reportó la presencia de abejas mieleras (*Apis mellifera* L.) en cultivos de nochebuena y plantas de jardín.

Fenología. Hemos observado en las poblaciones silvestres de nochebuena que las semillas germinan en los meses de junio-julio. Las plántulas que sobreviven crecen hasta formar flores en los meses de octubre a marzo. Durante

los meses de diciembre y enero se forman los frutos cuyas semillas se dispersan en febrero-marzo. Después de dispersar las semillas, las plantas permanecen sin frutos ni hojas durante la temporada de secas. Una vez que regresan las lluvias o un poco antes vuelven a formar hojas y continúan con el resto del ciclo.

Tipos de suelo. Las poblaciones silvestres de nochebuena que colectamos crecen en suelos rogosol, feozem, cambrisol, acrisol y leptosol (con base en la Cartografía edáfica de INEGI, 1982-1988). La mayor parte de las poblaciones se encuentran en regosoles y feozem. Estos suelos son jóvenes, no consolidados y generados por los productos residuales de la erosión hídrica de las pendientes de las barrancas. Los regosoles los encontramos en el noroeste de México y los feozem a lo largo de toda la distribución de *E. pulcherrima*. En el suroeste de México encontramos que las poblaciones silvestres de nochebuena crecen principalmente en cambisoles o suelos con moderado desarrollo que forman terrones. En las zonas más húmedas del suroeste de México las nochebuenas crecen en acrisol, leptosol y feozem. Los acrisoles y leptosoles presentan una textura arenosa y son sensibles a la lixiviación (FAO-ISRIC-ISSS, 1998).

DOMESTICACIÓN

Los cultivares de nochebuena pueden ser a simple vista muy diferentes de las plantas silvestres (Fig. 2). Muchos de estos cultivares son el resultado de cruza entre distintos fenotipos de *Euphorbia pulcherrima* seleccionados artificialmente o pueden ser cruza entre distintas especies como lo es el cultivar Dulce Rosa, resultado de la crusa entre *E. pulcherrima* y *E. cornastra* (Moon, 1956; Ecke *et al.*, 1990; Ecke, 2011).

Actualmente no se cuenta con la caracterización genotípica o fenotípica para poder afirmar que la nochebuena es una planta domesticada. Este es una línea de investigación muy importante por abordar. Nuestro trabajo en campo con la nochebuena silvestre nos ha permitido generar un criterio para reconocer las plantas silvestres de los cultivos tradicionales o comerciales (Tabla 1). Cabe aclarar que llamamos cultivos tradicionales a aquellos que se generan a pequeña escala y con esquejes de plantas silvestres. Llamamos cultivos comerciales aquellos que se generan a gran escala, con variedades patentadas o registradas de las cuales en su mayoría fueron creadas fuera de México.

Diferencias entre plantas silvestres y cultivares de nochebuena.

a) Ubicación geográfica. Nos basamos en los ejemplares herborizados de los siguientes herbarios: Herbario Nacional de México (MEXU), Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB), Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME), Herbario de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (HUMO), Herbario de la Universidad Autónoma de Chapingo (CHAPA), Missouri Botanical Garden Herbarium (MBG) y Huntington Botanical Gardens Herbarium (HNT). Estas colectas forman parte de poblaciones de individuos fuera de asentamientos humanos en bosque tropical subcaducifolio, bosque tropical caducifolio y selva mediana subcaducifolia; a lo largo de la costa del Pacífico desde el norte de México hasta Guatemala y en el oeste de México.

b) Morfología. Las plantas silvestres de nochebuena no presentan la ramificación frecuente que se observan en las plantas cultivadas. La ramificación de muchos de los cultivares es de un solo tallo principal generada por la infección de un fitoplasma (Lee *et al.*, 1997). Las plantas silvestres presentan varias ramas alternas que pueden derivarse desde la base del tallo. Las inflorescencias de las

nochebuenas silvestres están formadas de tres a cuatro ramificaciones cada una con ciatios alternados hasta la punta de la ramificación y cada ciatio tiene una bráctea. La anterior conformación genera una inflorescencia de forma estrellada extendida, con brácteas más angostas y en mayor número en comparación con los cultivares. En los cultivares las inflorescencias se observan más compactas o “dobles” debido al acortamiento de entre nudos generado por la selección y el uso de químicos o la estimulación mecánica como el cortar o pinchar los tallos (Ecke *et al.*, 1990; Potter y Eames, 1997). El acortamiento entre nudos genera la apariencia de que las inflorescencias presentan mayor número de brácteas.

c) Reproducción. Las plantas silvestres de *E. pulcherrima* generan frutos con semillas. La mayoría de las flores de los cultivares no generan frutos o no terminan de formarlos. El cultivo de nochebuenas es a través de esquejes y otras formas de reproducción asexual (Ecke *et al.*, 1990). Los productores de nochebuena evitan utilizar las semillas para producir nuevas plantas, ya que consideran generaría una producción más lenta y tendrían un menor control de los caracteres deseables para su comercio. Aunque algunos cultivares comerciales siguen generando algunas semillas, desconocemos su fertilidad y la capacidad para establecerse en ambientes naturales.

d) Invasividad. Observamos que en el campo es difícil observar plantas silvestres creciendo solas fuera de las poblaciones debido a que fácilmente se desecan. Los cultivares comerciales se generan en ambientes controlados. Los cultivares sin el cuidado del hombre podrían tener dificultades para establecerse fuera de cultivo. El establecimiento de los cultivares comerciales en el campo queda como una pregunta abierta para posteriores estudios.

e) Marcadores moleculares. Nuestro trabajo en ecología molecular nos ha permitido relacionar los haplotipos o variantes genéticas entre silvestres y cultivares (Capítulo 3). Hemos podido reconocer plantas silvestres de cultivares y plantas de poblaciones silvestres transplantadas a jardines. Reconocimos que solo 2 de 12 haplotipos silvestres de cloroplasto son utilizados en la generación de cultivares. La alta estructuración genética de las poblaciones silvestres nos permite la identificación de la procedencia de las poblaciones silvestres de las plantas pero también es un indicio de que el flujo génico se está perdiendo entre las poblaciones, lo que significa un riesgo para la permanencia de la nochebuena silvestre.

Manejo tradicional de la nochebuena. El manejo tradicional de plantas se ha descrito como sistemas de manipulación no agrícola de poblaciones o comunidades vegetales (Casas *et al.*, 1997 y 2007). Este tipo de manejo surgió mucho antes que la agricultura con la plena intención de promover la abundancia de algunos productos vegetales para satisfacer las necesidades humanas. Este tipo de prácticas puede llevar a la domesticación de plantas sin la necesidad de ser propiamente cultivadas (Casas *et al.*, 1997 y 2007). Actualmente existe una amplia gama de manejos tradicionales de plantas silvestres que pueden llegar a ser muy específicos dependiendo del resultado deseado.

La nochebuena es cultivada en algunos lugares de México por ser parte de la medicina popular. Las inflorescencias se emplean como febrífugo y se aplican cataplasmas de las hojas sobre la piel para combatir picaduras de insectos e inflamaciones. También se realizan aplicaciones tópicas de látex en erisipela y verrugas. La han utilizado para incrementar o promover la secreción de leche, como anticonceptivo, depilatorio y para calmar el dolor de muelas (Aguilar *et al.*,

1994; Argueta *et al.*, 1994; Bye *et al.*, 2008). Sin embargo, poco se ha indagado en la eficacia de sus usos medicinales incluso se ha reportado que presenta propiedades tóxicas por lo cual deben ser considerados con muchas reservas (Baas, 1977; Smith-Kielland *et al.*, 1996; Massmania, 1998; Ibáñez *et al.*, 2004). En el campo nosotros observamos ciertos tipos de manejo de las nochebuenas silvestres que a continuación mencionamos.

Trasplante. El cultivo tradicional de la nochebuena se lleva a cabo a través de trasplante. Este tipo de manejo es simplemente tomar una rama de una población silvestre cercana y colocarla en el jardín. Algunas personas tienen un mayor número de plantas en los traspatios para obtener más flores al final del año y usarlas en adornos u ofrendas. En los estados de Oaxaca y Morelos conocimos personas que en sus patios traseros enraizaban las plantas silvestres en macetas para venderlas en la temporada navideña a locales o foráneos. La gente de estos lugares conservaba a las plantas en el interior de sus casas durante las fiestas de diciembre. Después, algunas de estas plantas las siembran en los jardines.

Recolección. En algunas poblaciones cercanas a Taxco, Guerrero y en Oaxaca, hemos observado que cortan las inflorescencias de las nochebuenas silvestres para adornar altares. En algunas fiestas patronales de fin de año, como las de 12 de diciembre, se juntan grandes rollos de inflorescencias silvestres de nochebuena para celebrar las fiestas. Es importante mencionar que si en la recolección se cortan la mayoría de las inflorescencias de las plantas silvestres esto podría estar cambiando la constitución genética de la población y poner en riesgo la permanencia de las siguientes generaciones silvestres.

Tolerancia. En Morelos, Guerrero, Jalisco, Nayarit, Sinaloa, Chiapas y Guatemala poblaciones silvestres fueron sustituidas por potreros o cultivos de

café. En ocasiones los campesinos dejan algunas plantas de nochebuenas en los límites de los campos de trabajo.

CONCLUSIONES

La nochebuena ha sido utilizada y cultivada en jardines de México desde épocas prehispánicas. En nuestra investigación encontramos documentos históricos que sustentan la introducción de la nochebuena a los Estados Unidos desde México por envíos de Joel Roberts Poinsett al Jardín Botánico de Bartram Filadelfia en 1828 (Say, 1828; Rafinesque, 1833; Graham, 1836; Moon, 1956; McGinty, 1980; Ecke *et al.*, 1990; Fry, 1994) y posteriormente a Europa en 1834 por Robert Buist (Rafinesque, 1833; Graham, 1836; Fry, 1994). Encontramos solo dos documentos que sugieren que las nochebuenas que Poinsett envió a los Estados Unidos eran de Taxco, Guerrero (McGinty, 1980; Ecke *et al.*, 1990).

En 1834 Johann Klotzsch determina a la nochebuena como *Euphorbia pulcherrima* Will. ex Klotzsch utilizando distintos ejemplares de herbario sin nombrar alguno de estos como el ejemplar tipo.

No se cuenta con estudios a través de los cuales se pueda considerar a los cultivares de la nochebuena como plantas domesticadas. Nosotros distinguimos a los cultivares de las poblaciones silvestres de nochebuena a través de las siguientes características: Las poblaciones silvestres no dependen del hombre para sobrevivir y crecen en ambientes generalmente aislados de asentamientos humanos. Estas poblaciones crecen generalmente en barrancas de bosque tropicales subcaducifolios. Las plantas de las poblaciones silvestres se ramifican a lo largo de todo el tallo a comparación de gran parte de los cultivares que presentan un solo tallo dominante. Las poblaciones silvestres forman frutos con

semillas a comparación de los cultivares en los cuales difícilmente generan semillas. Se puede realizar la distinción entre cultivares y silvestres a través de marcadores moleculares.

Las poblaciones silvestres de nochebuena presentan el manejo de transplante, recolección y tolerancia.

Reconocemos las futuras líneas de investigación en la historia cultural y natural de la nochebuena: comprobar las propiedades medicinales de la nochebuena, tipificar la especie, cuantificar la variación morfológica en las poblaciones silvestres y cultivares, conocer la forma de reproducción de la nochebuena y sus posibles polinizadores, analizar el porcentaje de germinación de las semillas silvestres y de los cultivares, determinar si la nochebuena es una planta domesticada a través de la descripción de un síndrome de domesticación o a través de diferencias genéticas.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), al programa de becas nacionales para estudios de posgrado del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), al programa de becas del Instituto de Ciencia y Tecnología del Distrito Federal (ICYTDF), al financiamiento otorgado por National Geographic Society CRE grant 8710-09, al proyecto CONACYT SEP-2004-CO1-46475 (CONACYT-Fondo sectorial de investigación para la educación) "Diversificación de angiospermas de México: relojes moleculares, tasas de especiación, biomecánica y espacios ecológicos", al proyecto PAPIIT IN228707 "El método comparativo filogenético y la evolución estructural en las plantas" y al Instituto de Biología, UNAM. A Robert Bye por sus constante asesoría e información proporcionada, a Joel T. Fry, Susana Magallón, Royal Botanic Garden Edinburgh y Historical Society of Pennsylvania por la información histórica proporcionada, a Robert Vogt, Heike Vibrans y Francisco Morales por su orientación e información personal proporcionada.

REFERENCIAS

- Aguilar A., J. R. Camacho, S. Chino, P. Jáquez y M. E. López. 1994. Herbario Medicinal del Instituto Mexicano del Seguro Social. IMSS, México.
- Argueta V. A., A. Cano y M. E. Rodarte (eds.). 1994. Atlas de las plantas de la medicina tradicional mexicana. México, D. F. Instituto Nacional Indigenista. 1786 p.
- Baas, W. J. 1977. Triterpenes in latex of *Euphorbia pulcherrima*. *Planta Medica* 32(1): 1-8.
- Bertolini, A. 1840. *Novi Commentarii Academiae Scientiarum Institutii Bononiensis* 4: 419-420, t. 41. 1840.
- Bye, R., L. Trejo y M. Olson. 2008. *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch. En: García-Mendoza (ed.), *Calendario 2008 del Instituto de Biología, UNAM*. pp. 2.

- Buist, R. 1835 Letter to J. R. Poinsett, (Dec. 1), Historical Society of Pennsylvania [hereafter HSP], Gilpin Collection, No. 169.
- Buist, M. S. 1836. *E. poinsettiana* Buist ex Giah. *Edinburgh New Philosophical Journal*. 20: 412.
- Casas, A., J. Caballero, C. Mapes y S. Zárate. 1997. Manejo de la vegetación, domesticación de las plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 61: 31-47.
- Casas, A., A. Otero-Arnaiz, E. Pérez-Negrón y A. Valiente-Banuet. 2007. *In situ* Management and Domestication of Plants in Mesoamerica. *Annals of Botany* 100:1101-1115.
- De Candolle, A. P. 1862. *Euphorbia diversifolia* Willd. ex Boiss. *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis...* (DC). 15 (2.1): 71 182 [late Jan 1862] (IK).
- Ecke, P., A. Matkin y D. E. Hartley. 1990. The poinsettia manual. Paul Ecke Poinsettias, Encintas, California, USA.
- Ecke, P. 2011. Poinsettia. Paul Ecke Poinsettias, Encintas, California. USA.
- FAO/ISRIC/ISSS. 1998. World Reference Base for Soil Resources. FAO Soils Bulletin No. 84. FAO, Rome. 88 p.
- Fry, J. 1994. *The introduction of the poinsettia at Bartram's Garden*. Bartram Broadside. pp. 3-7.
- García, M. E. 1970. El diario y las epístolas de Edgard Thornton Tayloe, secretario de Joel R. Poinsett. 102 p.
- Gaxiola, F. 1936. Poinsett en México, 1822-1828: notas de un libro inconcluso.
- Gilpin, H. D. 1825. A bibliographical sketch of the hon, Joel R. Poinsett, of South Carolina. pp. 380-424.
- González, P. H. 2007. Germinación y desarrollo fenológico de nochebuena silvestres (*Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch). Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma Chapingo. México, Estado de México, UACH. 43 p.
- Graham, R. 1836. Description of several new or rare plants which have lately flowered in the neighbourhood of Edinburgh chiefly in the Royal Botanic Garden. *The Edinburgh new philosophical journal* 20: 412.
- Hernández, F. 1946. Historia de las plantas de la Nueva España. Imprenta Universitaria, México. Vol. III, pp. 958-960.
- Hernández, F. 1959. Obras completas. Universidad Nacional Autónoma de México. Tomos II y III, pp. 319-320.
- Ibáñez, M. D., M. Fernández-Nieto, J. Martínez, G. A. Cardona, J. Guisantes, S. Quirce y J. Sastre. 2004. Asthma induced by latex from 'Christmas flower' (*Euphorbia pulcherrima*). *Allergy* 59(10): 1127-1128.
- Klotzsch, J. 1834. "Beschreibung zweier neuen Euphorbien aus México". *Allgemeine Gartenzeitung* 2(4): 27.
- Lee, I. M., M. Klopmeier, I. M. Bartoszyk, D. E. Gundersen-Rindal, T. S. Chou, K. L. Thomson y R. Eisenreich. 1997. Phytoplasma induced free-branching in commercial poinsettia cultivars. *Nature Biotechnology* 15: 178-182.
- Massmanian, A. 1998. Contact dermatitis due to *Euphorbia pulcherrima* Willd, simulating phototoxic reaction. *Contact Dermatitis* 38(2): 113-114.
- Maund, B. y J. S. Hensl. 1838. *Poinsettia pulcherrima* var. *albida* Maund. *Botanist* 2: tab. 70. 1838.
- Mayfield, M. H. 1997. A systematic treatment of *Euphorbia* subgenus *Poinsettia* (Euphorbiaceae). Tesis de doctorado. University of Texas. Austin. 230 p.
- McGinty, B. 1980. The poinsettia. *Early American Life* 11: 38-39, 72-74.
- McVaugh, R. 2000. Botanical results of Sesse & Mociño expedition (1787-1803). Pittsburgh: Hunt Institute for Botanical Documentation. Carnegie-Mellon University.
- Meeuse, A. D. J., Vinkenoog, S. Y Vroege, P. W. 1989. Anthecology of *Euphorbia*-Preliminary studies. *Acta Botanica Neerlandica* 38: 493-502.
- Moon, M. H. 1956. A short history of the Poinsettia. *Baileya* 4: 176-181.
- Morton, J. 1981. Atlas of medicinal plants of middle America, Springfield, Charles C. Thomas, 1420 p.
- Navarro, J. 1992. Historia Natural o Jardín Americano (Manuscrito de 1801). Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto Mexicano del Seguro Social, Instituto de Seguridad y Servicios Sociales de los Trabajadores del Estado. D.F., México. 314 p.
- Potter, R. y A. Eames. 1997. Poinsettia essentials. Grower Books, Great Britain. 52 p.

- Rafinesque, C. S. 1833. Article 137. PLEURADENA COCCINEA. *Atlantic Journal*, 1(6): 182.
- Ralph, Ch. L. 1995. Genealogy of a Poinsett family from the Atlantic seacoast to the Colorado Rockies, with notes on the Worrell and Braamharr families/ by Charles L. Ralph. Historical Society of Pennsylvania. Longacre's National Portrait Gallery; v. 1. Family History Room. 84 p.
- Ronaldson, J. 1828. Letter to J. R. Poinsett, (Nov. 6), Historical Society of Pennsylvania, Poinsett Papers, vol. 5, folder 9, no. 83.
- Salado, V. 1968. Poinsett y algunos de sus discípulos. Jus, S. A. México. 88 p.
- Sahagún, F. B. 1885. Historia general de las cosas de nueva España. Ma. Garibay (ed.), Porrúa, Colección "Sepan Cuantos...", No. 300, sexta edición, México.
- Say, T. 1828 List of Mexican Seeds, "Sent to Mr. Carr by Mr. Moffett, Letter July 23rd., 1828," Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Say Papers, coll. #455.
- Smith-Kielland, I., J. M. Dornish, K. E. Malterud, G. Hvistendahl, C. Romming, O. C. Bockman, P. Kolsaker, Y. Stenstrom and A. Nordal. 1996. Cytotoxic triterpenoids from the leaves of *Euphorbia pulcherrima*. *Planta Medica* 62(4): 322-325.
- Steyerm. J. A. 1940. Publications of the Field Museum of Natural History, Botanical Series 22(3): 151. 1940.
- Taylor, J. M., R. G. Lopez, C. J. Currey y J. Janick. 2011. The poinsettia: history and transformation. *Chronica horticultrae* 51(3): 23-28.
- Vit, P. 2004. *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch. Ficha botánica de interés apícola en Venezuela, No. 10 *Flor de Navidad*. *Revista de la Facultad de Farmacia* 46(2): 44-46.
- Weber, R. E. 1974. Joel R. Poinsetts secret mexican dispatch twenty. *South Carolina Historical Magazine* 75 (2): 67-76.
- Webster, G. L. 1994. Classification of the Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81: 3-32.
- USDA y NASS. 2011. Floriculture crops 2010 summary. U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., USA.

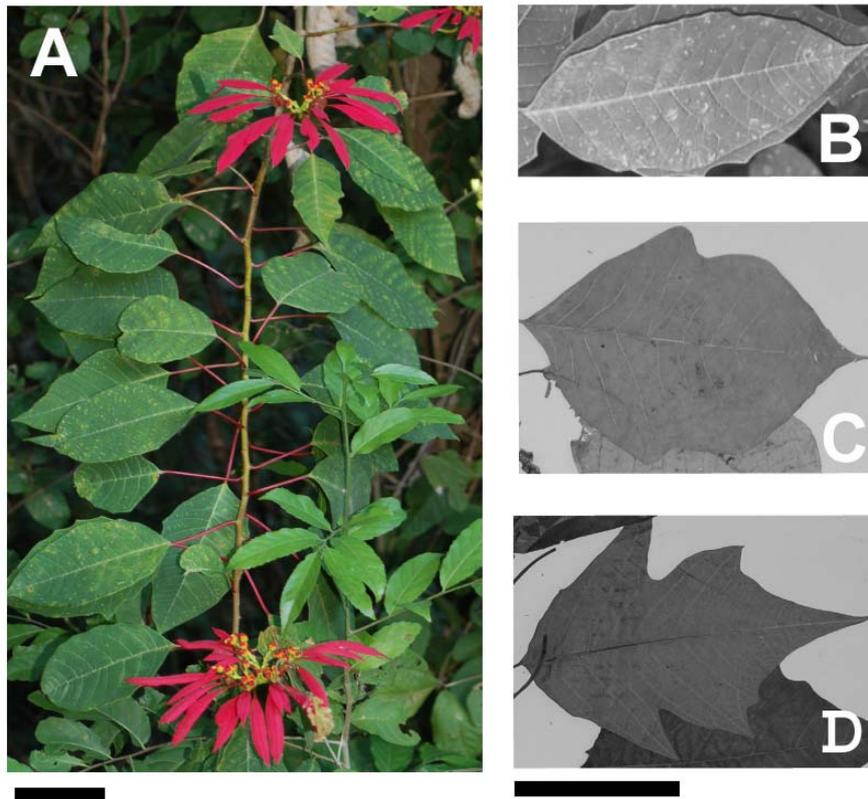


Figura 1. A. Planta de Oaxaca (No. de colecta: Trejo 18); B. Hoja de Chiapas (Olson 815); C. Hoja de Sinaloa (Olson 1071); Hoja de Sinaloa (Olson 1065-I). La barra representa 6 cm.

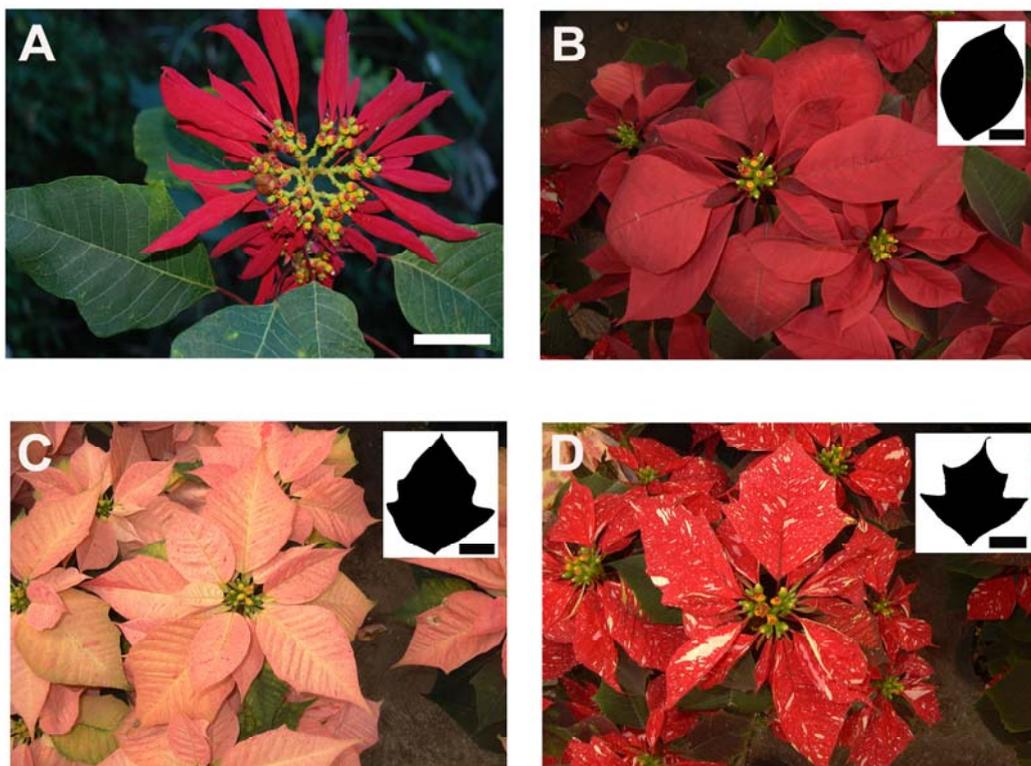
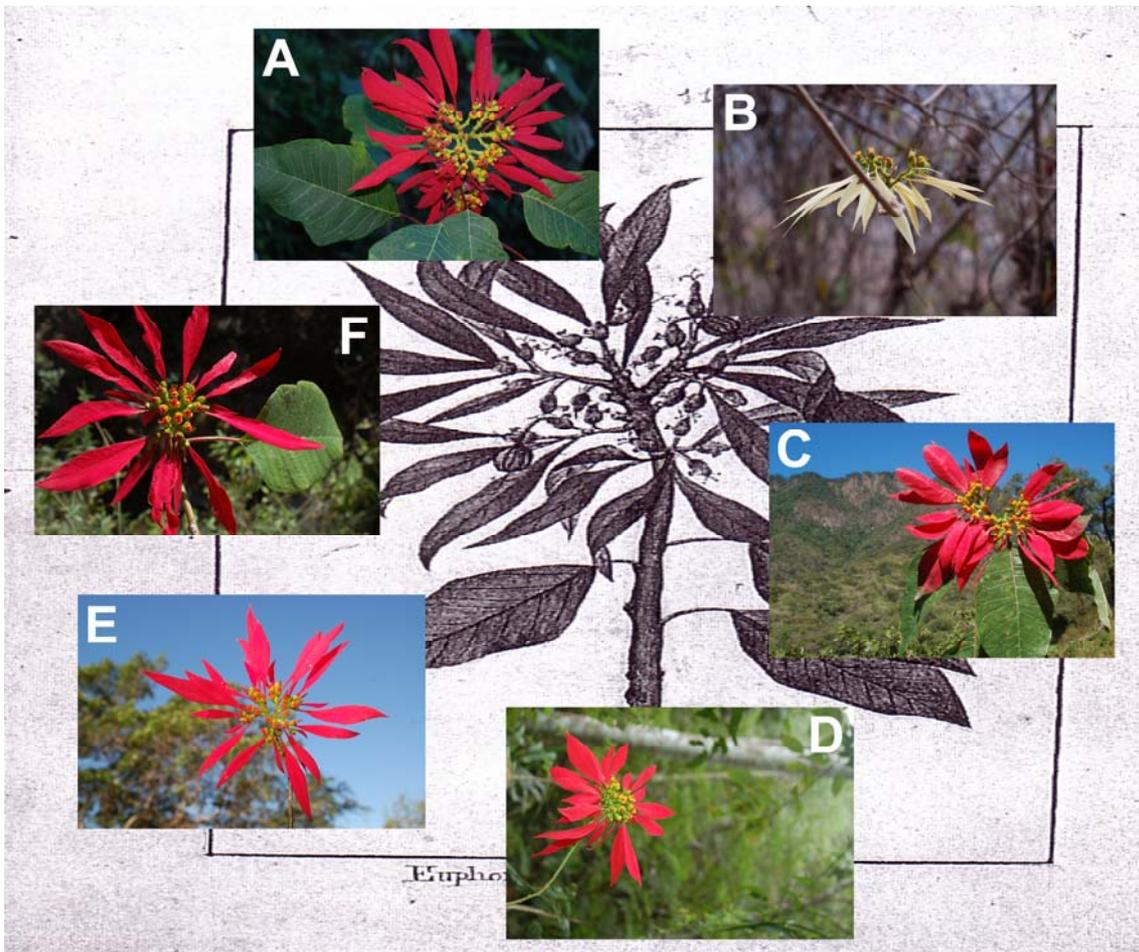


Figura 2. A. Inflorescencia de Oaxaca (No. de colecta: Trejo 18); B. Cultivar Uva (Trejo 39); C. Cultivar Nutcracker Salmon (Trejo 117). D. Cultivar Primero Glitter (Trejo 37).



Figuras 3. A. Oaxaca (No. de colecta: Trejo y Olson 18), B. Michoacán (Olson 1085), C. Jalisco (Olson 1076), D. Guerrero (Trejo 11), E. Oaxaca (Trejo 17), F. Guerrero (Trejo 8). El fondo es *Euphorbia fastuosa* (Sessé y Mociño, 1889). La barra representa 4 cm.

Tabla 2. Diferencias entre silvestres y cultivares de *Euphorbia pulcherrima*

Característica	Silvestre	Cultivar
Procedencia	Se distribuye desde el norte de México hasta Guatemala por la costa del Pacífico y el centro de México	Planta producto de la siembra artificial en pequeña o gran escala fuera del área de distribución de las plantas silvestres
Ramificación	Las ramas son largas y delgadas con entrenudos largos y poco ramificados	Las ramas son cortas, con entrenudos cortos y muy ramificados
“Inflorescencias”	con entrenudos largos	“dobles”, por acortamiento entre nudos
Número de inflorescencias	Mayor	menor
Número de brácteas	Mayor	menor
Ancho de la bráctea	Menor	mayor
Número de “flores” (ciatios)	Mayor	menor
Hojas	Variación en la morfología de las hojas (heterofilia)	La mayoría de las hojas o todas son iguales
Presencia de frutos y semillas	Sí	Desarrollo incompleto de frutos y semillas

**POINSETTIA'S WILD ANCESTOR IN THE MEXICAN DRY TROPICS:
 HISTORICAL, GENETIC, AND ENVIRONMENTAL EVIDENCE¹**

LAURA TREJO², TERESA PATRICIA FERIA ARROYO³, KENNETH M. OLSEN⁴, LUIS E. EGUIARTE⁵,
 BARUCH ARROYO², JENNIFER A. GRUHN⁴, AND MARK E. OLSON^{2,6}

²Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF 04510 México; ³Department of Biology, University of Texas-Pan American, 1201 W. University Drive, Edinburg, Texas 78541 USA; ⁴Department of Biology, Campus Box 1137, Washington University, St. Louis, Missouri 63130-4899 USA; and ⁵Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF 04510 México

- **Premise of the study:** The poinsettia (*Euphorbia pulcherrima*) is the world's most economically important potted plant, but despite its preeminence it is not clear which wild populations are ancestral to the varieties cultivated around the world. Tradition holds that the U.S. envoy to Mexico J. R. Poinsett collected the progenitors of the over 300 varieties in global cultivation on an 1828 excursion to northern Guerrero State, Mexico. It is unknown whether the contemporary cultivars are descended from plants from Guerrero or whether germplasm from other parts of poinsettia's 2000 km long distribution entered into cultivation during the nearly 200 yr of subsequent poinsettia horticulture.
- **Methods:** To identify the wild populations that likely gave rise to the cultivars and test this historical account, we sequenced plastid and nuclear DNA regions and modeled poinsettia's potential distribution.
- **Key results:** The combination of nuclear and plastid haplotypes characterizing cultivars was found only in northern Guerrero. Distribution modeling indicated that suitable habitat conditions for wild poinsettias are present in this area, consistent with their likely wild status.
- **Conclusions:** Our data pinpoint the area of northern Guerrero as the cultivated poinsettia's probable ancestral region, congruent with the traditional account attributing the original collections to Poinsett. Abundant genetic variation likely offers raw material for improving the many shortcomings of cultivars, including vulnerability to cold, stem breakage, and pathogens such as *Pythium* and *Phytophthora*. However, genetic differences between populations make conservation of all of poinsettia's diversity difficult.

Key words: centers of origin; conservation; distribution modeling; domestication; *Euphorbia pulcherrima*; Euphorbiaceae; management; poinsettia.

Recognizing the places where domesticated organisms come from is a crucial aspect of studies of domestication (Zohary, 2004; Emswiler, 2006; Zeder et al., 2006; Burger et al., 2008). It is a fundamental step in locating the ancestors of domesticates to enable study of the patterns and processes of domestication (Vilà et al., 1997; Olsen and Schaal, 1999; Larson et al., 2005; Driscoll et al., 2007; Kwak et al., 2009; Xia et al., 2009). At the same time, by identifying the wild ancestors of our domesticates, we can guide the sampling of wild germplasm for their conservation and for improvement of crops, such as via increased

resistance to diseases or climate change (Harter et al., 2004; Baig et al., 2005; Miller and Knouft, 2006; Xia et al., 2009).

The search for the wild ancestors of domesticates is often hampered because so many domestications are ancient with respect to human society. Domestication of wheat, cows, barley, and pigs began more than 10000 yr ago (Diamond, 2002; Baig et al., 2005; Haudry et al., 2007; Larson et al., 2007; Morrell and Clegg, 2007). Continual movement and habitat alteration by humans means that the original distributions of many wild species are forever erased in time (Parthasarathy, 1948; Eriksson et al., 2008; Gunn et al., 2011). For example, the predomestication distribution of the pomegranate is unknown (Kochhar, 1998), hindering management of wild germplasm. Understanding the domestication process may be obscured because selection pressures may differ over time. For example, the horse may have initially been domesticated for food and milk and only subsequently used for riding or as a beast of burden, and some have suggested that maize was initially domesticated for its sweet pithy stem (Smalley and Blake, 2003; Outram et al., 2009). For ancient domesticates, we have little choice but to face this lack of information, but fortunately many economically and culturally important organisms have been domesticated in historical times. Recently domesticated organisms provide data-rich study systems because they have often been subjected to documented selection pressures, and less time has elapsed for their wild distribution to be altered. Here we examine the origin of a recent ornamental domesticate from Mexican tropical dry forests.

¹Manuscript received 14 February 2012; revision accepted 15 June 2012.

Funded by National Geographic Society CRE grant 8710-09 and CONACYT grant 132404. For L.T., this paper is in partial fulfillment of the requirements of the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, whose support is gratefully acknowledged, in addition to CONACYT and ICyTDF for a graduate scholarship and D. Piñero for kind guidance. The authors thank L. Small and C. León for help in the laboratory; L. Márquez and A. de Nova for support in obtaining sequences; R. Gómez, J. Rosell, J. C. Montero, M. Véliz, E. Ramírez, and A. Cervantes for support in the field; Royal Botanic Garden Edinburgh; J. Fry, R. Bye, and S. Magallón for historical information; M. Mayfield for kindly providing his invaluable monograph; and A. Bernuetz, L. Alvarado, G. Croft, V. Rojas, and G. Montes for helpful comments.

⁶Author for correspondence (e-mail: molson@ibunam2.ibiologia.unam.mx); phone: 52 (55) 5622-9124; 52 (55) 5550-1760

doi:10.3732/ajb.1200072

The poinsettia, *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotsch (Euphorbiaceae), also known as nochebuena, star of Bethlehem, or Christmas star, is the most economically important potted plant worldwide, driving annual sales in the hundreds of millions of dollars (Ecke, 2011; USDA and NASS, 2011). The plant grows wild in Mexican tropical forests, as a lanky, few-stemmed shrub or small tree. It bears its striking displays of brilliant red, or more rarely white, bracts (modified leaves surrounding the inconspicuous flowers) in the winter dry season when the plants are often leafless (Fig. 1). Compared to domesticated plants, the wild plants have tall, unbranched stems with long internodes, the bracts are much narrower and less brilliant, and the flowers and fruits are much more numerous and larger (Fig. 1A–D). Over the past 180 yr, poinsettia breeders have developed cultivars with larger bracts of various shapes and colors, and smaller,

much more compact plants (Fig. 1E–H) (Moon, 1956; Ecke et al., 1990; Potter and Eames, 1997; Parks and Moyer, 2004; Ecke, 2011).

The poinsettia is a member of the eponymous subgenus within *Euphorbia*, a clade containing some 24 species (Mayfield, 1997; Steinmann and Porter, 2002). Poinsettia clade species are found in North and South America and include annual weeds (*E. cyathophora*), tuberous herbs (*E. strigosa*), shrubs (*E. cornastra*), and the largest member, the treelet *E. pulcherrima*. The species most similar morphologically to the poinsettia is *E. cornastra*, the dogwood poinsettia, endemic to a remote outcrop of limestone 1900 m high in the Sierra Madre del Sur in Guerrero, northwest of Acapulco. This species differs from *E. pulcherrima* in having a much denser, compact, shorter habit, deep green, more leathery leaves, and white bracts on inflorescences



Fig. 1. Habit and flowers of wild and domesticated plants of *Euphorbia pulcherrima*. (A) Wild plant in Oaxaca, Mexico, showing the small, sparse bracts, tall habit, and long internodes of wild plants. (B) Habit of a wild plant in Guerrero, Mexico, showing the tall stature, commonly reaching 3–4 m, and the sparse branching of wild plants. (C) Inflorescence in Oaxaca, Mexico, with the abundant flowers that characterize wild plants. (D) Inflorescence with white bracts, an extremely uncommon variant. (E) Typical habit of a domesticated plant, showing the wide, abundant bracts and short internodes. (F) Domesticated plants are highly branched as compared to wild ones, as illustrated by this defoliated individual. (G) Domesticated poinsettias have very dense, more abundant bracts as compared to wild plants, few flowers, and no fruits. Some varieties are pale red or pink. (H) Some domesticated varieties are pink, white, plum-colored, or even mottled. Scale bars in A, C–H = 3 cm; in B = 1 m.

that appear during the summer rainy season rather than at the height of the winter dry season. No natural hybrids are known in poinsettia, and little is known regarding interpopulational morphological variation across its range.

Identifying the population or populations that gave rise to the poinsettias cultivated worldwide would offer an essential guide for incorporating novel variation into the cultivars. Moreover, recognizing the wild germplasm from which the cultivars were derived would be useful for managing and protecting *Euphorbia pulcherrima* (Harter et al., 2004; Miller and Schaal, 2005; Spooner et al., 2005). Despite its economic importance and the utility of studies of the place of origin of the cultivars and the genetic variation within this species, little research has been conducted on this emblematic plant with respect to the origin of its worldwide commercial cultivars (Moon, 1956; Fry, 1994).

One of the advantages of studying a taxon domesticated in historical times is the written documentation that provides guidance regarding where to search for the wild ancestors. With respect to the poinsettia, historical documents indicate that the species was introduced to horticulture by Joel Roberts Poinsett, the first U. S. Minister Plenipotentiary in Mexico (Rafinesque, 1833; Graham, 1836; Moon, 1956; McGinty, 1980; Fry, 1994). In 1828, Poinsett, a member of the American Philosophical Society, traveled through Mexico with colleagues of the Philadelphia scientific community (Ronaldson, 1828; Say, 1828; Fry, 1994). On the excursion, Poinsett obtained poinsettias and sent them that same year to the Bartram Botanical Garden in Philadelphia, where they were cultivated and exhibited to the public in June of 1829 (Fry, 1994). Famed Philadelphia plantsman Robert Buist then introduced the plants grown by Bartram to Europe in 1834 (Ronaldson, 1828; Say, 1828; Rafinesque, 1833; Graham, 1836; Moon, 1956; McGinty, 1980; Fry, 1994). In contrast to poinsettia's well-documented introduction history in the United States and Europe, the geographical origin of the original wild stock is uncertain.

It is often repeated that Poinsett collected his wild plants near the town of Taxco, in the northern part of the Mexican state of Guerrero (see map in Fig. 2; McGinty, 1980; Ecke et al., 1990).

Although frequently cited, there is little written evidence to corroborate this story. Poinsettia grows wild along the tropical Pacific slope in mid-elevation dry forests from northwestern Mexico to southern Guatemala over a range of some 2000 km. The original germplasm could conceivably have come from any population along poinsettia's immense range. The accuracy of the traditional story of a Guerreran origin has never been tested, and even if true, germplasm from other localities may have been incorporated into the cultivars over the past 180 yr. To test the traditional story of the origin of poinsettia, we sampled 21 populations throughout poinsettia's entire wild range and sequenced DNA from the *trnG-trnS* and *psbA-trnH* plastid regions and from the nuclear gene *G3pdh* (sequences for these primers can be found in Hamilton, 1999; Sang et al., 1997; Strand et al., 1997).

Most poinsettia populations grow on Pacific slopes, and the putative progenitors of cultivated poinsettias are unusual in that these populations occur far inland. It is known that at least as early as the 1500s, the Aztecs brought poinsettias to what is now Mexico City, most likely via northern Guerrero (Hernández, 1946, 1959; Dibble and Anderson, 1963; Navarro, 1992). This raises the question of whether the apparently wild plants in this area are actually native or whether they may be remnants of ancient horticulture. Thus, even though Poinsett could have collected his material from a canyon in the proximity of Taxco, the plants he collected may have been remnants from cultivated plants tracing their lineage to traditional horticulture. Plants of this area are often close to population centers, consistent with a hypothesis of human introduction.

One method for investigating the wild status of the inland populations is via species distribution modeling. These models correlate known geographic distribution where the species occurs (latitude/longitude) with environmental variables (climatic or topographic) predicting potential distribution or suitable habitat for the target species. The suitable habitat can then be visualized using geographic information systems. Although different factors determine the distribution of a species (e.g., interactions with other species, dispersal mechanisms, presence

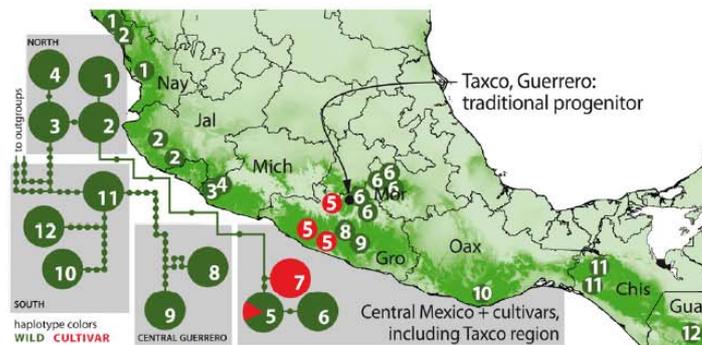


Fig. 2. Plastid haplotype network and potential distribution of *Euphorbia pulcherrima* modeled including inland populations. The plastid DNA haplotype network shows that the wild ancestors of the poinsettia likely hailed from an area ranging from southwestern central Guerrero to southern Morelos (dots = inferred mutations; numbered circles = observed haplotypes). Shading on the map denotes areas identified by species distribution modeling as having suitable poinsettia climate; the darker the shading, the greater the suitability. This model was generated based on the typical coastal populations as well as inland ones. Mexican state abbreviations north to south are as follows: Nay = Nayarit, Jal = Jalisco, Mich = Michoacán, Gro = Guerrero, Mor = Morelos, Oax = Oaxaca, Chis = Chiapas. Gua = Guatemala.

of barriers, speciation process), climatic variables such as temperature and precipitation are frequently used to estimate species distributions because they limit distributions directly by affecting growth or survival (Guisan and Zimmermann, 2000). We reconstructed poinsettia's suitable habitat using all known wild localities and also using only the typical coastal populations. Finding that the inland populations have suitable poinsettia habitat would make their wild status more plausible. In contrast, if we were to find that the inland populations grow in areas that are entirely unlike the coastal populations in their climate regimes, then this would make their wild status seem less likely and increase suspicion that they are remnants of cultivation. Mapping poinsettia distribution also provides an essential guide for conservation.

Using our species distribution maps, we assessed the level of conservation risk of wild populations of *Euphorbia pulcherrima* in Mexico, where development is fragmenting its original wild distribution. Poinsettia grows in tropical dry forests, where deforestation is largely unchecked (Mas et al., 2004). Understanding the ecological and geographical distribution of poinsettia is essential for improving management and conservation efforts. We provide an assessment of the protection status of wild poinsettia in Mexico by identifying populations growing in protected areas. In tandem with these efforts, characterizing the geographical distribution of genetic variation is essential for locating priority areas for conservation of the greatest genetic variation or unique variants (Arriaga et al., 2000; CEUM, 2011).

Recognizing centers of origin of domesticated organisms is fundamental for understanding the evolutionary process of domestication, and essential for improving management and conservation of natural resources. Multiple sources of data should lead to more robust inferences of centers of origin. We present an example of such an exercise by integrating three sources of evidence: historical, genetic, and ecological. The objectives of this study were (1) to identify the wild populations that gave rise to one of the world's most important ornamental plants, the poinsettia, (2) to evaluate the possibility that poinsettia populations were introduced from the Pacific Coast to central Mexico, (3) to assess preliminarily the state of conservation of poinsettia in the wild, and (4) to propose basic guidelines for designing management strategies for wild germplasm of Mexican poinsettia. The information generated by our study can provide the foundation for a better utilization of this plant of global economic and cultural importance.

MATERIALS AND METHODS

Plant collections—We sampled 21 populations of *Euphorbia pulcherrima*, comprising 65 individuals from throughout the plant's entire wild range in mid-elevation tropical dry forests from northwestern Mexico to southern Guatemala. In addition, we included 14 major commercial poinsettia cultivars from the United States and Mexico (Table 1). We used as outgroups *Euphorbia cornastra* (Dressler) Radcliffe-Smith, poinsettia's likely sister taxon, and *E. heterophylla* L., a widespread annual that is also a member of subgenus *Poinsettia* (Mayfield, 1997; Steinmann and Porter, 2002; Zimmermann et al., 2010).

DNA extraction, PCR amplification, and DNA sequencing—We extracted DNA from fresh or silica gel-dried leaf samples (Table 1) with DNeasy Plant Mini Kits (Qiagen, Valencia, California, USA) and PCR amplified two plastid intergenic spacers, *trnG-trnS*^(GCU) (Hamilton, 1999) and *psbA-trnH* (Sang et al., 1997). The protocol for *trnG-trnS* was 80°C/5 min; 29 cycles of 95°C/1 min, 66°C/4 min, followed by one cycle of 66°C/10 min and finally one cycle of 10°C/10 min. For *psbA-trnH*, cycling conditions were 94°C/2 min, followed by

30 cycles 94°C/45 s, 52°C/1 min and 72°C/75 s, and finally an elongation period of 72°C/7 min.

Our final PCR amplifications had volumes of 50 µL, with each reaction containing 10–100 ng of DNA and the following reagents and proportions: 5 µL 10× of buffer, 1 µL of 10 µmol/L dNTPs in an equimolar ratio, 1.5 µL (*trnG-trnS*) or 0.8 µL (*psbA-trnH*) of 50 µmol/L MgCl₂, 1 µL of 10 µM primer, and 1 unit of *Taq* polymerase. We purified PCR products with QIAquick PCR purification kits (Qiagen), and sequenced them bidirectionally using BigDye Terminator (Applied Biosystems, Foster City, California, USA) in final volumes of 10 µL. We cleaned the labeled products with Sephadex G-50 (GE Healthcare Bio-Sciences, Piscataway, New Jersey, USA) and sequenced them on an ABI 3100 sequencer (PE Biosystems). We used the program Sequencher v4.7 (Gene Codes, Ann Arbor, Michigan, USA) to edit the sequences and aligned them by eye using the program Se-Al v.2.0a11 Carbon (Rambaut, 2002).

We designed specific primers for *E. pulcherrima* to amplify the low-copy number nuclear gene encoding glyceraldehyde 3-phosphate dehydrogenase (*G3pdh*) based on the primers GPDx7F and GPDx9R of Strand et al. (1997). The forward primer sequence (01F) was 5' ACT GTC CAT TCC ATT ACT GGT AA 3'. The reverse primer sequence (01R) was 5' ACT TGA TCT GCA ACA ATA AGT CAT 3'. The PCR protocol started at 95°C/1 min; followed by 35 cycles of 95°C/1 min, 53°C/1 min, and 72°C/90 s; with a final elongation period of 72°C/7 min. We carried out a 25 µL reaction per individual, each reaction containing 5 µL of 5× GoTaq buffer, 1.5 µL of 25 µmol/L MgCl₂, 1 µL of 10 µmol/L primer, and 0.5 units of GoTaq polymerase (Promega, Madison, Wisconsin, USA). We visualized PCR products on 1% agarose gels and subsequently, we used pGEM-T Easy Vector System from Promega and inserted amplified fragments in DH5-alpha competent cells using the FSB method (Sambrook et al., 1989). The insert was sequenced using M13F and M13R vector primers, and we cloned three sequences per individual in both directions to obtain one unambiguous DNA sequence haplotype per individual.

Relationships among wild plants and cultivars—To infer relationships, we constructed haplotype networks and rooted trees, giving us the framework necessary for comparing the genetic variants (haplotypes) of the cultivars to the wild plants. We explored the congruence between loci by the incongruence length difference (ILD) test (Farris et al., 1994), as implemented in the program WinClada version 1.00.08 (Nixon, 2002), running 1000 replicates ($P = 1.00$, W and $S = 1000$). We treated gaps as missing data for all analyses. We constructed statistical parsimony networks using a 95% connectivity limit in the program TCS 1.21 (Clement et al., 2000), one for the nuclear DNA sequences alone, and another for the combined plastid regions given that the patterns recovered from the two regions sequenced were highly congruent with one another (see Results). For parsimony and Bayesian phylogenetic analyses, we analyzed separately the plastid and nuclear loci before performing a combined analysis of the plastid and nuclear regions for the individuals for which all three loci were available. For parsimony analyses, we coded characters as unordered and gave them equal weights. We conducted parsimony heuristic searches using the program Nona 2.0 (Goloboff, 1999), performing 10 different searches. A total of 5000 random addition sequences in sets of 1000 seeds were submitted to tree-bisection-reconnection (TBR) branch swapping, holding 100 trees. We saved the most parsimonious trees, removed identical trees, and calculated a strict consensus using the Nelsen command in WinClada v. 1.00.08 (Nixon, 2002). We plotted the support values from 1000 bootstrap replicates on the SC tree that resulted from analysis of all of the data. Finally, we used Bayesian phylogenetic methods to describe the pattern of relationships among individuals of *Euphorbia pulcherrima*. We determined the model of evolution that best fit our data using the Akaike information criterion (Akaike, 1974) as implemented in the program ModelTest v.3.7 (Posada and Crandall, 1998). For Bayesian analysis, we partitioned the loci and ran four Markov chains for 4000000 generations using a heating parameter of 0.04 in MrBayes v. 3.1.2 (Huelsenbeck and Ronquist, 2001). Using the same software, we also performed an analysis of the combined plastid regions, and a third one with *G3pdh* alone, having run for each of them four Markov chains for 10000000 generations. The heating parameters were 0.02 for the plastid regions and 0.04 for *G3pdh*. We confirmed stationarity in graphs of log-likelihood scores vs. generation, discarding the initial 25% of the trees as burn-in and calculating a consensus with the remaining ones. We excluded half of the trees before calculating the Bayesian posterior probabilities (PP).

Finally, using the program ARLEQUIN 3.1 (Excoffier et al., 2005), we performed a Mantel test with 10000 permutations to evaluate correlations between linear geographic distances and genetic distances across all localities. We delimited the likely ancestral area of the cultivated poinsettia by identifying the minimal set of wild populations that included the cultivar haplotypes (Gaskin and Schaal, 2002).

TABLE 1. Voucher information (all at MEXU), haplotype number, and GenBank accession numbers of the samples sequenced; states are Mexican except for Sacatepéquez, which is in Guatemala, while cultivars are commercial horticultural varieties from nurseries.

State / Species	Collection no.	Source / Cultivar	Haplotype _{cp} ^a	Haplotype _n ^b	<i>psbA-trnH</i>	<i>trnG-trnS</i>	<i>G3pdt</i>
<i>E. pulcherrima</i>	1071-10	Sinaloa	1	4	HM155953	HM156016	JN613195
<i>E. pulcherrima</i>	1071-55	Sinaloa	1	9	HM155954	HM156017	JN613210
<i>E. pulcherrima</i>	1073-9	Nayarit	1		HM155955	HM156018	
<i>E. pulcherrima</i>	1073-16	Nayarit	1	1	HM155956	HM156019	JN613177
<i>E. pulcherrima</i>	1076-13	Jalisco	2	10	HM155948	HM156011	JN613222
<i>E. pulcherrima</i>	1076-39	Jalisco	2	1	HM155949	HM156012	JN613183
<i>E. pulcherrima</i>	1071A-16	Sinaloa	2	10	HM155950	HM156013	JN613218
<i>E. pulcherrima</i>	1071A-18	Sinaloa	2	9	HM155951	HM156014	JN613217
<i>E. pulcherrima</i>	1071A-26	Sinaloa	2	1	HM155952	HM156015	JN613182
<i>E. pulcherrima</i>	62-10	Jalisco	2	2	HM155975	HM156038	JN613188
<i>E. pulcherrima</i>	62-31	Jalisco	2		HM155976	HM156039	
<i>E. pulcherrima</i>	1085-17	Michoacán	3	1	HM155957	HM156020	JN613181
<i>E. pulcherrima</i>	1085-22	Michoacán	3	9	HM155958	HM156021	JN613213
<i>E. pulcherrima</i>	1086-11	Michoacán	4		HM155959	HM156022	
<i>E. pulcherrima</i>	1086-15	Michoacán	4		HM155960	HM156023	
<i>E. pulcherrima</i>	8-10	Guerrero	5		HM155925	HM155988	
<i>E. pulcherrima</i>	8-20	Guerrero	5		HM155926	HM155989	
<i>E. pulcherrima</i>	8-21	Guerrero	5	6	HM155927	HM155990	JN613203
<i>E. pulcherrima</i>	11-3	Guerrero	5		HM155928	HM155991	
<i>E. pulcherrima</i>	11-23	Guerrero	5	5	HM155929	HM155992	JN613201
<i>E. pulcherrima</i>	114-4	Guerrero	5	5	HM155930	HM155993	JN613202
<i>E. pulcherrima</i>	114-16	Guerrero	5	2	HM155931	HM155994	JN613186
<i>E. pulcherrima</i>	114-20	Guerrero	5	2	HM155932	HM155995	JN613187
<i>E. pulcherrima</i>	64-15	Guerrero	6	3	HM155935	HM155998	JN613193
<i>E. pulcherrima</i>	64-34	Guerrero	6	10	HM155936	HM155999	JN613223
<i>E. pulcherrima</i>	64-35	Guerrero	6	7	HM155937	HM156000	JN613206
<i>E. pulcherrima</i>	115-7	Guerrero	6	1	HM155940	HM156003	JN613178
<i>E. pulcherrima</i>	115-9	Guerrero	6	1	HM155941	HM156004	JN613180
<i>E. pulcherrima</i>	115-32	Guerrero	6	1	HM155942	HM156005	JN613179
<i>E. pulcherrima</i>	68-6	Morelos	6		HM155933	HM155996	
<i>E. pulcherrima</i>	68-15	Morelos	6	4	HM155934	HM155997	JN613196
<i>E. pulcherrima</i>	107-13	Morelos	6	7	HM155938	HM156001	JN613208
<i>E. pulcherrima</i>	107-15	Morelos	6	3	HM155939	HM156002	JN613227
<i>E. pulcherrima</i>	1257-1	Morelos	6	10	JQ666170	JQ666172	JN613225
<i>E. pulcherrima</i>	1257-2	Morelos	6	10	JQ666171	JQ666173	JN613226
<i>E. pulcherrima</i>	104-1	Guerrero	8	10	HM155970	HM156033	JN613219
<i>E. pulcherrima</i>	104-9	Guerrero	8		HM155971	HM156034	
<i>E. pulcherrima</i>	104-13	Guerrero	8	9	HM155972	HM156035	JN613212
<i>E. pulcherrima</i>	60-31	Guerrero	9	2	HM155967	HM156030	JN613190
<i>E. pulcherrima</i>	60-18	Guerrero	9	6	HM155968	HM156031	JN613205
<i>E. pulcherrima</i>	60-44	Guerrero	9	2	HM155969	HM156032	JN613191
<i>E. pulcherrima</i>	18-48	Oaxaca	10	6	HM155973	HM156036	JN613204
<i>E. pulcherrima</i>	18-50	Oaxaca	10	9	HM155974	HM156037	JN613211
<i>E. pulcherrima</i>	1106-4	Chiapas	11	5	HM155965	HM156028	JN613198
<i>E. pulcherrima</i>	1106-11	Chiapas	11	4	HM155966	HM156029	JN613197
<i>E. pulcherrima</i>	1108-29	Chiapas	11	9	HM155963	HM156026	JN613214
<i>E. pulcherrima</i>	1108-37	Chiapas	11	10	HM155964	HM156027	JN613224
<i>E. pulcherrima</i>	56-4	Sacatepéquez	12	10	HM155961	HM156024	JN613220
<i>E. pulcherrima</i>	56-9	Sacatepéquez	12	3	HM155962	HM156025	JN613192
<i>E. pulcherrima</i>	74	Freedom Red	5		HM155916	HM155979	
<i>E. pulcherrima</i>	47	Rosa	5		HM155917	HM155980	
<i>E. pulcherrima</i>	73	Sup-Jibi	5	3	HM155918	HM155981	JN613194
<i>E. pulcherrima</i>	75	V-10 Marble	5	5	HM155919	HM155982	JN613199
<i>E. pulcherrima</i>	55	Silverstar Marble	5	1	HM155920	HM155983	JN613184
<i>E. pulcherrima</i>	37	Red Glitter	5	10	HM155921	HM155984	JN613221
<i>E. pulcherrima</i>	45	Festival White	5	1	HM155922	HM155985	JN613185
<i>E. pulcherrima</i>	117	Nutcracker Salmon	5	2	HM155924	HM155987	JN613189
<i>E. pulcherrima</i>	123	Carousel Dark Red	5		HM155923	HM155986	
<i>E. pulcherrima</i>	39	Uva	7	7	HM155947	HM156010	JN613207
<i>E. pulcherrima</i>	52	Rehilete	7	9	HM155944	HM156007	JN613215
<i>E. pulcherrima</i>	76	Marble Star	7		HM155945	HM156008	
<i>E. pulcherrima</i>	118	Valenciana	7	9	HM155943	HM156006	JN613216
<i>E. pulcherrima</i>	44	Rosa Moteada	7	9	HM155946	HM156009	JN613200
<i>E. pulcherrima</i>	61	Guerrero	13		HM155977	HM156040	
<i>E. pulcherrima</i>	63	Jalisco	14	8	HM155978	HM156041	JN613209

^aPlastid haplotypes (Haplotype_{cp}) numbers correspond to those in Fig. 2.^bNuclear haplotypes (Haplotype_n) numbers correspond to those in Fig. 3.

Suitable habitat for poinsettia in Taxco and Morelos—To explore the hypotheses that the northern Guerrero populations could be native or might more plausibly represent human introductions, we estimated the potential distribution of *E. pulcherrima*. As understood here, potential distribution is the geographical extent of its suitable habitat, the climatic conditions it typically occupies. We used the program MaxEnt v. 3.3.3e (Phillips et al., 2004, 2006, Phillips, 2008) with the default modeling parameters and 19 bioclimatic variables drawn from the WORLDCLIM database (<http://www.worldclim.org>; Hijmans et al., 2005) as environmental predictors. We generated models based on presence records including 22 of our own field collections (Table 1) and 15 localities obtained from herbarium specimens. Our model of potential distribution had a spatial resolution of 0.008° (~1 × 1 km). We processed the resulting models using the program ArcGIS 10 (ESRI, Redlands, California, USA) and evaluated model predictability calculating the area under the curve (AUC) in receiver operating characteristics plots (Fielding and Bell, 1997). We divided the presence data, using 70% to train the model and 30% to evaluate it 100 times. The final model was the average of the 100 replicates, and thus the resulting AUC is also the average. Modeling potential distribution allowed us to characterize the combinations of climatic variables at wild poinsettia localities and to identify sites between them with prospects of having similar combinations and thus poinsettias.

Conservation of wild poinsettia—For a first approximation to determine the conservation status of wild poinsettia, we assessed which populations are safeguarded in protected areas. We compared the potential distribution map of poinsettia with the Protected Natural Areas (PNAs) and Priority Terrestrial Regions (PTRs) of Mexico. PNAs are portions of Mexican territory significant for their high biodiversity, ecological and social benefits, and potential for conservation (Arriaga et al., 2000; CEUM, 2011). PTRs are areas of high richness and endemism, but they are not afforded any protection (Solano and Fera, 2007). In addition, we used the human footprint map of Sanderson et al. (2002) to estimate the impact of human activities on wild populations (see Fera Arroyo et al., 2009). This index assigns an impact value to pixels worldwide based on proximity to sources of disturbance. The human footprint is derived from a 1 × 1 km raster data set produced by compiling scores from population density, land transformation, accessibility, and power infrastructure data to generate an estimate of human impact ranging from 0 to 100, with 0–10 being wildlands and the most transformed habitats approaching 100 (Sanderson et al., 2002). To generate maps of PNAs, PTRs, and human footprint scores, we analyzed the intersections of geographic data with the polygons of the ANPs, RTPs, and raster of HF in ArcGIS 10 (ESRI, Redlands, California) using Hawth's tools (<http://www.spatial ecology.com/hawths>). Our map allowed us to identify which haplotypes are present in PNAs or RTPs and the degree of human influence in those areas.

RESULTS

Relationships among wild plants and cultivars—We obtained DNA sequences from 51 to 65 individuals from 20 to 21 populations, depending on the marker (Table 1). Sequences of the plastid *psbA-trnH* spacer resulted in a multiple alignment of 716 bp, *trnG-trnS* 838 bp, and *G3pdh* 770 bp. GenBank accession numbers are given in Table 1 and the alignments are available as TreeBASE (<http://purl.org/phylo/treebase/phyloids/study/TB2:S11968>).

Statistical parsimony networks (Templeton et al., 1992; Clement et al., 2000) recovered 12 plastid haplotypes for *Euphorbia pulcherrima*, 11 of which were in wild populations and two in cultivars (Table 1). Nine of the 14 cultivars sampled had haplotype 5, which was also present in wild populations of northern and western Guerrero. The other five cultivars had haplotype 7, which was not detected in wild populations but was genealogically very close to haplotypes 5 of Guerrero and 6 of northern Guerrero and Morelos, with which it forms a small clade ("Central Mexico" in Fig. 2). "North" was made up of populations from Sinaloa, Nayarit, Jalisco, and Michoacán (haplotypes 1–4). "South" comprised populations from Oaxaca, Chiapas, and Guatemala, with haplotypes 10–12. The clade "Central Guerrero"

was highly localized and included populations with haplotypes 8 and 9.

In the case of the nuclear gene haplotype network, the wild populations had nine haplotypes. Most of these, in contrast to the plastid haplotypes, were widespread, and seven of them were shared with the cultivars. Nuclear haplotypes of cultivars were shared with most wild populations, but only populations from northern Guerrero, the area that includes Taxco, had all of the nuclear haplotypes found in the cultivars (Fig. 3).

The rooted tree based on the combined analysis of all loci produced largely congruent tree topologies in the MP and Bayesian analyses, with commensurate bootstrap and posterior probabilities supporting population divergences (Fig. 4). The model of molecular evolution that best fit each data set (Akaike, 1974; Posada and Crandall, 1998) was K81uf+G for *trnG-trnS*, TVM+G for *psbA-trnH*, and K81uf+I for *G3pdh*. For plastid sequences, parsimony analyses generated 85 equally parsimonious trees (length = 80, CI = 0.88, RI = 0.97), with 3.2% of the characters being parsimony informative. For plastid sequences, we recovered 20 equally parsimonious trees (length = 80, CI = 0.88, RI = 0.97), with 3.2% of the characters being parsimony informative. Analysis of nuclear sequences resulted in 40 equally parsimonious trees (length = 28, CI = 0.89, RI = 0.99) based on 3.8% parsimony informative characters. The joint analysis of all three regions produced 330 equally parsimonious trees (length = 184, CI = 0.45, RI = 0.82), with 3.2% informative characters. A 1000 replicate ILD test suggested congruence between the two plastid intergenic spacers ($P = 0.999$) and significant incongruence between plastid and nuclear sequences ($P = 0.001$).

The rooted trees based on the combined plastid markers had four main clades. The cultivars were found in one of these clades, "Central Mexico" (PP = 1, PB = 82), which was made up of poinsettia cultivars and wild populations from Morelos to western Guerrero (Fig. 4A). The northernmost populations of *E. pulcherrima*, from Sinaloa to Michoacán, made up the "North" clade (PP = 1, PB = 87). Populations from Oaxaca, Chiapas, and Guatemala made up the "South" clade (PP = 0.93, PB = 58), while the populations of central Guerrero are again isolated in their own clade (PP = 1, PB = 90). Tree reconstructions based only on the nuclear gene and combined nuclear and plastid markers did not reveal any clear association between clades and geographical regions (the combined tree is shown in Fig. 4B). Regardless of the geographic patterns of associations of the clades, the combination of nuclear and plastid haplotypes present in cultivars was found only in a small area from northern Guerrero, making this region the most plausible source of the ancestors of poinsettia cultivars (Fig. 3). Mantel tests suggested that *E. pulcherrima* lacks a significant pattern of isolation by distance, whether in an analysis of the combined nuclear and plastid regions ($r = 0.10$; $P = 0.22$), plastid sequences ($r = 0.20$; $P = 0.10$), or the nuclear region ($r = -0.01$; $P = 0.48$; Excoffier et al., 2005).

Suitable habitat for poinsettia of Taxco—The area under the curve (AUC) from the training runs was 0.98 and from testing 0.96. The maps depicting the geographical extent of poinsettia's suitable habitat show favorable areas all along the tropical Pacific coast of Mexico as well as in inland Guerrero and southern Morelos States (Fig. 2). When we modeled poinsettia's suitable habitat based only on typical populations from the Pacific slope, we continued to recover high probabilities of finding poinsettia habitat in northern Guerrero and Morelos (Fig. 3). Checking the accuracy of these predictions via field visits to areas of high model predictivity but with no known collections

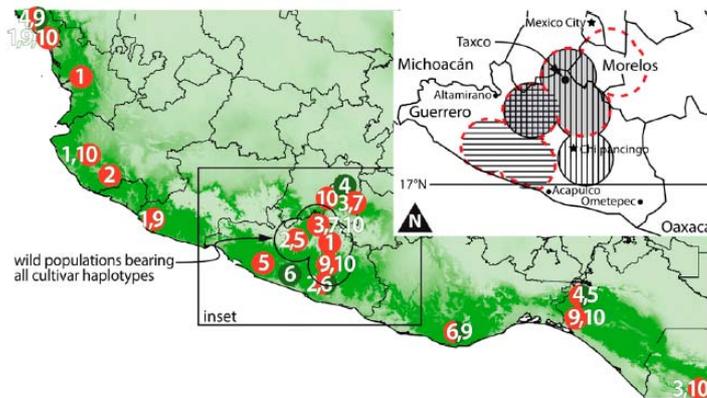


Fig. 3. Geographical distribution of *G3pdh* nuclear haplotypes and potential distribution of *Euphorbia pulcherrima* based only on typical populations from the Pacific slope. The numbered circles are observed haplotypes: red denotes populations with one or more haplotype shared with the cultivars; green indicates populations with no cultivar haplotype. Suitable habitat for poinsettia is found in the putative ancestral region of northern Guerrero, even when these populations are not included as the basis for modeling potential distribution. This result is congruent with the notion that populations in this area are indeed wild. The rounded polygon (arrow) outlines the extent of populations that include all seven haplotypes found in cultivars. This region falls only in central northern Guerrero. Inset: The geographical extent of the clade containing the three "Central Mexico" plastid haplotypes of Fig. 2 is outlined with a dotted line. Plastid haplotype 5 (Fig. 2) populations are shown in horizontal hatching. The extent of the region in which all of the cultivar nuclear haplotypes is found is shown with vertical hatching; the overlap between these regions is shaded in gray, and it is this region, as the overlap between the "Central Mexico" clade and the nuclear haplotypes, that we take to be the likeliest source region for ancestral poinsettia germplasm. This region includes Taxco, congruent with the traditional Poinsett story.

led us to previously unknown populations, including the Michoacán populations and the northern haplotype 5 locality (Fig. 2).

Conservation of wild poinsettia—The distribution map (Fig. 5) shows high fragmentation of natural areas where poinsettia populations are found. Of these populations, four are likely extinct based on our fieldwork. Nineteen percent of the 21 wild poinsettia populations sampled occur in Protected Natural Areas (PNAs; Fig. 5), and include just four of the 12 plastid haplotypes (33%; Table 2). These protected populations do not include any plastid haplotypes present in the cultivars. In the case of the nuclear gene data set, six of 10 *G3pdh* haplotypes (60%) are found within PNAs, with four of them being present in cultivars (40%; Table 2). In the case of Priority Terrestrial Regions (RTRs; Fig. 5), 57% of poinsettia populations occur within them.

We obtained human impact scores for 21 wild populations (Table 2). Scores ranged from 21 to 60, with an average of 34. The index ranges from 0 to 100: 0–10 are wildlands; near 100 are the most transformed habitats (Sanderson et al., 2002). The populations most affected by human activities are near metropolitan areas, such as Taxco. We identified unique characteristics of wild populations that we consider significant for conservation. These features include plants with white bracts, small population sizes, and the occurrence of unique DNA sequence haplotypes (Table 2).

DISCUSSION

Through the study of centers of origin, we may recognize the patterns left behind by organisms during their domestication, and identifying wild relatives can guide management and

conservation strategies (Kwak et al., 2009). Poinsettia is an excellent case study in recent domestication because it has been selected as an ornamental plant through intensive breeding in just over 180 yr and because the species retains much of its wild distribution. We used historical, genetic, and environmental evidence to investigate the origin of poinsettia cultivars.

Our genetic analyses support the Poinsett story, according to which the ancestors of poinsettia cultivars were collected in the vicinity of Taxco in northern Guerrero, Mexico (Moon, 1956; McGinty, 1980; Ecke et al., 1990). Individually, the plastid and nuclear data broadly help delimit poinsettia's center of origin (Figs. 3, 4A). Taken together, however, they more precisely locate the likely source of ancestral germplasm. Cultivars had two plastid haplotypes. One of them, haplotype 5, was shared with the populations of northern and western central Guerrero (Table 1, Figs. 2, 4). The other plastid haplotype found in cultivars, haplotype 7 (Table 1), was not found in any wild population but was closely related to populations from Guerrero and Morelos (Fig. 2). The nuclear data also supported the Poinsett story. Cultivars had 7 of the 9 wild nuclear haplotypes (Figs. 3, 4, Table 1). Nuclear haplotypes of cultivars were shared with most wild populations, but only populations of northern Guerrero, which includes the Taxco region, had all the haplotypes found in the cultivars. In no other region do we find so many cultivar nuclear haplotypes as in northern Guerrero, seven in four populations. For example, in the three populations of Morelos State, immediately adjacent to northern Guerrero (Fig. 3), we find just three cultivar nuclear haplotypes, as compared to seven. Across the five northernmost populations, separated by up to 450 km from Sinaloa to Jalisco, we find just four cultivar nuclear haplotypes. Similarly, over the more than 600 km spanning the four southernmost populations, from Oaxaca to Guatemala,

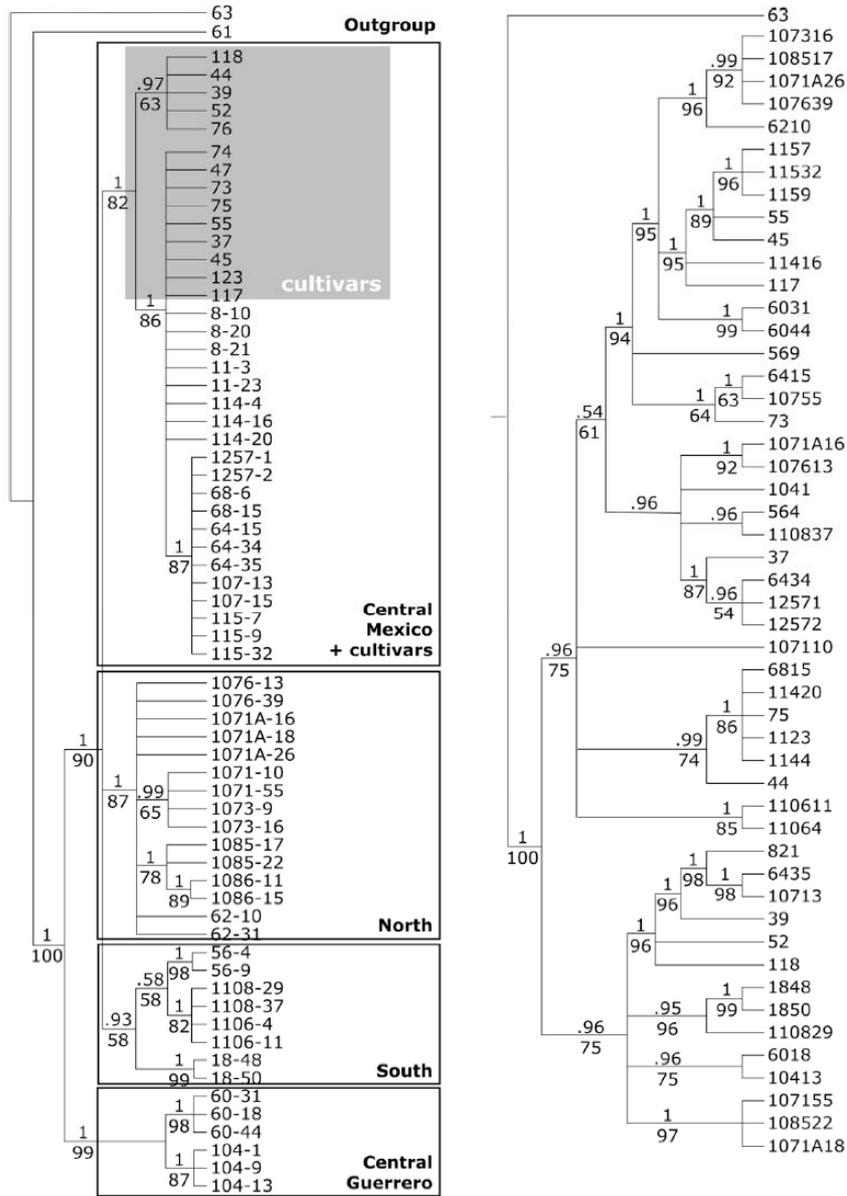


Fig. 4. Bayesian 50% majority-rule consensus cladograms based on *psbA-trnH* and *tmG-trnS* (left), and the combined plastid + nuclear data (right). Posterior probabilities are shown above branches; parsimony bootstrap values below branches.

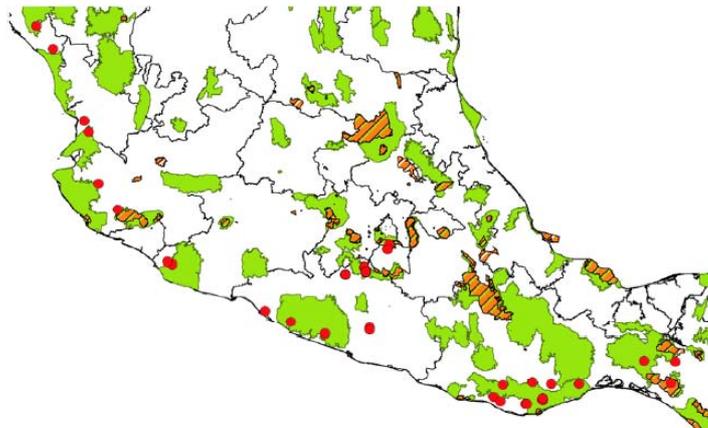


Fig. 5. Distribution of wild populations *Euphorbia pulcherrima* (red points) within Protected Natural Areas (hatching) and Priority Terrestrial Regions (green) of Mexico. Very few populations are found in protected areas.

we also find only four cultivar nuclear haplotypes. The concentration of all cultivar nuclear haplotypes in northern Guerrero and in no other part of the range strongly points to this area as the source of the ancestral poinsettia cultivar germplasm. We can overlap, Venn diagram style, the polygons enclosing on the one hand the cultivar plastid haplotypes, and on the other the one encircling the full diversity of cultivar nuclear haplotypes. Doing so reveals a tightly circumscribed region in northern

Guerrero (Fig. 3). These results concur remarkably with the traditional story in which Poinsett collected the cultivated poinsettia's ancestral germplasm in the region of Taxco.

These apparently ancestral northern Guerrero populations are somewhat anomalous, in that only these populations are found so far inland out of the entire range of poinsettia. Moreover, populations in this area are adjacent to or even surrounded by urban centers, observations that have led many to suppose that these populations may represent remnants from cultivation rather than truly wild plants. Our genetic evidence does not support the idea that the populations from northern Guerrero are remnants or escapes from cultivation because the populations in these areas have unique combinations of haplotypes. If they were brought from elsewhere, then we would expect them to have haplotypes reflecting the source populations. Instead, the northern Guerrero populations show patterns of geographical structuring and diversity in line with the patterns of haplotype distribution of the rest of the species. A remaining question was whether the poinsettia habitats of northern Guerrero are anomalous climatically, given their distance from typical habitats of the Pacific coast. When we modeled potential distribution based only on typical populations from the Pacific slope, we recovered high probabilities of finding poinsettia habitat in northern Guerrero and Morelos (Fig. 3). Our field visits to test the accuracy of these predictions led us to several previously undocumented populations, including the northern population of the ancestral haplotype 5 (Fig. 2). The remoteness of this locality makes its wild status almost certain. Species distribution modeling results together with our genetic data and historical accounts suggest that the wild progenitors of the poinsettias cultivated worldwide came from this area, probably collected by Poinsett nearly 180 yr ago.

TABLE 2. Parameters referring to the conservation status of wild poinsettia populations.

Population ^a	Haplotype in PNAs ^b	HF ^c	Unique features ^d
1071		30	
1073		24	
1076		27	
1071A		30	small number of individuals
62	H _{cp} 2, H _n 2	30	
1085		29	white bracts, unique H _{cp}
1086		21	unique H _{cp}
8		35	ancestral
11		23	ancestral
114		22	ancestral
64		49	historical
115		49	historical
68	H _{cp} 6, H _n 4	60	near metropolitan area
107	H _{cp} 6, H _n 3, H _n 7	60	near metropolitan area
1257		56	near metropolitan area
104		30	unique H _{cp}
60		30	unique H _{cp}
18		28	unique H _{cp}
1106		30	
1108	H _{cp} 11, H _n 9, H _n 10	23	
56		34	

^a Wild poinsettia populations (See Table 1).

^b Plastid haplotypes (H_{cp}) and nuclear haplotypes (H_n) in Protected Natural Areas (PNAs).

^c Human footprint (Sanderson et al., 2002) (0–10 wildlands; near 100, most transformed habitats).

^d Unique features of wild poinsettia populations important for conservation.

Domestication and applied uses—Wild poinsettias are sporadically brought into cultivation in the villages adjacent to wild populations. We have observed wild poinsettias in villages

in southern Sinaloa, the southern Sierra of Guerrero, and in southern Oaxaca. However, all of these plants had been brought into cultivation by the idiosyncratic efforts of single individuals and were not part of any local domestication efforts. Poinsettias are universally grown in the communities of poinsettia country, but they are almost always commercial domesticates from industrial horticulture. Contamination of local stands of poinsettia seems a latent risk, but fortunately most cultivars flower sparingly and do not fruit. We observed no evidence of gene flow from cultivars to wild plants.

Likewise, there seems to be limited gene flow between wild poinsettia populations. Shockingly, for such an important plant, nothing is known about pollination in poinsettia. Although we have occasionally observed wasps on the cyathia, visitors seem rare, and it is not clear how far poinsettia pollen may be carried by vectors. Poinsettia habitats are highly restricted, usually on steep slopes in canyons, with populations numbering from a few hundred but usually smaller, sometimes just a dozen or so individuals. With regard to seed dispersal from canyon to canyon, it is hard to see how the dehiscent capsules of the plant, which eject the large seeds at most a few meters, could account for dispersal over long distances. That poinsettia populations are small and have no obvious means of gene exchange between them seems congruent with our results and is more consistent with fragmentation of a formerly more continuous range rather than ongoing gene flow. The lack of a detectable pattern of geographical isolation by distance seems congruent with this notion. Whatever the origin of these patterns, the small populations scattered across the rugged Mexican landscape (Marshall and Lieberr, 2000; McCormack et al., 2008) would seem to offer abundant genetic variation that could be of applied use.

The applied importance of germplasm diversity is made clear by the manifold problems growers face in producing poinsettias. Breeders constantly strive for new cultivars with better resistance to cold, pests, stem breakage, and fungal infection (Potter and Eames, 1997; Parks and Moyer, 2004; Ecke, 2011). A major goal of new cultivar development is to address these problems (Potter and Eames, 1997; Ecke, 2011; Taylor et al., 2011). Cold resistance is a major issue, both for maintenance in the home and garden, as well as for reducing the cost of heating greenhouses. Poinsettias tend to be fragile, with branches that are relatively stiff but easily broken, weeping their white latex over the rest of the plant and any decorative potting. Plants with larger, more abundant and more colorful bracts are always desirable, especially those that are resistant to dropping their bracts or to infections such as *Botrytis* (Potter and Eames, 1997; Ecke, 2011; Taylor et al., 2011). Losses account for at least 9% of total production and mean that growers must sell 2.5 plants to make up for each lost one (Ecke, 2011). Major growers have noted that genetic improvement is one of the key factors in increasing productivity (Ecke, 2011), making understanding poinsettia genetic diversity all the more important. Features that may be of crucial interest for breeding include potentially cold-resistant populations at over 1000 m in central Mexico, populations growing in direct sun in the west, those growing on dry limestone, or variants in size and color, such as populations with white bracts (Fig. 1).

Natural variation would seem to offer many potential solutions to these problems. The species spans a marked latitudinal and elevational range and also seems to vary abundantly within populations. For example, in each population there usually seem to be individuals that maintain their bracts longer than others. If this variation were heritable, it would clearly be useful

for breeding. Our results show that if nurserymen have made additional collections of wild poinsettia, they have done so from closely related haplotypes from Guerrero or Morelos and have not injected novel variation into the cultivar. Our results thus provide an essential guide for the informed enrichment of the cultivars.

Conservation status and gene flow in wild poinsettia—Despite its global economic and cultural importance, and although its populations are threatened by habitat destruction, *Euphorbia pulcherrima* is not protected under Mexican law. Our fieldwork documented the disappearance of populations from the Mexican states of Jalisco, Nayarit, and Morelos, as well as in Guatemala. Our genetic data may also suggest lost populations because we did not find plastid haplotype 7, known only from cultivars, in any wild population. This apparent absence may be filled with more intensive sampling, but given the long history of human disturbance of northern Guerrero and southern Morelos, it would not be surprising to find that the population or populations bearing this haplotype have been extirpated in ways similar to the destroyed populations we documented in Jalisco, Nayarit, Morelos, and Guatemala. The loss of poinsettia populations likely means the loss of unique genetic variants. Population differentiation might be associated with adaptive and even commercially significant interpopulation divergence. If there are no directed strategies for the conservation of wild germplasm, a great amount of diversity that might be useful for the generation of new poinsettia cultivars could be lost. The only official Mexican measure for the management and conservation of poinsettia wild germplasm is indirect protection a few wild poinsettia populations are within Mexican parks or reserves. Our results show how geographic proximity does not always predict genetic similarity and underscores the usefulness of mapping the geographic distribution of genetic variation.

Our results highlight populations that are priorities for conservation because of their haplotype diversity, high human footprint values, or haplotypes not protected in parks or reserves (Table 2). Priority should be given to the protection of populations whose disappearance would lead to the loss of unique variation, e.g., the wild population with white bracts (Table 2). Populations near metropolitan areas are generally priorities because they are the most prone to disappear. Such is the case for populations in Morelos, which have very high human footprint scores and are being surrounded by urban growth. It is also important to give priority to populations with historic value, such as the likely ancestral populations from northern Guerrero, where habitats also have been damaged by deforestation and lack protection.

Our fieldwork showed that most extinct poinsettia populations grew in relatively flat, rolling country, as opposed to the steep canyon slopes where the species is usually found. The steepness of most poinsettia localities mean that many populations seem to persist because agriculture or human settlements reach the lips of canyons but leave the slopes sufficiently intact as to permit the survival of some plants. Given the lack of information regarding pollinators and dispersal, the extent to which agriculture and urbanization affect gene flow is unknown. Poinsettia populations may continue to persist in canyons, protected by their inaccessibility. Certainly such canyons could be afforded protection as local parks.

Conclusions—The study of centers of origin is a fundamental step for locating the ancestors of domesticates, understanding

the process of domestication, and for designing breeding and conservation strategies. Recent domesticates have the advantage of extant, relatively unaltered wild populations, documentation regarding the objectives of the domestication, and historical records or at least traditions documenting their spread by humans. We combined three sources of evidence, historical, genetic, and environmental, to identify the ancestors of the cultivars of one of the world's most economically important plants, the poinsettia. The confluence of evidence identified a small region of northern Guerrero as the likely region. This information not only provides the foundation for studies of evolution under domestication in poinsettia, but we now have an accurate guide to search for new genetic variation to improve the many shortcomings of the crop. Particularly desirable would be cultivars that tolerate stressful environmental conditions such as cold, drought, and high humidity (Parks and Moyer, 2004; Ecke, 2011), more resistance to pests such as glasshouse whitefly, pathogens such as *Pythium*, *Phytophthora*, and *Botrytis* (Potter and Eames, 1997), or to mechanical damage caused by jostling during production and transportation (Ecke, 2011). Knowledge of its provenance should invigorate breeding, research, and conservation of this iconic plant.

LITERATURE CITED

- AKAIKE, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19: 716–723.
- ARRIAGA, L., J. M. ESPINOZA-RODRÍGUEZ, C. AGUILAR-ZOÑIGA, E. MARTÍNEZ-ROMERO, L. GÓMEZ-MENDOZA, AND E. LOA [eds.]. 2000. Regiones prioritarias terrestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México D.F., México.
- BAIG, M., A. BEJA-PEREIRA, R. MOHAMMAD, K. KULKARNI, S. FARAH, AND G. LUIKART. 2005. Phylogeography and origin of Indian domestic cattle. *Current Science* 89: 38–40.
- BURGER, J. C., M. A. CHAPMAN, AND J. M. BURKE. 2008. Molecular insights into the evolution of crop plants. *American Journal of Botany* 95: 113–122.
- CEUM. 2011. Ley General del Equilibrio Ecológico y Protección al Ambiente. Diario Oficial, México D.F., México.
- CLEMENT, M., D. POSADA, AND K. A. CRANDALL. 2000. TCS: A computer program to estimate gene genealogies. *Molecular Ecology* 9: 1657–1659.
- DIAMOND, J. 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* 418: 700–706.
- DIBBLE, C. E., AND A. J. O. ANDERSON. 1963. Florentine Codex, book 11, no. 14, part XII. School of American Research and University of Utah, Santa Fe, New Mexico and Salt Lake City, Utah, USA.
- DRISCOLL, C. A., M. MENOTTI-RAYMOND, A. L. ROCA, K. HUPE, W. E. JOHNSON, E. GEFFEN, E. H. HARLEY, ET AL. 2007. The near eastern origin of cat domestication. *Science* 317: 519–529.
- ECKE, P. 2011. Poinsettia. Paul Ecke Poinsettias, Encinitas, California, USA.
- ECKE, P., A. MATKIN, AND D. E. HARTLEY. 1990. The poinsettia manual. Paul Ecke Poinsettias, Encinitas, California, USA.
- EMSHWILLER, E. 2006. Genetic data and plant domestication. In M. A. Zeder, E. Emshwiller, D. G. Bradley, and B. D. Smith [eds.], Documenting domestication: New genetic and archaeological paradigms, 99–122. University of California Press, Berkeley, California, USA.
- ERIKSSON, J., G. LARSON, U. GUNNARSSON, B. BED'HOM, M. TIXIER-BOICHARD, L. STRÖMSTEDT, D. WRIGHT, ET AL. 2008. Identification of the yellow skin gene reveals a hybrid origin of the domestic chicken. *PLoS Genetics* 4: e1000010.
- EXCOFFIER, L., G. LAVAL, AND S. SCHNEIDER. 2005. Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1: 47–50.
- FARRIS, J. S., M. KALLERJO, A. G. KLUGE, AND C. BULT. 1994. Testing significance of incongruence. *Cladistics* 10: 315–319.
- FERIA ARROYO, T. P., M. E. OLSON, A. GARCÍA-MENDOZA, AND E. SOLANO. 2009. A GIS-based comparison of the Mexican national and IUCN criteria for determining extinction risk. *Conservation Biology* 23: 1156–1166.
- FIELDING, A. H., AND J. F. BELL. 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation* 24: 38–49.
- FRY, J. 1994. The introduction of the poinsettia at Bartram's Garden. Bartram Broadside, Philadelphia, Pennsylvania, USA.
- GASKIN, J. F., AND B. A. SCHAAL. 2002. Hybrid *Tamarix* widespread in U.S. invasion and undetected in native Asia range. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 99: 11256–11259.
- GOLOBOFF, P. A. 1999. NONA, version 2.0 for Windows. Computer program and documentation distributed by the author, website <http://www.cladistics.com> [accessed 17 May 2012].
- GRAHAM, R. 1836. Description of several new or rare plants which have lately flowered in the neighbourhood of Edinburgh chiefly in the Royal Botanic Garden. *Edinburgh New Philosophical Journal* 20: 412–413.
- GUISAN, A., AND N. E. ZIMMERMANN. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147–186.
- GUNN, B. F., L. BAUDOUIN, AND K. M. OLSEN. 2011. Independent origins of cultivated coconut (*Cocos nucifera* L.) in the Old World tropics. *PLoS ONE* 6: e21143.
- HAMILTON, M. B. 1999. Tour primer for the amplification of chloroplast intergenic regions with intraspecific variation. *Molecular Ecology* 8: 513–525.
- HARTER, A. V., K. A. GARDNER, AND D. FALUSH. 2004. Origin of extant domesticated sunflowers in eastern North America. *Nature* 430: 201–205.
- HAUDRY, A., A. CENCI, C. RAVEL, T. BATAILLON, D. BRUNEL, C. PONCET, I. HOCHU, ET AL. 2007. Grinding up wheat: A massive loss of nucleotide diversity since domestication. *Molecular Biology and Evolution* 24: 1506–1517.
- HERNÁNDEZ, F. 1946. Historia de las plantas de la Nueva España, vol. III, 958–960. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México.
- HERNÁNDEZ, F. 1959. Obras completas, vol. II and III, 319–320. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México.
- HUMANS, R. J., S. E. CAMERON, J. L. PARRA, P. G. JONES, AND A. JARVIS. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25: 1965–1978.
- HUELSENBECK, J. P., AND F. RONQUIST. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754–755.
- KOCHHAR, S. L. 1998. Economic botany in the tropics. Man Millan India, Daryaganj, New Delhi, India.
- KWAK, M., J. A. KAMIL, AND P. GEPTS. 2009. The putative Mesoamerican domestication center of *Phaseolus vulgaris* is located in the Lerma-Santiago Basin of Mexico. *Crop Science* 49: 554–563.
- LARSON, G., U. ALBARELLA, K. DOBNEY, P. ROWLEY-CONWY, J. SCHIBLER, AND A. TRESSET, J.-D. VIGNE, ET AL. 2007. Ancient DNA, pig domestication, and the spread of the Neolithic into Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 104: 15276–15281.
- LARSON, G., K. DOBNEY, U. ALBARELLA, M. FANG, E. MATISOO-SMITH, J. ROBINS, S. LOWDEN, ET AL. 2005. Worldwide phylogeography of wild boar reveals multiple centers of pig domestication. *Science* 307: 1618–1621.
- MARSHALL, C. J., AND J. K. LIEBHERR. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27: 203–216.
- MAS, J. F., A. VELÁZQUEZ, J. R. DÍAZ-GALLEGOS, R. MAYORGA-SAUCEDO, C. ALCÁNTARA, G. BOCCO, R. CASTRO, ET AL. 2004. Assessing land use/cover changes: A nationwide multivariate spatial database for Mexico. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation* 5: 249–261.
- MAYFIELD, M. H. 1997. A systematic treatment of *Euphorbia* subgenus *Poinsettia* (Euphorbiaceae). Ph.D. dissertation, University of Texas, Austin, Texas, USA.
- MCCORMACK, J. E., A. T. PETERSON, E. BONACCORSO, AND T. B. SMITH. 2008. Speciation in the highlands of Mexico: Genetic and phenotypic divergence in the Mexican jay (*Apheloma ultramarina*). *Molecular Ecology* 17: 2505–2521.
- MCGINTY, B. 1980. The poinsettia. *Early American Life* 11: 38–39, 72–74.

- MILLER, A. J., AND J. H. KNOUFF. 2006. GIS-based characterization of the geographic distributions of wild and cultivated populations of the Mesoamerican fruit tree *Spondias purpurea* (Anacardiaceae). *American Journal of Botany* 93: 1757–1767.
- MILLER, A. J., AND B. A. SCHAAL. 2005. Domestication of a Mesoamerican cultivated fruit tree, *Spondias purpurea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 102: 12801–12806.
- MOON, M. H. 1956. A short history of the poinsettia. *Baileya* 4: 176–181.
- MORRELL, P. L., AND M. T. CLEGG. 2007. Genetic evidence for a second domestication of barley (*Hordeum vulgare*) east of the Fertile Crescent. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 104: 3289–3294.
- NAVARRO, J. 1992. Historial natural o jardín americano (manuscrito de 1801). Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto Mexicano del Seguro Social, and Instituto de Seguridad y Servicios Sociales de los Trabajadores del Estado, México D.F., México.
- NIXON, K. C. 2002. WinClada version 1.00.08 for Windows. Computer program and documentation distributed by the author, website <http://www.cladistics.com> [accessed 17 May 2012].
- OLSEN, K. M., AND B. A. SCHAAL. 1999. Evidence on the origin of cassava: Phylogeography of *Manihot esculenta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 5586–5591.
- OUTRAM, A. K., N. A. STEAR, R. BENDREY, S. OLSEN, A. KASPAROV, V. ZALBERT, N. THORPE, AND R. P. EVERSLED. 2009. The earliest horse harnessing and milking. *Science* 323: 1332–1335.
- PARKS, E. J., AND J. W. MOYER. 2004. Evaluation of AFLP in poinsettia: Polymorphism selection, analysis, and cultivar identification. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 129: 863–869.
- PARTHASARATHY, N. 1948. Origin of noble sugar-canes (*Saccharum officinarum*). *Nature* 161: 608.
- PHILLIPS, S. J. 2008. Transferability, sample selection bias and background data in presence-only modelling: A response to Peterson et al. (2007). *Ecography* 31: 272–278.
- PHILLIPS, S. J., R. P. ANDERSON, AND R. E. SCHAPIRE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distribution. *Ecological Modelling* 190: 231–259.
- PHILLIPS, S. J., M. DUDÍK, AND R. E. SCHAPIRE. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. In R. Greiner and D. Schuurmans [eds.], *Machine learning: Proceedings of the Twenty-first Century International Conference on Machine Learning*, Banff, 655–662. ACM Press, Banff, Canada.
- POTTER, R., AND A. EAMES. 1997. *Poinsettia essentials*. Royal Botanical Garden, Edinburgh, UK.
- POSADA, D., AND K. A. CRANDALL. 1998. ModelTest: Testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817–818.
- RAFINESQUE, C. S. 1833. *Pleuradena coccinea*. *Atlantic Journal* 1: 182.
- RAMBAUT, A. 2002. SE-AL: Sequence Alignment Editor, version 2.0a11. Computer program and documentation distributed by the author, website: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/seal> [accessed 23 February 2008].
- RONALDSON, J. 1828. Letter to J. R. Poinsett (Nov. 6). Poinsett papers, vol. 5, folder 9, no. 83. Historical Society of Pennsylvania, Philadelphia, Pennsylvania, USA.
- SAMBROOK, J., E. F. FRITSCH, AND T. MANIATIS. 1989. *Molecular cloning: A laboratory manual*, 2nd ed. Cold Spring Harbor Laboratory Press, Cold Spring Harbor, New York, USA.
- SANDERSON, E. W., M. JAITEH, M. A. LEVY, K. H. REDFORD, A. V. WANNEBO, AND G. WOOLMER. 2002. The human footprint and the last of the wild. *BioScience* 52: 891–904.
- SANG, T., D. J. CRAWFORD, AND T. F. STUESSY. 1997. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of *Paenonia* (Paeoniaceae). *American Journal of Botany* 84: 1120–1136.
- SAY, T. 1828. List of Mexican seeds, "Sent to Mr. Carr by Mr. Moffett, letter July 23rd., 1828." Say Papers, coll. 455. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, Pennsylvania, USA.
- SMALLEY, J., AND M. BLAKE. 2003. Sweet beginnings: Stalk sugar and the domestication of maize. *Current Anthropology* 44: 675–703.
- SOLANO, E., AND T. P. FERIA. 2007. Ecological niche modeling and geographic distribution of the genus *Polianthes* L. (Agavaceae) in Mexico: Using niche modeling to improve assessments of risk status. *Biodiversity and Conservation* 16: 1885–1900.
- SPOONER, D. M., K. MCLEAN, G. RAMSAY, R. WAUGH, AND G. BRYAN. 2005. A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 102: 14694–14699.
- STEINMANN, V. W., AND J. M. PORTER. 2002. Phylogenetic relationships in *Euphorbiae* (Euphorbiaceae) based on ITS and *ndhF* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89: 453–490.
- STRAND, A. E., J. LEEBENS-MACK, AND B. G. MILLIGAN. 1997. Nuclear DNA-based markers for plant evolutionary biology. *Molecular Ecology* 6: 113–118.
- TAYLOR, J. M., R. G. LOPEZ, C. J. CURREY, AND J. JANICK. 2011. The poinsettia: History and transformation. *Chronica Horticulturae* 51: 23–28.
- TEMPLETON, A. R., K. A. CRANDALL, AND C. F. SING. 1992. A cladistic analysis of phenotypic associations with haplotypes inferred from restriction endonuclease mapping and DNA sequence data III. Cladogram estimation. *Genetics* 132: 619–633.
- USDA AND NASS. 2011. Floriculture crops 2010 summary. U. S. Government Printing Office, Washington, D.C., USA.
- VILÀ, C., P. SAVOLAINEN, J. E. MALDONADO, I. R. AMORIM, J. E. RICE, R. L. HONEYCUTT, K. A. CRANDALL, ET AL. 1997. Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* 276: 1687–1689.
- XIA, Q., Y. GUO, Z. ZHANG, D. LI, Z. XUAN, Z. LI, F. DAI, ET AL. 2009. Complete resequencing of 40 genomes reveals domestication events and genes in silkworm (*Bombyx*). *Science* 326: 433–436.
- ZEDER, M. A., E. EMMHWILLER, B. D. SMITH, AND D. G. BRADLEY. 2006. Documenting domestication: The intersection of genetics and archaeology. *Trends in Genetics* 22: 139–155.
- ZIMMERMANN, N. F. A., C. M. RITZ, AND F. H. HELLWING. 2010. Further support for the phylogenetic relationships within *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) from nrITS and *trnL-trnF* IGS sequence data. *Plant Systematics and Evolution* 286: 39–58.
- ZOHARY, D. 2004. Unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Economic Botany* 58: 5–10.

CAPÍTULO 4

Diversidad genética y estructura poblacional de

Euphorbia pulcherrima

INTRODUCCIÓN

El análisis de la diversidad genética dentro de las especies se realiza bajo el marco teórico de la genética de poblaciones. La genética de poblaciones es el estudio de los procesos y mecanismos por los cuales evoluciona una población (Hedrick, 2000; Templeton, 2006). Mediante la genética de poblaciones se analiza la diversidad genética, su distribución geográfica y los procesos que la originaron (Hedrick, 2000; Templeton, 2006).

La genética de poblaciones utiliza modelos matemáticos que simulan a las poblaciones. El modelo ideal se encuentra en equilibrio de Hardy-Weinberg, en el cual las poblaciones son lo suficientemente grandes para que los apareamientos entre los individuos sean al azar y la población no se vea afectada por ninguna fuerza evolutiva. Las fuerzas evolutivas o procesos evolutivos que actúan en las poblaciones son la mutación, la selección natural o artificial, deriva génica, endogamia o flujo génico (Hedrick, 2000; Templeton, 2006).

Existen diversos estadísticos para analizar la diversidad genética en una muestra de secuencias. Entre las medidas que se utilizan se encuentran: la diversidad haplotípica (H_d) (Nei, 1987), expresada como la probabilidad de encontrar dos haplotipos (combinación específica de sitios de un fragmento del genoma) elegidos aleatoriamente en una muestra (Nei, 1987). Otro índice es la diversidad nucleotídica (π o p_i), que se define como el promedio de diferencias

nucleotídicas entre dos secuencias tomadas al azar en una muestra (Nei, 1987). La diversidad genética de Watterson θ (θ_w , teta) es el número de sitios nucleotídicos segregantes en una muestra de secuencias (Watterson, 1975). Por su parte, el número de sitios segregantes (S) es el promedio de diferencias entre dos secuencias tomadas al azar en una muestra (Tajima, 1983). Finalmente, se puede cuantificar el número promedio de diferencias nucleotídicas (k) entre los sitios segregantes de las secuencias comparadas por pares al azar en una muestra (Tajima, 1983).

Cuando se estudia la variación genética en una población o grupo determinado de individuos mediante el análisis de secuencias se considera que cada uno de los sitios son neutrales y sólo algunos presentan la presión de la selección natural o en el caso de organismos domesticados los sitios podrían expresar los efectos de la selección artificial (Hedrick, 2000; Innan y Kim, 2004; Templeton, 2006). La neutralidad de las secuencias se evalúa mediante pruebas de neutralidad como la D de Tajima (Tajima, 1989) y Hudson, Kreitman y Aguadé, 1987 (HKA).

La prueba D de Tajima detecta las diferencias entre π y θ . Las diferencias entre los dos índices se expresa en un valor llamado D . Si D es mayor a 1, hay mayor diversidad por sitio que puede ser debido a la acción de la selección positiva. Si es D menor a 1, es una posible indicación de que la selección purificadora mantiene baja la diversidad en todos los sitios segregantes. Para que los sitios se encuentran fuera del equilibrio neutral, los valores anteriores tienen que ser estadísticamente diferentes y/o que D diferente a cero (Tajima, 1983, 1989).

La prueba de Hudson, Kreitman y Aguadé, 1987 (HKA) prueba la correlación entre los niveles de variación entre las secuencias a nivel inter e intrapoblacional. Si las secuencias se encuentran bajo neutralidad no debería haber diferencias entre la variación genética entre poblaciones dentro de una misma especie y entre diferentes especies (Hedrick, 2000).

La variación genética de los individuos de una especie puede ser heterogénea a lo largo de su distribución geográfica. Por lo cual, es posible observar grupos de individuos dentro de una población o grupos de poblaciones. A esta distribución y agrupamiento de la variación genética se le llama estructura poblacional (Excoffier, 2001; Hedrick, 2000; Templeton, 2006). La estructura poblacional puede ser el reflejo de los distintos procesos evolutivos a lo largo de la historia evolutiva de una especie. Por ejemplo, la migración o flujo génico pueden homogenizar la variación genética entre los grupos y el aislamiento y la deriva génica podrían promover la diferenciación entre grupos (Excoffier, 2001; Hedrick, 2000; Templeton, 2006). Existen diferentes aproximaciones para estimar la estructura poblacional.

Wright (1921) propuso tres coeficientes para medir la diferenciación genética. Estos coeficientes son F_{ST} que es el índice de fijación subpoblacional y mide la diferenciación genética sobre las poblaciones. Si F_{ST} es igual a cero la población total estaría en equilibrio Hardy-Weinberg pero si es igual a uno todas las poblaciones serían diferentes entre sí (Hartl y Clark, 1997). El segundo de los índices de Wright es F_{IS} mide la reducción en la heterocigosis de un individuo debido al apareamiento al azar (Hartl y Clark, 1997). Finalmente se tiene a F_{IT} mide la reducción en la heterocigosis de ese individuo con respecto a la población total (Hartl y Clark, 1997).

En un principio podríamos pensar que el flujo génico es mayor entre los individuos o poblaciones más cercanas. Si el apareamiento entre los individuos más cercanos es mayor a lo esperado al azar, a este patrón se le da el nombre de aislamiento por distancia (Wright, 1943). Existen pruebas que evalúan la correlación entre las variables de diversidad genética y distancias geográficas, la más utilizada en estos trabajos es la prueba de Mantel (1967).

La nochebuena (*Euphorbia pulcherrima*) es la planta de ornato por excelencia en la época de invierno. Sus ventas superan los cientos de millones de dólares al año (Ecke, 2011; USDA y NASS, 2011). Esta emblemática planta se distribuye en el centro de México y por la costa del Pacífico de México y Guatemala (Mayfield, 1997). En México como en otros países del todo el mundo se encuentra interesados en generar nuevos cultivares de nochebuena (Ecke *et al.*, 1990; Parks y Moyer, 2004; Ecke, 2011; Taylor *et al.*, 2011). El conocimiento de la variación genética de *E. pulcherrima* y su estructuración a lo largo de la distribución geográfica de las poblaciones silvestres permitirá utilizar variación genética que no haya sido integrada en los cultivares. También, el conocimiento de la diversidad genética de la nochebuena permitirá establecer estrategias de conservación *in situ* y *ex situ*. Por ejemplo, permitiría conservar variantes únicas o dirigir los muestreos para conservar la mayor parte de la diversidad genética de *E. pulcherrima*.

Nosotros utilizamos marcadores moleculares nucleares y de cloroplasto para analizar la variación genética y la estructura poblacional de poblaciones silvestres y cultivares de *Euphorbia pulcherrima*. De esta manera tendremos una descripción de la variación genética *E. pulcherrima* cuantificada, ubicada y podrá ser utilizada para el uso, manejo y conservación de la nochebuena.

MATERIALES Y MÉTODOS

Plantas analizadas. Colectamos 21 poblaciones silvestres de *Euphorbia pulcherrima* cubriendo su rango de distribución en México y Guatemala. Para conocer la ubicación de las poblaciones silvestres nos basamos en Maryfield (1997) y en las colectas de herbario de Herbario Nacional de México (MEXU), Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (ENCB), Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME), Herbario de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (HUMO), Herbario de la Universidad Autónoma de Chapingo (CHAPA), Missouri Botanical Garden Herbarium (MBG) y Huntington Botanical Gardens Herbarium (HNT). Además, analizamos 14 cultivares comerciales de mayor importancia comercial en los Estados Unidos y México. Los datos de colecta y procedencia se presentan en la Tabla 1 del Capítulo 3.

Extracción de ADN, amplificación por PCR y secuenciación. La descripción de esta sección se presenta en el Capítulo 3.

Pruebas de neutralidad. Evaluamos desviaciones de la neutralidad aplicando la prueba de Tajima's D (Tajima, 1989) y Hudson, Kreitman and Aguadé, 1987 (HKA) implementados en DnaSP v. 5.0 (Librado y Rozas, 2009). Utilizamos *E. heterophylla* como outgroup para la prueba de HKA.

Análisis de la variación genética. Nosotros obtuvimos el número de haplotipos, la diversidad haplotípica (H_d) (Nei, 1987), diversidad genética Watterson's θ (θ_w) (Watterson, 1975), diversidad nucleotídica (π o ρ_i) (Nei, 1987), el número de sitios polimórficos (S) y el número promedio de diferencias pareadas (k) (Tajima, 1983) para lo cual utilizamos DnaSP v. 5.0 (Librado y Rozas, 2009).

Estructura poblacional. Analizamos la estructura geográfica de la variación genética de poblaciones de *Euphorbia pulcherrima* utilizando el análisis de varianza molecular (AMOVA) diseñado y descrito por Excoffier y colaboradores (1992) en el programa Arlequin 3.5. La significancia estadística fue evaluada usando 20 000 permutaciones. Las poblaciones fueron agrupadas con base en cuatro agregados que observamos en la red de haplotipos (Figura 2, Tabla 1 del Capítulo 3). Estos grupos fueron muy cercanos y separados de los otros grupos por varios pasos. Nosotros nombramos a estos grupos como “Norte” formado por las poblaciones de Sinaloa a Michoacán; “Centro” por las poblaciones de la costa del pacífico y el norte de Guerrero y Morelos; “Sur” por las poblaciones de Oaxaca, Chiapas y Guatemala. Finalmente, debido a la amplia divergencia de las poblaciones del “Centro de Guerrero” con el resto de los agregados lo consideramos como otro grupo (Table 1).

Aislamiento por distancia. Utilizamos una prueba de Mantel de 10 000 permutaciones (Mantel, 1967) para evaluar la correlación entre la distancia genética (k) y la distancia geográfica (km) de todos los datos y para cada uno de los grupos utilizando Arlequin 3.5 (Excoffier *et al.*, 2010).

RESULTADOS

Obtuvimos secuencias de cloroplasto de 21 poblaciones, 65 individuos, y 20 poblaciones, 51 individuos, para el gen nuclear. Incluimos en este estudio 14 secuencias de cloroplasto y 10 secuencias nucleares de cultivares mexicanos y americanos. Las secuencias de los espaciadores intergénicos de cloroplasto *psbA-trnH* resultaron en 716 pb y 838 pb para *trnS-trnG*. La longitud del gen

G3pdh alineado es de 770 pb. La combinación de los tres fragmentos es de 2324 pb.

Pruebas de neutralidad. En los fragmentos de cloroplasto, el gen nuclear y en la combinación de todos los fragmentos se encontró neutralidad. Se observó neutralidad bajo el criterio de Tajima's ($D_{cp} = -0.41392$, $P > 0.10$; $D_n = 0.5511$, $P > 0.10$; $D_{all} = 0.72657$, $P > 0.10$) y de HKA ($X^2_{cp} = 0.070$, $P > 0.7906$; $X^2_n = 0.119$, $P > 0.7455$; $X^2_{all} = 0.113$, $P > 0.7363$).

Análisis de la variación genética. *Euphorbia pulcherrima* es una especie con una alta diversidad genética ($H_d = 0.986 \pm 0.007$). Los valores de cloroplasto para los cultivares ($H_d = 0.495 \pm 0.088$) son más pequeños en comparación a las plantas silvestres ($H_d = 0.884 \pm 0.024$). En los datos nucleares se no se observó grandes diferencias entre silvestres y cultivares. Pero, siguen siendo mayor en las plantas silvestres ($H_d = 0.894 \pm 0.018$) que en los cultivares ($H_d = 0.888 \pm 0.015$). La comparación de los índices de diversidad de *Euphorbia pulcherrima* se presentan en la Tabla 1.

Estructura poblacional. Para la matriz combinada de datos de cloroplasto y núcleo el mayor porcentaje de varianza se encontró entre grupos (59.54%) que en entre poblaciones (33.25%). La variación dentro de los grupos fue 7.21%. Lo mismo pasa con el cloroplasto, la variación entre grupos (65.19%) es mayor que entre poblaciones (34.81%). Las secuencias de cloroplasto dentro de las poblaciones no cambian. Para el gen nuclear el mayor porcentaje de varianza fue dentro de las poblaciones (95.65%), seguido entre poblaciones (5.62%) y finalmente entre regiones (1.27%). El resto de los resultados del análisis de varianza se presentan en la Tabla 2.

Aislamiento por distancia. No se encontro un patrón de aislamiento por distancia en el análisis combinado de los tres fragmentos de ambos genomas ($r = 0.094435$; $p = 0.224000$) o en el cloroplasto ($r = 0.199025$; $p = 0.099000$) o núcleo ($r = -0.001197$; $p = 0.481000$). En algunos fragmentos y dentro de algunas regiones presentaron aislamiento por distancia, en el “Centro” ($r_{all} = 0.197075$; $p = 0.219000$; $r_{cp} = 0.667385$; **$p = 0.012000$** ; $r_n = 0.096414$; $p = 0.377000$) y el “Sur” ($r_{all} = 0.832395$; $p = 0.122000$; $r_{cp} = 0.843968$; **$p = 0.009600$** ; $r_n = 0.636321$; $p = 0.170000$) pero no para el “Norte” ($r_{all} = 0.280749$; $p = 0.169000$; $r_{cp} = 0.362669$; $p = 0.055000$; $r_n = 0.159086$; $p = 0.281000$).

Tabla 1. Índices de diversidad genética para *Euphorbia pulcherrima*.

Grupo	No. de Haplotipos	Diversidad Haplotípica ($H_d \pm SD$)	Diversidad Nucleotídica (π)	Theta ($\theta_w \pm SD$)	No. de sitios segregantes (S)	Promedio de no. de diferencias nucleotídicas (k)
Cloroplasto (<i>psbA-trnH + trnS-trnG</i>)						
Silvestres	11	0.884 \pm 0.024	0.00884	0.00844 \pm 0.00264	41	9.628
cultivares	2	0.495 \pm 0.088	0.00129	0.00082 \pm 0.00053	3	1.484
Total	12	0.869 \pm 0.024	0.00768	0.00818 \pm 0.00246	42	8.913
Núcleo (<i>G3pdh</i>)						
Silvestres	9	0.894 \pm 0.018	0.01280	0.00763 \pm 0.00263	25	9.854
cultivares	9	0.888 \pm 0.015	0.01270	0.00725 \pm 0.00242	25	9.776
Total	9	0.893 \pm 0.015	0.01270	0.00722 \pm 0.00241	25	9.780
Combinado (<i>psbA-trnH + trnS-trnG + G3pdh</i>)						
Silvestres	27	0.982 \pm 0.01	0.01019	0.00819 \pm 0.00257	64	18.943
cultivares	8	0.956 \pm 0.059	0.00626	0.00515 \pm 0.00225	28	12.044
Total	36	0.986 \pm 0.007	0.01082	0.01207 \pm 0.00349	65	19.911

Tabla 2. Análisis de la varianza molecular (AMOVA) para *Euphorbia pulcherrima*, *= p<0.05. Las regiones son tres que corresponden agregados de la red de haplotipos (Fig. 2, Capítulo 3) nombrados como “Norte”, “Centro”, “Sur” y “Centro de Guerrero”.

Funente de la variación	g.l	Suma de cuadrados	Componente de la varianza	% de la variación	Estadístico ϕ equivalente a F
Cloroplasto (<i>psbA-trnH + trnS-trnG</i>)					
Entre regiones	3	1434.254	38.89410	65.19*	ϕ_{CT} 0.65192
Entre poblaciones dentro de las regiones	17	801.600	20.76686	34.81*	ϕ_{SC} 1.00000
Dentro de las poblaciones	27	0	0.00000	0.00	ϕ_{ST} 1.00000
Núcleo (<i>G3pdh</i>)					
Entre regiones	3	14.056	-0.06166	1.27	ϕ_{CT} 0.01268
Entre poblaciones dentro de las regiones	16	83.348	0.27339	5.62	ϕ_{SC} 0.05551
Dentro de las poblaciones	20	102.333	4.65152	95.65	ϕ_{ST} 0.04354
Combinado (<i>psbA-trnH + trnS-trnG + G3pdh</i>)					
Entre regiones	3	1298.773	39.93831	59.54	ϕ_{CT} 0.59542
Entre poblaciones dentro de las regiones	16	767.286	22.30395	33.25	ϕ_{SC} 0.82189
Dentro de las poblaciones	20	96.667	4.83333	7.21	ϕ_{ST} 0.92794

DISCUSIÓN

La nochebuena, *Euphorbia pulcherrima*, es una especie con alta diversidad genética (Tabla 1). Sus niveles de variación son comparables con *Persea americana* (Chen *et al.*, 2008), *Phaseolus vulgaris* (Bitocchi *et al.*, 2012) y *Helianthus annuus* (Liu y Burke, 2006) (Tabla 3; Figura 1). La nochebuena como con el resto de las especies antes mencionadas se distribuye ampliamente en distintos ambientes de México lo que puede estar generando parte de la variación genética dentro de esta especie.

Las poblaciones silvestres de nochebuena presentan una mayor diversidad genética que los cultivares (Tabla 3; Fig. 1). Los cultivares presentaron el 16.6 % de los haplotipos de cloroplasto y 77.77 % de núcleo, observados en las poblaciones silvestres. La mayoría de las poblaciones silvestres tanto de nochebuena, girasol (Liu y Burke, 2006), aguacate (Chen *et al.*, 2008) y frijol (Bitocchi *et al.*, 2012) no son utilizadas en la generación de cultivares y la intensidad de manejo no ha tenido fuertes implicaciones en la reducción de la diversidad genética de las plantas silvestres.

Nosotros encontramos una alta estructuración de la diversidad genética en los fragmentos de cloroplasto de las poblaciones silvestres de *E. pulcherrima*. Los grupos regionales “Norte”, “Centro”, “Sur” y “Centro de Guerrero” representan el mayor porcentaje de la distribución de la variación genética de cloroplasto de las poblaciones silvestres de nochebuena (59.54%) mucho más que entre poblaciones (34.81%). Dentro de las poblaciones silvestres no pudimos observar la variación entre individuos con los marcadores de cloroplasto. La estructuración de la diversidad genética entre las regiones es el reflejo de la interrupción del flujo

génico. La diversidad nuclear es homogénea en las poblaciones silvestres, posiblemente el incremento de diversidad nuclear dentro de los cultivares se deba a las cruzas convencionales utilizando el polen de diferentes plantas.

E. pulcherrima no presenta un patrón de aislamiento por distancia, aunque el grupo “Centro” ($r_{cp} = 0.667385$; $p = 0.012000$) y “Sur” ($r_{cp} = 0.843968$; $p = 0.009600$) si presentaron el patrón de aislamiento por distancia con los datos de cloroplasto. Algunos autores sugieren que la depresión del Balsas es una región de tierras bajas que se extiende entre el eje neovolcánico y la Sierra Madre del Sur y permite el paso de organismos de la costa del Pacífico hasta el Centro de México actuando como una barrera geológica que fragmenta las poblaciones del Norte, Centro y Sur (Bitocchi *et al.*, 2012; Marshall y Liebher, 2000; Sullivan *et al.*, 2000). Como mostramos en el Capítulo 3, la evidencia señala que los cultivares de nochebuena provienen del grupo “Centro”, lo que abre la posibilidad de incrementar la generación de nuevos cultivares utilizando el germoplasma de los grupos “Norte” y “Sur”.

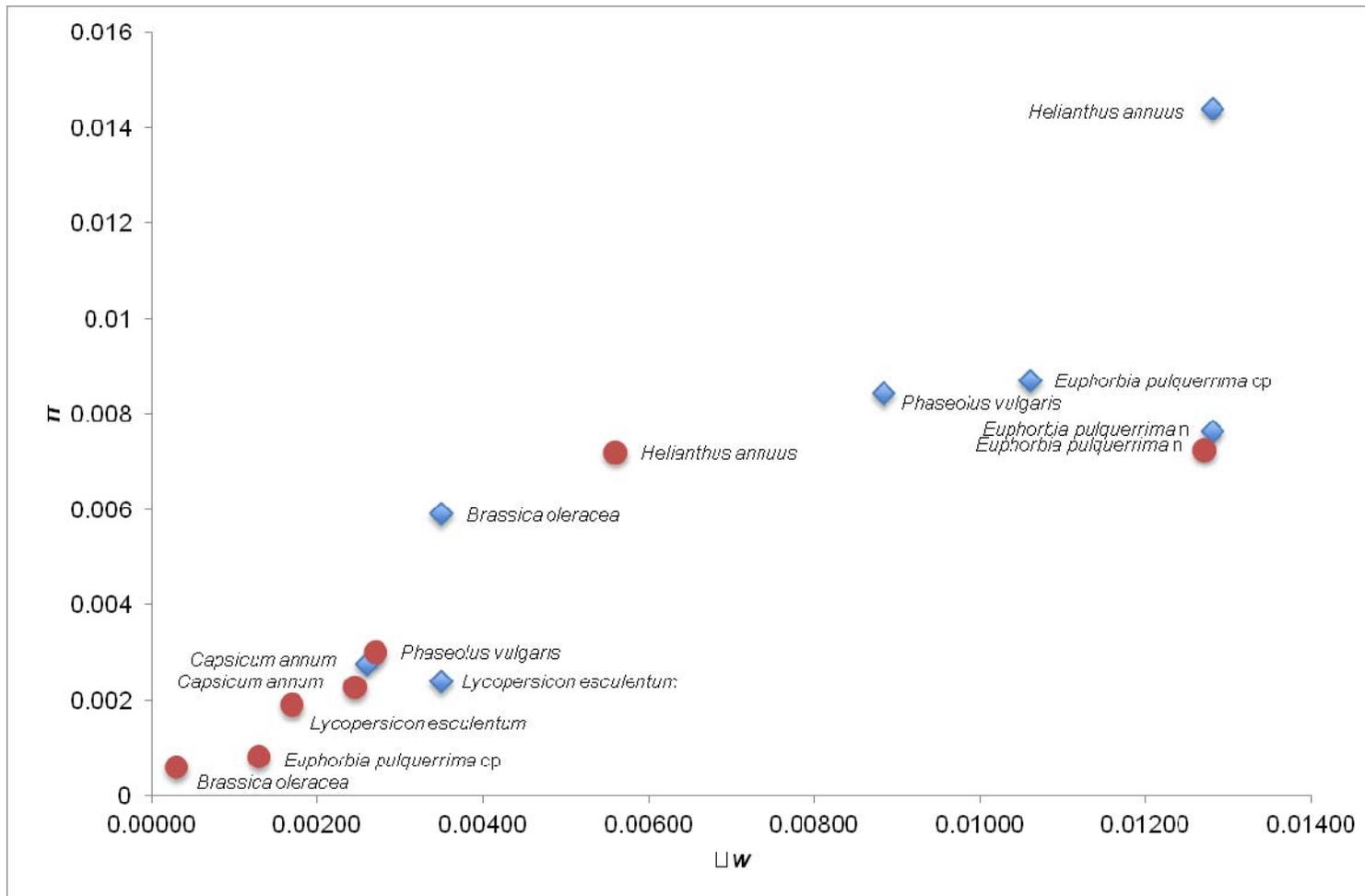
Al ser *Euphorbia pulcherrima* una especie con alta variación genética y estructurada poblacional, lo que implica grandes retos para su conservación *in situ* y *ex situ*. Como lo hemos mencionado en capítulos anteriores, una de las soluciones más sencillas para conservar la mayor parte de la diversidad genética de las poblaciones silvestres de nochebuena sería conservar los 12 haplotipos de cloroplasto que al mismo tiempo representan el total de los haplotipos nucleares y la mayor parte de la variación de genética de las poblaciones silvestres. Establecer programas de largo plazo para la conservación de germoplasma de nochebuena en bancos de germoplasma, jardines botánicos, solares comunitarios, áreas naturales protegidas ANP y regiones terrestres prioritarias (RTP).

Tabla 3. Índices de diversidad para diversas plantas cultivadas.

Especie (nombre común)	maarcador molecular	silvestre o cultivado	Diversidad Haplotípica ($H_d \pm SD$)	Diversidad Nucleotídica (π)	Theta ($\theta_w \pm SD$)	Heterocigosis esperada (H_e)	Referencia
<i>Euphorbia pulcherrima</i> (nochebuena)	<i>psbA-trnH</i> + <i>trnS-trnG</i> +	silvestre	0.884 ± 0.024	0.00884	0.00844 ± 0.00264		Trejo <i>et al.</i> , 2012
<i>Euphorbia pulcherrima</i> (nochebuena)	<i>psbA-trnH</i> + <i>trnS-trnG</i> +	cultivado	0.495 ± 0.088	0.00129	0.00082 ± 0.00053		Trejo <i>et al.</i> , 2012
<i>Euphorbia pulcherrima</i> (nochebuena)	<i>G3pdh</i>	silvestre	0.894 ± 0.018	0.01280	0.00763 ± 0.00263		Trejo <i>et al.</i> , 2012
<i>Euphorbia pulcherrima</i> (nochebuena)	<i>G3pdh</i>	cultivado	0.888 ± 0.015	0.01270	0.00725 ± 0.00242		Trejo <i>et al.</i> , 2012
<i>Manihot esculenta</i> (yucca)	<i>G3pdh</i>	cultivado	0.408 ± 0.002				Olsen, 2002
<i>Capsicum annuum</i> (chile)	<i>G3pdh</i>	silvestre		0.00259	0.00276 ± 0.00031		Aguilar-Meléndez <i>et al.</i> , 2009
<i>Capsicum annuum</i> (chile)	<i>G3pdh</i>	cultivado		0.00246	0.00227 ± 0.00040		Aguilar-Meléndez <i>et al.</i> , 2009
<i>Oryza rufipogon</i>	<i>Waxy</i>	silvestre		0.0213			Olsen <i>et al.</i> , 2006
<i>Oryza sativa</i> (arroz)	<i>Waxy</i>	cultivado		0.0056			Olsen <i>et al.</i> , 2006
<i>Lycopersicon esculentum</i> (jitomate)	<i>TG10</i>	silvestre		0.0035	0.0024		Nesbitt y Tanksley, 2002
<i>Lycopersicon esculentum</i> (jitomate)	<i>TG10</i>	cultivado		0.0017	0.0019		Nesbitt y Tanksley, 2002
<i>Brassica oleracea</i>	<i>BoCAL</i>	silvestre		0.0030	0.0043		Purugganan <i>et al.</i> , 2000
<i>Brassica oleracea</i> ssp. <i>bitrytis</i> (coliflor)	<i>BoCAL</i>	cultivado		0.0003	0.0006		Purugganan <i>et al.</i> , 2000
<i>Brassica oleracea</i> ssp. <i>italica</i> (brócoli)	<i>BoCAL</i>	cultivado		0.0035	0.0059		Purugganan <i>et al.</i> , 2000
<i>Helianthus annuus</i> (girasol)	<i>genes</i> <i>nucleares</i>	silvestre		0.00128	0.0144		Liu y Burke, 2006
<i>Helianthus annuus</i> (girasol)	<i>genes</i> <i>nucleares</i>	cultivado		0.00106	0.0072		Liu y Burke, 2006
<i>Persea americana</i> Mill. (aguacate)	<i>genes</i> <i>nucleares</i>	cultivado	0.884	0.00658	0.00709		Chen <i>et al.</i> , 2008
<i>Medicago sativa</i> L. (alfalfa)	<i>genes</i> mitocondriales	silvestre	0.821				Muller <i>et al.</i> , 2003
<i>Medicago sativa</i> L. (alfalfa)	<i>genes</i> mitocondriales	cultivado	0.583				Muller <i>et al.</i> , 2003

<i>Phaseolus vulgaris</i> L. (frijol)	5 regiones del genoma	silvestre de los Andes	0.0106	0.0087	Bitocchi <i>et al.</i> , 2012
<i>Phaseolus vulgaris</i> L. (frijol)	5 regiones del genoma	cultivar	0.0027	0.0030	Bitocchi <i>et al.</i> , 2012
<i>Malus sylvestris</i> (manzana)	SSR	silvestre		0.59	Coart <i>et al.</i> , 2006
<i>Malus domestica</i> Borkh. (manzana)	SSR	cultivado		0.49	Coart <i>et al.</i> , 2006
<i>Glycine max</i> (L.) Merr. (Avena)	SSR	silvestre		0.236	Xu <i>et al.</i> , 2002
<i>Glycine max</i> (L.) Merr. (Avena)	SSR	cultivado		0.269	Xu <i>et al.</i> , 2002
<i>Spondias purpurea</i> L. (ciruela)	AFLP	silvestre		0.1867	Miller y Schaal, 2006
<i>Spondias purpurea</i> L. (ciruela)	AFLP	cultivado		0.1694	Miller y Schaal, 2006
<i>Tamarindos indica</i> (tamarindo)	RAPS	cultivado		0.38	Diallo <i>et al.</i> , 2007
<i>Hordeum spontaneum</i> K. (cebada)	isoenzimas	silvestre		0.18	Jana y Pietrzak, 1988
<i>Hordeum vulgare</i> L. (cebada)	isoenzimas	cultivado		0.15	Jana y Pietrzak, 1988

Figura 1. Diversidad genética de diferentes plantas cultivadas. En el eje horizontal corresponde a la diversidad genética Watterson (θ_w) y el eje vertical corresponde a la diversidad nucleotídica (π).



REFERENCIAS

- Aguilar-Meléndez, A., P. L. Morrell, M. L. Roose y K. Seung-Chul. 2009. Genetic diversity and structure in semiwild and domesticated chiles (*Capsicum annuum*; Solanaceae) from Mexico. *American Journal of Botany* 96(6): 1190-1202.
- Bitocchi, E., L. Nanni, E. Bellucci, M. Rossi, A. Giardini, P. S. Zeuli, G. Logozzo, J. Stougaard, P. McClean, G. Attene y R. Papa. 2012. Mesoamerican origin of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is revealed by sequence data. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 109: E788-E796.
- Chen, H., P. L. Morrell, M. de la Cruz y M. T. Clegg. 2008. Nucleotide Diversity and linkage disequilibrium in wild avocado (*Persea americana* Mill.). *Journal of Heredity* 99(4): 382-389.
- Coart, E., S. van Glabeke, M. de Loose, A. S. Larsen y I. Roldán-Ruiz. 2006. Chloroplast Diversity in the genus *Malus*: new insights into the relationship between the European wild apple (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) and the domesticated apple (*Malus domestica* Borkh.). *Molecular Ecology* 15: 2171-2182.
- Diallo, B. O., H. I. Joly, D. McKey, M. Hossaert-McKey y M. H. Chevallier. 2007. Genetic Diversity of *Tamarindus indica* populations: Any clues on the origin from its current distribution? *African Journal of Biotechnology* 6(7): 853-860.
- Ecke, P., A. Matkin y D. E. Hartley. 1990. The poinsettia manual. Paul Ecke Poinsettias, Encinitas, California, USA.
- Ecke, P. 2011. Poinsettia. Paul Ecke Poinsettias, Encinitas, California. USA.
- Hartl, D. L. y A. G. Clark, 1997. Principles of populations genetics. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts. USA.
- Excoffier, L., P. E. Smouse y J. Quattro. 1992. Analysis of Molecular Variance Inferred from metric distances among DNA haplotypes: application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics* 131: 479-491.
- Excoffier, L., 2001. Analysis of population subdivision. En Balding *et al.*, (eds.) Handbook of Statistical Genetics, USA, John Wiley y Sons, Ltd.
- Excoffier, L. y H. E. L. Lischer. 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources* 10: 564-567.
- Hedrick, W. 2000. Genetics of populations. Jones and Bartlett Publishers, Inc., Massachusetts. USA.
- Hudson, R. R. M. Kreitman y M. Aguade. 1987. A test of neutral molecular evolution based on nucleotide data. *Genetics* 116: 153-159.
- Innan, H. y Y. Kim. 2004. Pattern of polymorphism after strong artificial selection in a domestication event. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101(29): 10667-10672.
- Jana, S. y L. N. Pietrzak. 1988. Comparative assessment of genetic Diversity in wild and primitive cultivated barley in a center of diversity. *Genetics* 119(4): 981-890.
- Librado, P. y J. Rozas. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452.
- Liu, A. y J. M. Burke. 2006. Patterns of nucleotide Diversity in wild and cultivated sunflower. *Genetics* 173: 321-330.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27: 209-220.
- Marshall C. J. y J. K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27: 203-216.
- Mayfield, M. H. 1997. A systematic treatment of *Euphorbia* subgenus *Poinsettia* (Euphorbiaceae). Tesis de doctorado. University of Texas. Austin. 230 p.
- Miller, A. J., y B. A. Schaal. 2006. Domestication and the distribution of genetic variation in wild and cultivated populations of the Mesoamerican fruit tree *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* 15(6): 1467-1480.
- Muller, M. H., J. M. Prosperi, S. Santoni y J. Ronfort. 2003. Inferences from mitochondrial DNA patterns on the domestication history of alfalfa (*Medicago sativa*). *Molecular Ecology* 12: 2187-2199.
- Nei, M. 1987. Molecular evolutionary genetics. Columbia University Press, New York. USA.

- Nesbitt, T. C. y S. D. Tanksley. 2002. Comparative sequencing in the genus *Lycopersicon*: Implications for the evolution of fruit size in the domestication of cultivated tomatoes. *Genetics* 162: 365-379.
- Olsen, K. M. 2002. Population history of *Manihot esculenta* (Euphorbiaceae) inferred from nuclear DNA sequences. *Molecular Ecology* 11(5): 901-911.
- Olsen, K. M., A. L. Caicedo, N. Palato, A. McClung, S. McCouch y M. D. Purugganan. 2006. Selection under domestication: evidence for a sweep in the rice Waxy genomic region. *Genetics* 173: 975-983.
- Parks, E. J. y J. W. Moyer. 2004. Evaluation of AFLP in poinsettia: Polymorphism selection, analysis, and cultivar identification. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 129: 863-869.
- Purugganan, M. D. A. L. Boyles y J. I. Suddith. 2000. Variation and selection at the cauliflower floral homeotic gene accompanying the evolution of Domesticated *Brassica oleracea*. *Genetics* 155: 855-862.
- Sullivan, J., E. Arellano y D. S. Rogers. 2000. Comparative phylogeography of Mesoamerican highland redents: concertad versus independent response to past climatic fluctuations. *The american naturalista* 155(6): 755-768.
- Tajima, F. 1983. Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations. *Genetics* 105:437-460.
- Tajima, F. 1989. Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics* 123: 585-595.
- Templeton, A. R. 2006. Population genetics and microevolutionary theory. John Wiley & Sons, Inc., New Jersey. USA.
- Trejo, L., T. P. Feria-Arroyo, K. Olsen, L. E. Eguiarte, B. Arroyo, J. A. Gruhn y M. E. Olson. 2012. Poinsettia's wild ancestor in the Mexican dry tropics: Historical, genetic, and environmental evidence. *American Journal of Botany* 99(7): 1146-1157.
- Taylor, J. M., R. G. Lopez, C. J. Currey y J. Janick. 2011. The poinsettia: history and transformation. *Chronica horticultrae* 51(3): 23-28.
- USDA y NASS. 2011. Floriculture crops 2010 summary. U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., USA.
- Watterson, G. A. 1975. On the Lumber of segregating sites in genetical models without recombination. *Theoretical Population Biology* 7: 256-276.
- Wright, S. 1921. Systems of mating. *Genetics* 6: 111-178.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28: 114-138.
- Xu, D. H., J. Abe, J. Y. Gai e Y. Shimamoto. 2002. Diversity of chloroplast DNA SSRs in wild and cultivated soybeans: evidence for multiple origins of cultivated soybean. *Theoretical and Applied Genetics* 105:645-653.

CAPÍTULO 5

Distrito Federal, reservorio de diversidad genética de nochebuena (*Euphorbia pulcherrima*)

Laura Trejo¹, Mark Olson¹

¹Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Tercer Circuito s/n de CU, México DF 04510, México.

Documento aceptado en el libro “Estudio de la Biodiversidad del Distrito Federal”. G. Méndez (ed.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. En prensa.

La nochebuena (*E. pulcherrima*) es una de las plantas de ornato de mayor importancia económica en el mundo. Sus ventas anuales superan los cien millones de dólares al año solo en los Estados Unidos, debido a que es el símbolo floral de la navidad (USDA y NASS, 2011; Taylor *et al.*, 2011). Sin embargo, poco se ha investigado sobre su historia natural, variación genética, distribución, estado de conservación y el origen de sus cultivares (plantas que se producen en condiciones artificiales para su venta). Las silvestres, crecen de manera natural en el campo desde Sinaloa, en México, hasta Guatemala por la costa del Pacífico; también se distribuyen en el norte de Guerrero y en Morelos pero no en el Distrito Federal (Mayfield, 1997).

Para comenzar a llenar los grandes vacíos de conocimiento sobre la biología de la nochebuena, se evaluó la importancia del DF como reservorio de la diversidad genética de ésta. El estudio se realizó con 11 poblaciones silvestres, o conjuntos de plantas no cultivadas, representativas de la distribución geográfica de *E. pulcherrima*, de las cuales diez son de México y una de Guatemala (Tabla 1).

Se analizaron cuatro cultivares de los Estados Unidos y México, y cuatro plantas de parques y jardines del DF (Tabla 1). Para todas las plantas se obtuvieron fragmentos de genoma de cloroplasto o secuencias *psbA-trnH* (Hamilton, 1999) y *trnS-trnG* (Sang *et al.*, 1997). Con los datos de las secuencias se evaluó la diversidad genética (Watterson, 1975; Nei, 1987; Tajima, 1983) de las plantas del DF y se compararon con las plantas silvestres y los cultivares (Tabla 2).

Para conocer la procedencia de las plantas del DF se analizaron las relaciones de parentesco entre ellas, con las poblaciones silvestres y cultivares de nochebuena a través de árboles genealógicos (Posada y Crandall, 1998; Huelsenbeck y Ronquist 2001).

Los resultados revelan que la diversidad genética presente en las plantas del DF ($H_d = 0.500 \pm 0.265$, $\pi = 0.00130$), es casi tan alta como la encontrada en los cultivares ($H_d = 0.667 \pm 0.204$, $\pi = 0.00173$), y menor que la observada en las plantas silvestres ($H_d = 1 \pm 0.039$, $\pi = 0.01139$) (Tabla 2). La mayoría de las plantas del DF, exceptuando la planta de jardín 71, comparten el mismo haplotipo de cultivares ($H_{cp} = 5$) y de poblaciones de Guerrero ($H_{cp} = 5$) y Morelos ($H_{cp} = 6$) (Fig. 1). Esto abre dos posibilidades que pudieran ser cultivares o plantas silvestres, cuestión que podría resolverse con posteriores estudios. La planta de jardín 70 presentó el mismo haplotipo de otros cultivares ($H_{cp} = 7$) (Tabla 1).

Concluimos de estos datos que, a pesar del pequeño tamaño de muestra, el DF podría estar resguardando una parte significativa de la variación genética, tanto de plantas silvestres como cultivares. De lo anterior observamos que las personas siembran en los parques o jardines las plantas que compran, o las silvestres que se traen del campo. Las plantas sembradas en parques y jardines, representan casi una quinta parte de la diversidad genética de *E. pulcherrima*, lo

que convierte al DF en un reservorio importante de la diversidad genética de la nochebuena.

Este es un primer trabajo que analiza la diversidad genética y procedencia de las nochebuenas del DF. En una siguiente se buscará incrementar el muestreo de plantas del DF. Este tipo de ejercicios (Altieri *et al.*, 1997; Miller y Schaal, 2005; Abebe *et al.*, 2010) resalta la importancia de las plantas de los jardines y parques que, sin darnos cuenta, son conservación *in situ* que está en la mayoría de los casos bajo nuestro cuidado.

MATERIALES Y MÉTODOS

Plantas analizadas. Nosotros analizamos 11 plantas de poblaciones silvestres de *Euphorbia pulcherrima*, 4 cultivares de México y los Estados Unidos, 4 plantas de jardines y parques del Distrito Federal (Tabla 1). Utilizamos como grupos hermanos a *E. heterophylla* L. y *Euphorbia cornastra* (Dressler) (Mayfield, 1997; Steinmann y Porter, 2002; Zimmermann *et al.*, 2010).

Extracción de AND, amplificación de PCR y secuenciación. La descripción de esta sección se presenta en el Capítulo 3.

Análisis de la variación genética. Obtuvimos el número de haplotipos, la diversidad haplotípica (H_d) (Nei, 1987), diversidad genética Watterson's θ (θ_w) (Watterson, 1975), diversidad nucleotídica (π o ρ_i) (Nei, 1987), el número de sitios polimórficos (S) y el número promedio de diferencias pareadas (k) (Tajima, 1983) para lo cual utilizamos DnaSP v. 5.0 (Librado y Rozas, 2009).

Relaciones entre plantas silvestres y cultivares. Utilizamos un método bayesiano para describir el patrón de relaciones filogenéticas entre los individuos de *Euphorbia pulcherrima*. Determinamos el modelo de evolución de nuestros

datos utilizando el criterio de información de Akaike (Akaike, 1974) implementado en ModelTest v3.7 (Posada y Crandall, 1998). Analizamos los dos fragmentos de cloroplasto en conjunto y corrimos cuatro cadenas de Markov por 10 000 generaciones usando una temperatura de 0.02 en MrBayes v.3.1.2 (Huelsenbeck y Ronquist, 2001). Confirmamos la estacionalidad con gráficas de valores log-likelihood contra generaciones, descartamos el 25% de los árboles iniciales como burn-in y calculamos el consenso de mayoría con el resto de los árboles. Excluimos la mitad de los árboles antes de calcular las probabilidades posteriores bayesianas (PP).

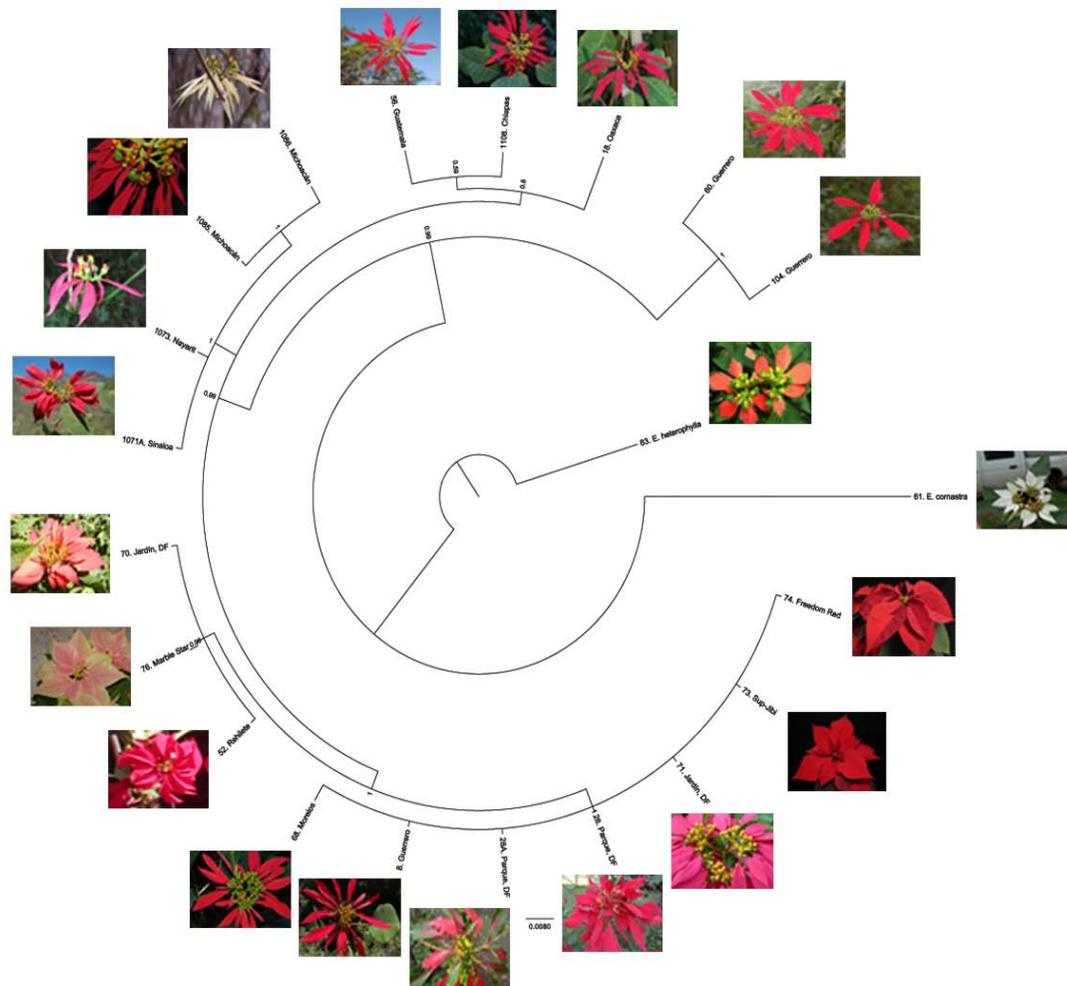
Tabla 1. Plantas analizadas en este capítulo. Se presenta la especie, el número de colecta, la procedencia en México con excepción de Sacatepéquez que pertenece a Guatemala, y el número de haplotipo de cloroplasto (H_{cp}) siguiendo la numeración del Capítulo 3.

Especie	No. de colecta	Categoría	Procedencia/cultivar	H_{cp}
<i>E. pulcherrima</i>	1073	silvestre	Nayarit	1
<i>E. pulcherrima</i>	1071A	silvestre	Sinaloa	2
<i>E. pulcherrima</i>	1085	silvestre	Michoacán	3
<i>E. pulcherrima</i>	1086	silvestre	Michoacán	4
<i>E. pulcherrima</i>	8	silvestre	Guerrero	5
<i>E. pulcherrima</i>	68	silvestre	Morelos	6
<i>E. pulcherrima</i>	104	silvestre	Guerrero	8
<i>E. pulcherrima</i>	60	silvestre	Guerrero	9
<i>E. pulcherrima</i>	18	silvestre	Oaxaca	10
<i>E. pulcherrima</i>	1108	silvestre	Chiapas	11
<i>E. pulcherrima</i>	56	silvestre	Guatemala	12
<i>E. pulcherrima</i>	73	cultivar	Sup-Jibi	5
<i>E. pulcherrima</i>	74	cultivar	Freedom Red	5
<i>E. pulcherrima</i>	52	cultivar	Rehilete	7
<i>E. pulcherrima</i>	76	cultivar	Marble Star	7
<i>E. pulcherrima</i>	28	parque	Álvaro Obregón	5
<i>E. pulcherrima</i>	28A	parque	Coyoacán	5
<i>E. pulcherrima</i>	71	jardín	Coyoacán	5
<i>E. pulcherrima</i>	70	jardín	Coyoacán	7
<i>E. cornastra</i>	61	silvestre	Guerrero	13
<i>E. heterophylla</i>	63	silvestre	Jalisco	14

Tabla 2. Índices de diversidad genética para el análisis de fragmentos de cloroplasto *psbA-trnH* y *trnS-trnG* en plantas de *Euphorbia pulcherrima*.

Grupo	No. de Haplotipos	Diversidad Haplotípica ($H_d \pm SD$)	Diversidad Nucleotídica (π)	Theta ($\theta_w \pm SD$)	No. de sitios segregantes (S)	Promedio de no. de diferencias nucleotídicas (k)
Silvestres	11	1 \pm 0.039	0.01139	0.01285 \pm 0.00536	41	12.4
Cultivares	2	0.667 \pm 0.204	0.00173	0.00142 \pm 0.00103	3	2
Plantas del DF	2	0.5 \pm 0.265	0.00130	0.00142 \pm 0.00103	3	1.5

Figura 1. Cladograma de consenso de mayoría al 50% bayesiano basado en los fragmentos de cloroplasto *psbA-trnH* y *trnG-trnS* (1554 pb; K81uf+G). Las probabilidades posteriores se muestran sobre las ramas.



REFERENCIAS

- Abebe, T. K. F. Wiersum y F. Bongers. 2010. Spatial and temporal variation in crop Diversity in agroforestry homegardens of southern Ethiopia. *Agroforest Syst* 78: 309-322.
- Akaike, H. 1976. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transaction on Automatic Control* 19: 716-723.
- Altieri, M. A., M. K. Anderson, L. C. Merrick. 1987. Peasant agriculture and the conservation crop and wild plant resources. *Conservation Biology* 1(1): 49-58.
- Hamilton, M. B. 1999. Tour primer for the amplification of chloroplast intergenic regions with intraspecific variation. *Molecular Ecology* 8: 513-525.
- Huelsenbeck, J. P. y F. Ronquist. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754-755.
- Posada, D. y K. A. Crandall. 1998. ModelTest: Testing the model of DNA substitution. *Bioinformatics* 14: 817-818.
- Sang, T., D. J. Crawford y T. F. Stuessy. 1997. Chloroplast DNA phylogeny, reticulate evolution, and biogeography of Paenonia (PAENOIACEAE). *American Journal of Botany* 84(9): 1120-1136.
- Steinmann, V. M. y J. M. Porter. 2002. Phylogenetic relationships in *Euphorbiae* (Euphorbiaceae) base don ITS and *ndhF* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89: 453-490.
- Librado, P. y J. Rozas. 2009. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451-1452.
- Mayfield, M. H. 1997. A systematic treatment of *Euphorbia* subgenus *Poinsettia* (Euphorbiaceae). Tesis de doctorado. University of Texas. Austin. 230 p.
- Miller, A. J., y B. A. Schaal. 2006. Domestication and the distribution of genetic variation in wild and cultivated populations of the Mesoamerican fruit tree *Spondias purpurea* L. (Anacardiaceae). *Molecular Ecology* 15(6): 1467-1480.
- Nei, M. 1987. Molecular evolutionary genetics. Columbia University Press, New York. USA.
- Tajima, F. 1983. Evolutionary relationship of DNA sequences in finite populations. *Genetics* 105:437-460.
- Taylor, J. M., R. G. Lopez, C. J. Currey y J. Janick. 2011. The poinsettia: History and transformation. *Chronica Horticulturae* 51(3): 23-27.
- USDA y NASS. 2011. Floriculture crops 2010 summary. U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., USA.
- Watterson, G. A. 1975. On the Lumber of segregating sites in genetical models without recombination. *Theoretical Population Biology* 7: 256-276.
- Zimmermann, N. F. A., C. M. Ritz y F. H. Hellwing. 2010. Further support for the phylogenetic relationships within *Euphorbia* L. (Euphorbiaceae) from nrITS and *trnL-trnF* IGS sequence data. *Plant Systematics and Evolution* 286: 39-58.

DISCUSIÓN

Entender el proceso de domesticación permite tomar decisiones más adecuadas para responder a los retos de manejo, mejoramiento y conservación de la biodiversidad (Diamond, 2002; Kereiva *et al.*, 2007; Morrell *et al.*, 2012). Un punto de partida fundamental para el estudio de la domesticación es la inferencia y delimitación de los centros de origen (de Candolle, 1883; Harlan, 1975; Vavilov, 1920-1940; Burger *et al.*, 2008; Morrell *et al.*, 2012). Sin embargo, la mayoría de los pocos centros de origen inferidos son de los primeros organismos domesticados hace más de 10 000 años y con fines alimenticios (Larson *et al.*, 2005; Morrell y Clegg, 2007; Taberlet *et al.*, 2008; Kwak *et al.*, 2009). Nosotros consideramos que la inferencia de centros de origen en organismos recientemente domesticados, cientos de años, y con fines distintos al alimenticio amplía la comprensión de la domesticación para el manejo y conservación de la biodiversidad.

En las domesticaciones recientes podríamos contar con la documentación histórica que muestre los fines de su uso, objetivos que pueden ser muy diversos como lo es para entretenimiento y adorno. Las poblaciones de los parientes silvestres podrían aún existir y en su distribución original. Lo que no sucede con en algunas domesticaciones antiguas como el maíz o la yuca en que las poblaciones de los parientes silvestres ya han desaparecido (Olsen y Schall, 1999; Matsuoka *et al.*, 2002, Jaenicke-Després *et al.*, 2003).

Algo más que debemos recordar al inferir centros de origen es integrar diferentes tipos de evidencia. Históricamente, la inferencia de centros de origen se ha realizado utilizando uno o dos tipos de evidencia (Larson *et al.*, 2005; Smith,

2006; Pickersgill, 2007; Taberlet *et al.*, 2008). Sin embargo, de Candolle (1883) y Vavilov (1920-1940) desde un principio mencionaban la necesidad de utilizar diferentes tipos de evidencia para tener un escenario general del proceso de domesticación e inferir un centro de origen. Incluso, publicaciones recientes hacen una invitación para integrar datos arqueológicos y genéticos para realizar inferencias de centros de origen (Zeder *et al.*, 2006; Burger *et al.*, 2008; Morrell *et al.*, 2012). Nosotros consideramos que el marco teórico de la ecología molecular permite integrar distintos tipos de evidencia desde histórica, paleontológica hasta genomas para inferir un centro de origen.

Para ejemplificar lo antes mencionado nosotros pusimos a prueba la hipótesis de que los cultivares comerciales a nivel mundial de una de las plantas ornamentales más importantes y cultivada recientemente, la nochebuena, provienen de Taxco, Guerrero (McGinty, 1980; Ecke *et al.*, 1990). Para inferir el centro de origen de los cultivares de nochebuena utilizamos evidencia histórica, genética y ambiental. Los tres tipos de inferencia señalan al norte de Guerrero como el lugar de procedencia de los cultivares de nochebuena. El estudio del centro de origen de los cultivares de la nochebuena muestra un proceso diferente de domesticación de los organismos para obtener comida hace 10 000 años o más. A través de documentos históricos conocemos que la nochebuena se seleccionó principalmente para ser usada como flor de ornato (Graham, 1836; Sahagún, 1885; Ecke *et al.*, 1990) y como se fueron generando los cultivares de esta planta (Moon, 1956; Ecke *et al.*, 1990; Taylor *et al.*, 2011). A diferencia del maíz, el cerdo, la vaca, la mayoría de los cultivares de nochebuena se generaron fuera de su área de distribución original en los últimos 180 años a través de cruces entre variantes fenotípicas seleccionadas en invernadero y recientemente por

cruzas entre especies cercanas como *Euphorbia cornastra* (Graham, 1836; Moon, 1956; Ecke *et al.*, 1990; Fry, 1994; Taylor *et al.*, 2011).

El reciente cultivo de la nochebuena y la presencia de las poblaciones silvestres de *Euphorbia pulcherrima* en su ambiente natural permitió ubicar aquellas poblaciones silvestres que comparten haplotipos con los cultivares. Además, pudimos evaluar que *Euphorbia pulcherrima* es una especie con una alta diversidad genética ($H_d = 0.986 \pm 0.007$, $\pi = 0.01082$) comparable con el frijol, *Phaseolus vulgaris* ($\pi = 0.0106$) también cultivado en Mesoamérica (Bitocchi *et al.*, 2012). Muchas plantas distribuidas en Mesoamérica presenta alta diversidad genética por la heterogeneidad en la topografía y en los climas a lo largo del gradiente latitudinal (Diamond, 2002; Miller y Schaal, 2005; Kwak *et al.*, 2009).

Los cultivares de nochebuena, como en muchas otras plantas cultivadas (ver Tabla 1 y Fig. 1 del Capítulo 4), presentan menor diversidad genética que las plantas silvestres. En los datos de cloroplasto es mucho más clara la diferencia entre los cultivares ($H_d = 0.495 \pm 0.088$, $\pi = 0.00129$) y las plantas silvestres ($H_d = 0.884 \pm$, $\pi = 0.0084$). Los cultivares sólo presentaron dos haplotipos de cloroplasto mientras que en las poblaciones silvestres se observaron 11 haplotipos. Tal diferencia no fue tan evidente en el núcleo posiblemente porque el desarrollo de los cultivares implica cruzas entre plantas a través del polen y gran parte de los haplotipos de núcleo presentes en los cultivares (6 de 7) se encuentran en norte de Guerrero. La reducción de la diversidad genética de plantas de domesticaciones antiguas se deben a las fuertes presiones de selección artificial que generan a cuellos de botella en la diversidad de las plantas (Dorbley, 1990; Allaby *et al.*, 2008; Olsen y Gross, 2008). En el caso de la nochebuena los cultivares son una pequeña muestra de la diversidad genética total de *E.*

pulcherrima. Si no se incluye mayor diversidad para la generación de nuevos cultivares, la diversidad genética dentro de los cultivares podría reducirse aún más.

A través del estudio de domesticaciones recientes aumenta nuestra comprensión con respecto al proceso de la domesticación. En las domesticaciones antiguas la presión de selección ha sido durante miles de años, la mayoría de las razas de cerdo se generaron de poblaciones silvestres del Creciente Fértil, Asia y Europa en los últimos 11 000 años (Larson *et al.*, 2005, 2007). La presión de selección en las domesticaciones antiguas en muchos de los casos a sido laxa (Diamond, 2002; Miller y Schall, 2005; Pickersgill, 2007) a comparación de la generación de los cultivares de nochebuena en que la mayoría fueron creados a través de cruza convencionales en los últimos docientos años y con mayor intensidad desde los años 70 (Ecke *et al.*, 1990; Taylor *et al.*, 2011). La forma en que se domesticaron los organismos, los cientos maíces criollos de México son el resultado de prácticas tradicionales que forma parte de la cultura y constumbres de los pueblos de México por más de 7000 años (Matsuoka *et al.*, 2002; Boege, 2009). La mayoría de los cientos de cultivares de la nochebuena son el resultado de proyectos de mejoramiento genético en los Estados Unidos (Eckel *et al.*, 1990; Taylor *et al.*, 2011). Algunos autores consideran que el caballo primero se seleccionó para producir leche y después como animal de carga o transporte (Outram *et al.*, 2009). En proyectos como en la nochebuena los objetivos de obtener cultivares con brácteas moradas y onduladas son objetivos planteados para cumplirse en algunos años. Cantidad del material genético modificado, Wright y colaboradores (2005) encontraron que aproximadamente del 2% al 4% del genoma del maíz ha sido modificado por la domesticación. El porcentaje del

genoma modificado podría ser mucho mayor en poco tiempo por la manipulación intensa a través de técnicas biotecnológicas (Purugganan y Fuller, 2009; Morrell *et al.*, 2012).

Al identificar la procedencia del germoplasma de los cultivares de nochebuena y analizar la diversidad genética de las plantas silvestres de nochebuena es posible establecer planes de conservación, manejo y mejoramiento de germoplasma no explorado para la generación de nuevos cultivares.

Nosotros generamos a través de la búsqueda de la procedencia de los cultivares de nochebuena un mapa de la distribución de la diversidad genética de las poblaciones silvestres de nochebuena. Este mapa en conjunto con los modelos de distribución potencial, mapas de uso del suelo y mapas de áreas protegidas nos permitieron reconocer el estado de conservación de *Euphorbia pulcherrima*. Identificamos las poblaciones silvestres más vulnerables por presentar el mayor impacto derivado de las actividades humanas, haplotipos únicos, bajo número de individuos y estar fuera de áreas protegidas. También hemos reconocido poblaciones silvestres con características importantes para su conservación por su diversidad morfológica como son las poblaciones de brácteas blancas o características fisiológicas como las poblaciones que crecen en lugares muy secos y fríos en el norte de México o lugares muy húmedos como las poblaciones del sur de México.

Nuestro trabajo nos permite tener un registro de las variantes genéticas de las plantas silvestres y cultivares mexicanos de nochebuena. Este registro publicado internacionalmente debe servir como protección para el uso de las

variantes genéticas de México. Al contar con los marcadores genéticos se podría monitorear nuestras variantes genéticas para evitar la biopiratería.

Estrategias de conservación de germoplasma de nochebuena podría ser protección *in situ* para conservar las poblaciones en su sitio original y permitir que continúen evolucionando en su estado natural. La conservación *in situ* podría ser también en jardines botánicos con el objetivo de educar o para fomentar el turismo. Las poblaciones de Taxco se encuentran en condiciones lamentables, a pesar de que podrían ser un atractivo turístico por ser las poblaciones ancestrales y de importancia histórica. El Jardín Botánico de Taxco podría albergar *in situ* una muestra de la diversidad genética y morfológica de la nochebuena silvestre y de los cultivares mexicanos.

También es necesario difundir y discutir con las personas con respecto al manejo de la nochebuena silvestre puesto que en algunas regiones de Guerrero y Oaxaca las inflorescencias de las nochebuenas silvestres se cortan para adonar altares. Nosotros hemos visto grandes cantidades de nochebuenas silvestres utilizadas en altares. Es necesario evaluar que importancia tiene esta actividad para la permanencia de las poblaciones silvestres y en caso de que afecte la continuidad de la población recomendar modular su uso.

Algunos trabajos en mejoramiento, manejo y conservación del germoplasma mexicano de nochebuena se han comenzado a realizar pero falta mucho por hacer. Instituciones como la Universidad Autónoma de Chapingo, Universidad Autónoma del estado de Morelos y el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) cuentan con programas de mejoramiento de cultivares mexicanos de nochebuenas. Para estos grupos de trabajo la distribución de las poblaciones silvestres de nochebuena y las

diferencias genéticas dentro de las plantas silvestres son de gran importancia para sus objetivos de mejoramiento genético. También estas instituciones cuentan con proyectos para conservar *ex situ* de semillas y plantas de nochebuenas silvestres. Una vez que conocemos la distribución y estructura de la variación genética de las poblaciones silvestres de nochebuena los muestreos de dichas colecciones podrán ser orientados a la conservación de la mayor parte de la diversidad genética de la nochebuena silvestre.

Presentamos en esta tesis datos de trabajo de campo de más de 10 años que fortalecerá las decisiones de próximos estudios o programas de manejo, mejoramiento y conservación de la nochebuena. Quedan muchas líneas de investigación por seguir como es la morfometría de plantas silvestres y cultivadas para describir los cambios que han adquirido los cultivares con respecto a las plantas silvestres. Conocer los mecanismos de polinización de la nochebuena que en conjunto con el análisis de la diversidad genética permitirán conocer la dinámica de los procesos evolutivos de las poblaciones silvestres de nochebuena. Influencia del manejo en la estructura genética de las poblaciones silvestres e indagar en las propiedades medicinales de la planta.

El Distrito Federal juega un papel importante como reservorio de la diversidad genética de plantas silvestres y cultivadas de nochebuena y muy posiblemente de otras plantas. Es importante reconocer la pequeña pero importante función que podrían estar representando las ciudades como el Distrito Federal para la conservación *in situ* de la biodiversidad y que podrían ser la única opción para algunos organismos o variantes genéticas.

Lograr inferir el centro de origen de un organismo domesticado dependerá de la evidencia utilizada y del organismo de estudio. No importa el número de tipos

de evidencias que se utilicen, lo que importa es que aporten información útil para identificar en dónde se domesticaron los organismos. Pero un número mayor de evidencias evaluadas para inferir un centro de origen podría permitir generar explicaciones más claras y precisas. Es posible que existan diferentes explicaciones igualmente válidas o que cambie la inferencia con nueva información. Es necesario estar consciente de esta conclusión por el impacto económico, político y social que surge al señalar a un lugar centro de origen.

En futuros estudios sobre inferencia de centros de origen el uso de la genómica es una opción que puede permitir tener la completa información genética para conocer en detalle la historia de los organismos. Nuevos experimentos y aproximaciones bioinformáticas estarían dirigidos a reconocer los loci bajo selección y en dónde está involucrada la adaptación (Wright *et al.*, 2005, Purugganan y Fuller, 2009; Morrell *et al.*, 2012). También, el desarrollo de modelos demográficos pueden servir para identificar los loci que han perdido mayor diversidad por posibles cuellos de botella como resultado de la domesticación (Olsen y Gross, 2008; Morrell *et al.*, 2012). Uno de los mayores objetivos es conocer la base genética de los fenotipos y tener un mayor control de los mismos (Purugganan y Fuller, 2009; Morrell *et al.*, 2012). Además, existe la tendencia de que la secuenciación de genomas es cada vez más rápido y menos costoso (Purugganan y Fuller, 2009; Morell *et al.*, 2012). En diferentes trabajos como el gusano de seda (Xia *et al.*, 2009), el chocolate (Argout *et al.*, 2011) y el pollo (Rubin *et al.*, 2010) se utilizaron los genomas para inferir los centros de origen. Es la misma pregunta pero resuelta con miles o millones de sitios polimórficos de un solo nucleótido (single-nucleotide polymorphism, SNP) que pueden ser el resultado de la selección artificial lo que ayuda a describir el proceso

de domesticación, el origen de la adaptación, detectar los fenotipos con rasgos no adaptativos bajo condiciones de manejo (Morrell y Clegg, 2007; vonHoldt et al., 2010). También, la genómica nos podría permitir contar con gran cantidad de información para acelerar el mejoramiento genético, para generar nuevos cultivares al optimizar el descubrimiento de nueva variación genética (Morrell y Clegg, 2007; Xia *et al.*, 2009).

CONCLUSIONES

- Inferir un centro de origen de organismos domesticados o cultivados recientes y no alimenticios amplía la comprensión del proceso de domesticación, permite distinguir las relaciones de parentesco entre las poblaciones silvestres y organismos domesticados; y proporciona información útil para el manejo y conservación de la biodiversidad.
- El uso de diversos tipos de evidencia integrados bajo el marco teórico de la ecología molecular puede delimitar con mayor claridad y precisión la región geográfica de un centro de origen de organismos domesticados o cultivados.
- Los cultivares comerciales de nochebuena a nivel mundial provienen del norte de Guerrero.
- Las poblaciones silvestres más vulnerables y con mayor prioridad para su conservación son las poblaciones con un mayor impacto por las actividades humanas, con haplotipos únicos, con pocos individuos, que se encuentran fuera de áreas naturales protegidas, con haplotipos ancestrales y con características particulares morfológicas o de ambiente en el cual crecen.
- *Euphorbia pulcherrima* es una especie con alta diversidad genética y estructurada a lo largo de su distribución.
- La diversidad genética en los cultivares es menor que en las poblaciones silvestres de nochebuena.
- El Distrito Federal es reservorio de aproximadamente una quinta parte de la diversidad genética de *Euphorbia pulcherrima*.

- Identificamos diferentes líneas de investigación para el estudio de la nochebuena: estudios morfológicos con los cuales se podrían distinguir las plantas silvestres y cultivadas y describir un posible síndrome de domesticación de la nochebuena; impacto del manejo en las poblaciones silvestres; tipo de reproducción de la nochebuena, evolución clonal del cultivo, propiedades medicinales, tipificación de la especie.

REFERENCIAS DE LA INTRODUCCIÓN Y DISCUSIÓN

- Aguilar A., J. R. Camacho, S. Chino, P. Jáquez y M. E. López. 1994. Herbario Medicinal del Instituto Mexicano del Seguro Social. IMSS, México.
- Aguilar-Meléndez, A., P. L. Morrell, M. L. Roose y K. Seung-Chul. 2009. Genetic diversity and structure in semiwild and domesticated chiles (*Capsicum annum*; Solanaceae) from Mexico. *American Journal of Botany* 96(6): 1190-1202.
- Allaby, R. G., D. Q. Fuller y T. A. Brown. 2008. The genetic expectations of a protracted model for the origins of domesticated crops. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105(37): 13982-13986.
- Anthony, F., B. Bertrand, O. Quiros, A. Wilches, P. Lashermes, J. Berthaud y A. Charrier. 2001. Genetic diversity of wild coffee (*Coffea arabica* L.) using molecular markers. *Euphytica* 118: 53-65.
- Argout, X., J. Salse, J.-M. Aury, M. J. Guiltinan, G. Droc, J. Gouzy, M. Allegre, C. Chaparro, T. Legavre, S. N. Maximova, m. abrouk, F. Murat, O. Fouet, j. Poulain, M. Ruiz, Y. Roguet, M. Rodier-Goud, J. F. Barbosa-Neto, F. Sabot, D. Kudrna, J. S. S. Ammiraju, S. C. Schuster, J. E. Carlson, E. Sallet, T. Schiex, A. Dievert, M. Kramer, L. Gelley, Z. Shi, A. Bérard, C. Viot, M. boccara, A. M. Risterucci, V. Guignon, X. Sabau, M. J. Axtell, Z. Ma, Y. Zhang, S. Brown, M. Bourge, W. Golser, X. Song, D. Clement, R. Rivallan, m. Tahí, J. M. Akaza, B. Pitollat, K. Gamacho, A. D'Hont, D. Brunel, D. Infante, I. Kebe, P. Costet, R. Wing, W. R. McCombie, E. Guiderdoni, F. Quetier, O. Panaud, P. Wincker, S. Bocs y C. Lanaud. 2011. *Nature genetics* 43(2): 101-109.
- Argueta V. A., A. Cano y M. E. Rodarte (eds.). 1994. Atlas de las plantas de la medicina tradicional mexicana. México, D. F. Instituto Nacional Indigenista. 1786 p.
- Arroyo-García, R., L. Ruiz-García, L. Bolling, R. Ocete, M. A. López, C. Arnold, A. Ergul, G. Söylemezoglu, H. I. Uzun, F. Cabello, J. Ibáñez, M. K. Aradhya, A. Atanassov, I. Atanassov, S. Balint, J. L. Cenis, L. Costantini, S. Goris-Pejic, F. Pelsy, N. Primikiri, V. Risovannaya, K. A. Roubelakis-Angelakis, H. F. Lefort y J. M. Martínez-Zapater. 2006. Multiple origins of cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L. ssp. *sativa*) based on chloroplast DNA polymorphisms. *Molecular Ecology* 15(12): 3707-3714.
- Baig M., A. Beja-Pereira, R. Mohammad, K. Kulkarni, S. Farah y G. Luikart. 2005. Phylogeography and origin of Indian domestic cattle *Current Science* 89(1): 38-40.
- Bitocchi, E., L. Nanni, E. Bellucci, M. Rossi, A. Giardini, P. S. Zeuli, G. Logozzo, J. Stougaard, P. McClean, G. Attene y R. Papa. 2012. Mesoamerican origin of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is revealed by sequence data. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 109: E788-E796.
- Boege, E. 2009. Centros de origen, pueblos indígenas y diversificación del maíz. *Ciencias (UNAM)* 92: 18-28.
- Burger, J. C., M. A. Chapman, J. M. Burke. 2008. Molecular insights into the evolution of crop plants. *American Journal of Botany* 95(2): 113-122.
- Bye, R., L. Trejo y M. Olson. 2008. *Euphorbia pulcherrima* Willd. ex Klotzsch. En: García-Mendoza (ed.), Calendario 2008 del Instituto de Biología, UNAM. pp. 2.
- Casas, A., J. Caballero, C. Mapes y S. Zárate. 1997. Manejo de la vegetación, domesticación de las plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 61: 31-47.
- Casas, A., A. Otero-Arnaiz, E. Pérez-Negrón y A. Valiente-Banuet. 2007. *In situ* Management and Domestication of Plants in Mesoamerica. *Annals of Botany* 100:1101-1115.
- Darwin, Ch. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London, Inglaterra.
- Darwin, Ch. 1868. The variation of plants and animals under domestication. John Murray, London, Inglaterra.
- De Candolle, A. P. 1883 (versión en inglés, 1967). Origin of cultivated plants. Hafner Publishing Company, New York, USA. 468 p. Tercera reimpresión.
- Diamond, J. 2002. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication. *Nature* 418: 700-706.
- Diamond, J. y P. Bellwood. 2003. Farmers and their languages: the first expansions. *Science* 300: 597-603.

- Dibble, C. E. y A. J. O., Anderson. 1963. Florentine Codex. Book 11, Earthly Things. University of Utah & School of American Research. Number 14, Part XII.
- Doebley, J. 1990. Molecular evidence and the evolution of maize. *Economy Botany* 44: 6-27.
- Driscoll, C. A., M. Menotti-Raymond, A. L. Roca, K. Hupe, W. E. Johnson, E. Geffen, E. Harley, M. Delibes, D. Pontier, A. C. Kitchener, N. Yamaguchi, S. J. O'Brien, D. Macdonald. 2007. The Near Eastern Origin of Cat Domestication. *Science* 317: 519-529.
- Ecke, P., A. Matkin y D. E. Hartley. 1990. The poinsettia manual. Paul Ecke Poinsettias, Encinitas, California, USA.
- Ecke, P. 2011. Poinsettia. Paul Ecke Poinsettias, Encinitas, California. USA.
- Eguiarte, L., V. Souza y X. Aguirre (compiladores). 2007. Ecología molecular. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México. 592 p.
- Emshwiller, E. 2006. Chapter 8: Genetic data and plant domestication, En: M. A. Zeder, D. G. Bradley, E. Emshwiller, B. D. Smith (eds.). Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological Paradigms. University of California Press, USA. pp. 91-122.
- Fitzhugh, K. 2006. The abduction of phylogenetic hypotheses. *Zootaxa* 1145:1-110.
- Fitzhugh, K. 2008. Fact, theory, test and evolution. *Zoological Scripta* 37: 109-113.
- Fry, J. 1994. *The introduction of the poinsettia at Bartram's Garden*. Bartram Broadside. pp. 3-7.
- Graham, R. 1836. Description of several new or rare plants which have lately flowered in the neighbourhood of Edinburgh chiefly in the Royal Botanic Garden. *The Edinburgh new philosophical journal* 20: 412.
- Harlan, J. R. 1975. Crops & Man. American Society of Agronomy, Inc. Crop Science Society of America, Inc. Madison, Wisconsin, USA. 284 p.
- Haudry, A., A. Cenci, C. Ravel, T. Bataillon, D. Brunel, C. Poncet, I. Hochu, S. Poirier, S. Santoni, S. Glémin, J. David. 2007. *Molecular Biology Evolution* 24(7): 1506-1517.
- Hernández, F. 1946. Historia de las plantas de la Nueva España. Imprenta Universitaria, México. Vol. III, pp. 958-960.
- Hernández, F. 1959. Obras completas. Universidad Nacional Autónoma de México. Tomos II y III, pp. 319-320.
- Iruela, M. R., J. Rubio, J. I. Cubero, J. Gil y T. Millan. 2002. Phylogenetic analysis in the genus *Cicer* and cultivated chickpea using RAPD and ISSR markers. *Theoretical Applied Genetic* 104: 643-651.
- Jaenicke-Després, V., E. S. Buckler, B. D. Smith, M. T. P. Gilbert, A. Cooper, J. Doebley y S. Pääbos. 2003. Early allelic selection in maize as revealed by ancient DNA. *Science* 302: 1206-1208.
- Kaplan, L. y T. F. Lynch. 1999. *Phaseolus* (Fabaceae) in archaeology: AMS radiocarbon dates and their significance for pre-colombian agriculture. *Economy botany* 53(3): 261-272.
- Kereiva, P., S. Watts, R. McDonald y T. Boucher. 2007. Domesticated nature: shaping landscapes and ecosystems for human welfare. *Science* 316: 1866-1869.
- Kwak, M., J. A. Kami y P. Geps. 2009. The putative Mesoamerican domestication center of *phaseolus vulgaris* is located in the Lerma-Santiago Basin of Mexico. *Crop Science* 49: 554-563.
- Larson, G., K. Dobney, U. Albarella, M. Fang, E. Matisoo-Smith, J. Robins, S. Lowden, H. Finlayson, T. Brand, E. Willerslev, P. Rowley-Conwy, L. Andersson y A. Cooper. 2005. Worldwide Phylogeography of wild boar reveals multiple centers of pig domestication. *Science* 37: 1618-1621.
- Larson, G., U. Albarella, K. Dobney, P. Rowley-Conwy, J. Schiber, A. Tresset, J. D. Vigne, C. J. Edwards, A. Schlumbaum, A. Dinu, A. Balacsescu, G. Dolman, A. Tagliacozzo, N. Manaseryan, P. Miracle, L. V. Wijngaarden-Bakker, M. Masseti, D. G. Bradley y A. Cooper. 2007. Ancient DNA, pig domestication, and the spread of the Neolithic into Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 104(39): 15276-15281.
- Matsuoka, Y. 2002. A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 99(9): 6080-6084.
- Mbida, Ch., E. De Langhe, L. Vrydaghs, H. Doutrelepont, R. Swennen, W. van Neer y P. de Maret. 2006. Documenting banana cultivation by phytolith analysis: case study, prospects, and limits of the morphological paradigm. En: M. A. Zeder, D. G. Bradley, E. Emshwiller, B. D. Smith (eds.). Documenting Domestication: New Genetic and Archaeological. University of California Press. pp. 68-81.

- McGinty, B. 1980. The poinsettia. *Early American Life* 11: 38-39, 72-74.
- Miller, A. J. y J. H. Knouft. 2006. GIS-based characterization of the geographic distributions of wild and cultivated populations of the Mesoamerican fruit tree *Spondias purpurea* (Anacardiaceae). *American Journal of Botany*, 93(12): 1757-1767.
- Miller, A. J., y B. A. Schaal. 2005. Domestication of a Mesoamerican cultivated fruit tree, *Spondias purpurea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 102(36): 12801-12806.
- Moon, M. H. 1956. A short history of the Poinsettia. *Baileya* 4: 176-181.
- Morrell, P. L. y M. T. Clegg. 2007. Genetic evidence for a second domestication of barley (*Hordeum vulgare*) east of the Fertile Crescent. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 104(9): 3289-3294.
- Morrell, P. L., E. S. Buckler y J. Ross-Ibarra. 2012. Crop genomics: advances and applications. *Nature Reviews Genetics* 13:85-96.
- Olsen, K. M. y B. A. Schaal. 1999. Evidence on the origin of cassava: phylogeography of *Manihot esculenta*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 96: 5586-5591.
- Olsen, K. M., y B. A. Schaal. 2001. Microsatellite variation in cassava (*Manihot esculenta*, Euphorbiaceae) and its wild relatives: further evidence for a southern Amazonian origin of domestication. *American Journal of Botany* 88(1): 131-142.
- Olsen, K. M., y B. L. Gross. 2008. Detecting multiple origins of domesticated crops. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105(37): 13701-13702.
- Oumar, I., C. Mariac, J. L. Pham y Y. Vigouroux. 2008. Phylogeny and origing of pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br) as revealed by microsatellite loci. *Theoretical and Applied Genetics* 117: 489-497.
- Outram, A. K., N. A. Stear, R. Bendrey, S. Olsen, A. Kasparov, V. Zalbert, N. Thorpe y R. P. Evershed. 2009. The earliest horse harnessing and milking. *Science* 323:1332-1335.
- Ozkan, H., A. Brandolini, C. Pozzi, S. Affgen, J. Wunder y F. Salamini. 2005. A reconsideration of the domestication geography of tetraploid wheats *Theoretical Applied and Genetic*. 110: 1052-1060.
- Paris, H. S., Z. Amar y E. Lev. 2012. Medieval emergence of sweet melons, *Cucumis melo* (Cucurbitaceae). *Annals of Botany* 110: 23-33.
- Pickersgill, B. 2007. Domestication of plants in the Americas: insights from mendelian and molecular genetics. *Annals of Botany* 100: 925-940.
- Peirce, C. S. 1878. Collected papers of Charles Sanders Peirce [CP], Hartshorne, Ch. y Weiss, P. (eds.). Cambridge, MA: The Belknap Press of Harvard University Press, 1965.
- Piperno, D. R., A. J. Ranere, I. Holst, J. Iriarte y R. Dickau. 2009. Starch grain and phytolith evidence for early ninth millenium B.P. maize from the Central Balsas River Valley, Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 106(13): 5019-5024.
- Pope, K. O., M. E. D. Pohl, J. G. Jones, D. L. Lentz, C. von Nagy, F. J. Vega y I. R. Quitmyer. 2001. Origin and Environmental setting of ancient agriculture in the lowlands of Mesoamerica. *Science* 1370-1372.
- Purugganan, M. D. y D. Q. Fuller. 2009. The nature of selection Turing plant domestication. *Nature* 457: 843-848.
- Rubin, C.-J., M. C. Zody, J. Eriksson, J. R. S. Meadows, E. Sherwood, M. T. Webster, L. Jiang, M. Ingman, T. Sharpe, S. Ka, F. Hallböök, F. Besnier, Ö. Carborg, B. Bed'hom, M. Tixier-Boichard, P. Jensen, P. Siegel, K. Lindblad-Tod y L. Adersson. 2010. Whole-genome resequencing reveals loci under selection during chicken domestication. *Nature* 464: 587-591.
- Sahagún, F. B. 1885. Historia general de las cosas de nueva España. Ma. Garibay (ed.), Porrúa, Colección "Sepan Cuantos...", No. 300, sexta edición, México.
- Sanderson, E. W., M. Jaiteh, M. A. Levy, K. H. Redford, A. V. Wannebo y G. Woolmer. 2002. The human footprint and the last of the wild. *BioScience* 52(10): 891-904.
- Sanjur, O. I., D. R. Piperno, T. C. Andres y W.-B. Linda. 2002. Phylogenetic relationships among domesticated and wild species of *Cucurbita* (Cucurbitaceae) inferred from a mitochondrial gene: implications for crop plant evolution and areas of origin. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 99(1): 535-540.
- Smalley, J. y M. Blake. 2003. Sweet beginnings: Stalk sugar and the domestication of maize. *Current Anthropology* 44: 675-703.
- Smith, B. D. 1997. The initial domestication of *Curcubita pepo* in the americas 10,000 years ago. *Science* 276: 932-934.
- Smith, B. D. 2006. Eastern North America as an independent centre of plant domestication. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 103(33): 12223-12228.

- Smith, B. D. 2007. Niche construction and the behavioral context of plant and animal domestication. *Evolutionary Anthropology* 16: 188-199.
- Sudupak, M. A., M. S. Akkaya y A. Kence. 2004. Genetic relationships among perennial and annual Cicer species growing in Turkey assessed by AFLP fingerprinting. *Theoretical Applied Genetics* 108: 937-944
- Taberlet, P., A. Valentini, H. R. Rezaei, S. Naderi, F. Pompanon, R. Negrini y P. Ajmone-Marsan. 2008. Are cattle, sheep, and goats endangered species? *Molecular Ecology* 17: 275-284.
- Tanno, K., S. Taketa, K. Takeda, y T. Komatsuda. 2002. A DNA marker closely linked to the *vrs1* locus (roe-type gene) indicates multiple origins of six-rowed cultivated barley (*Hordeum vulgare* L.) *Theoretical and Applied Genetics* 104: 54-60.
- Taylor, J. M., R. G. Lopez, C. J. Currey y J. Janick. 2011. The poinsettia: history and transformation. *Chronica horticultrae* 51(3): 23-28.
- Vavilov, N. I. 1920-1940. Woks on the origin and geography of cultivated plant species was published in Russian in 1987. Reprinted 1994. Cambridge University Press, Great Britain. 500 pp.
- Vilà, C., P. Savolainen, J. E. Maldonado, I. R. Amorim, J. E. Rice, R. L. Honeycutt, K. A. Crandall, J. Lundeberg y R. K. Wayne. 1997. Multiple and ancient origins of the domestic dog. *Science* 276: 1687-1689.
- vonHoldt, B. M., J. P. Pollinger, K. E. Lohmueller, E. Han, H. G. Parker, P. Quignon, J. D. Degenhardt, A. R. Boyko, D. A. Earl, A. Auton, A. Reynolds, K. Bryc, A. Brisbin, J. C. Knowles, D. S. Mosher, T. C. Spady, A. Elkahloun, E. Geffen, M. Pilot, W. Jedrzejewski, C. Greco, E. Randi, D. Bannasch, A. Wilton, J. Shearman, M. Musiani, M. Cargill, P. G. Jones, Z. Qian, W. Huang, Z.-L. Ding, Y.-P. Zhang, C. D. Bustamante, E. A. Ostrander, J. Novembre y R. K. Wayne. 2010. Genome-wide SNP and haplotype analyses reveal a rich history underlying dog domestication. *Nature* 464, 898-903.
- Wright, S. I., I. V. Bi, S. G. Schroeder, M. Yamasaki, J. F. Doebley, M. D. McMullen y B. S. Gaut. 2005. The effects of artificial selection on the maize genome. *Science* 308: 1310- 1314.
- Xia, Q., Y. Guo, Z. Zhang, D. Li, Z. Xuan, Z. Li, F. Dai, Y. Li, D. Cheng, R. Li, T. Cheng, T. Jiang, C. Becquet, X. Xu, C. Liu, X. Zha, W. Fan, Y. Lin, Y. Shen, L. Jiang, J. Jensen, I. Hellmann, S. Tang, P. Zhao, H. Xu, C. Yu, G. Zhang, L. Ji, J. Cao, S. Liu, N. He, Y. Zhou, H. Liu, J. Zhao, C. Ye, Z. Du, G. Pan, A. Zhao, H. Shao, H. Zeng, Wu Ping, C. Li, M. Pan, J. Li, X. Yin, D. Li, J. Wang, H. Zheng, W. Wang, X. Zhang, S. Li, H. Yang, C. Lu, R. Nielsen, Z. Zhou, J. Wang, Z. Xiang y J. Wang. 2009. Complete resequencing of 40 genomes reveals domestication events and genes in silkworm (*Bombyx*). *Science* 326: 433-436.
- Zeder, M. A. y B. Hesse. 2000. The initial domestication of goats (*Capra hircus*) in the Zagros Mountains 10,000 Years Ago. *Science* 287: 2254-2257.
- Zeder, M. A., E. Emshwiller, B. D. Smith y D. G. Bradley. 2006. Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology. *Trends in Genetics*, 22(3): 139-155.
- Zizumbo-Villarreal D. y P. Colunga-García. 2010. Origino f agriculture and plant domestication in west mesoamerica. *Genetic Resources and Crop Evolution* 57(6): 813-825.
- Zohary, D. 2004. Unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Economic Botany* 58: 5-10.
- USDA y NASS. 2011. Floriculture crops 2010 summary. U. S. Government Printing Office, Washington, D. C., USA.