



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

**“Diversidad morfológica y genética asociada al manejo de *Pachycereus hollianus*
(F.A.C. Weber) Buxb., en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.”**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. en C. Norma Isela Rodríguez Arévalo

TUTOR(A) PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Rafael Lira Saade, FES Iztacala UNAM.

COMITÉ TUTOR: Dr. Alejandro Casas Fernández, CIECO, UNAM.

Dr. Jorge Eduardo Campos Contreras, FES Iztacala, UNAM.

MÉXICO, D.F. NOVIEMBRE, 2013.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
BIOLOGÍA EVOLUTIVA

**“Diversidad morfológica y genética asociada al manejo de *Pachycereus hollianus*
(F.A.C. Weber) Buxb., en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.”**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:

M. en C. Norma Isela Rodríguez Arévalo

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: Dr. Rafael Lira Saade, FES Iztacala UNAM.

COMITÉ TUTOR: Dr. Alejandro Casas Fernández, CIECO, UNAM.

Dr. Jorge Eduardo Campos Contreras, FES Iztacala, UNAM

MÉXICO, D.F. NOVIEMBRE, 2013.

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 28 de enero de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **RODRÍGUEZ ARÉVALO NORMA ISELA**, con número de cuenta **85261969** con la tesis titulada **"DIVERSIDAD MORFOLÓGICA Y GENÉTICA ASOCIADA AL MANEJO DE PACHYCEREUS HOLLIANUS (F.A.C.WEBER) BUXB., EN EL VALLE DE TEHUACÁN-CUICATLÁN."**, realizada bajo la dirección del **DR. RAFAEL LIRA SAADE**:

Presidente: DR. ALEJANDRO CASAS FERNÁNDEZ
Vocal: DRA. BEATRÍZ RENDÓN AGUILAR
Secretario: DR. ALBERTO KEN OYAMA NAKAGAWA
Suplente: DRA. HEIKE DORA MARIE VIBRANS LINDEMANN
Suplente: DR. OSWALDO TELLEZ VALDÉS

El Comité Académico, aprobó que la integración del jurado se realizara a solicitud del alumno, con **cinco sinodales**, con base en lo establecido en el Artículo 31 y acogiéndose al artículo **QUINTO TRANSITORIO**, del Reglamento General de Estudios de Posgrado vigente.

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 28 de octubre de 2013.

M. del Coro Arizmendi

DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

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

Agradecimientos

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas por todo el apoyo otorgado para desarrollar y concluir este trabajo.

Agradezco el apoyo del CONACyT, a través de la beca doctoral número 92140 y de la GDEP por la asignación de una beca complementaria durante el desarrollo de mis estudios doctorales y del COMECyT a través de la beca número FO-CMCYT-06.

Agradezco profundamente a los miembros del Comité Tutor, por toda la paciencia y el apoyo que me brindaron a lo largo del desarrollo de este trabajo, Dr. Rafael Lira Saade, Dr. Alejandro Casas Fernández y Dr. Jorge Eduardo Campos Contreras.

Agradezco también a los miembros del jurado de examen de candidatura y a los sinodales, quienes ayudaron a mejorar este trabajo con toda su experiencia y capacidad, muchas gracias Dr. Alejandro Casas Fernández, Dr. Ken Oyama Nakagawa, Dra. Heike Vibrans Lindemann, Dra. Beatriz Rendón Aguilar, Dr. Oswaldo Téllez Valdés, Dra. Sofía Solórzano Lujano, Dr. Javier Caballero Nieto, Dr. Robert Bye Boettler, Dra. Teresa Terrazas Salgado, agradezco a todos su tiempo, su dedicación, sus atinados comentarios y su gran disposición.

Agradezco de manera muy especial a la Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga, por todo el apoyo que me brindó para desarrollar y concluir este trabajo.

Gracias a todas las personas que a lo largo de tanto tiempo me apoyaron en el desarrollo del trabajo de campo, de manera particular a Andrei Lecona Rodríguez y a los habitantes del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Gracias al Biólogo Noé Flores Hernández por brindarme toda la asesoría necesaria.

A todos aquellos que me ayudaron con el manejo de las muestras en el laboratorio, con la captura de la información y con cada uno de los diferentes aspectos que llevaron a terminar este trabajo.

Al colector botánico Juan Ismael Calzada, por su apoyo para la impresión de este trabajo.

Quiero agradecer profundamente al **Dr. Rafael Lira Saade**. Gracias Rafa por tu paciencia y constancia a lo largo de mi formación, por haber estado a mi lado en la licenciatura, la maestría y el tan postergado doctorado, gracias por todo tu apoyo, pero principalmente por tu cariño y tu compañía desde hace tantos años.

Gracias también a la **Dra. Patricia Dávila Aranda**, de quien he aprendido tanto y quien ha estado siempre cerca de mí, académica y personalmente, lo cual aprecio profundamente. Paty, muchas gracias por todo tu apoyo, por tu solidaridad y tu compañía en cada etapa de mi vida.

Gracias a mi familia, a mi **madre** que ha estado siempre a mi lado, a mis **hermanas** por estar ahí, cerca, en las buenas y en las no tan buenas.

Gracias a mis **amigos**, los ausentes, que tristemente son muchos, pero especialmente a los que están conmigo ahora, sin ustedes hubiera sido imposible. Gracias **Lilia, Carolina, Verónica, Isabelle, Noé, Miguel y Martín**, por ustedes creo en la amistad, espero tenerlos conmigo siempre.

A **Marce**, con mucho cariño, has sido muy importante en mi vida, tú sabes por qué.

Gracias también a mis **alumnos**, todos, absolutamente todos me han enseñado algo importante.

A todos los **integrantes del Banco de Semillas FESI-UNAM**, los de todos los tiempos, con su dedicación me ayudan a engrandecer el amor por mi trabajo.

Gracias!

Este es sin duda un trabajo importante para mí, por eso quiero dedicárselo a la persona más importante en mi vida, a mi hijo Andrei, el ser más completo y más perfecto.

Nano, terminé este trabajo por ti, eres mi motor y mi mayor orgullo.

Índice

Resumen.....	2
Abstract	3
CAPÍTULO I.....	4
Introducción general.....	4
Presentación del Trabajo.....	5
Introducción general.....	5
Características y distribución de <i>Lemaireocereus hollianus</i>	8
Sitios de Estudio.....	12
Literatura citada.....	14
CAPÍTULO II.....	20
Estudio Etnobotánico.....	20
Uso, manejo y procesos de domesticación de <i>Pachycereus hollianus</i>	21
Resumen.....	21
Introducción	21
Material y métodos	22
Discusión y conclusiones	27
Referencias.....	28
CAPÍTULO III	30
Estudio morfológico y genético.....	30
Diversidad morfológica y genética asociada al manejo de <i>Lemaireocereus hollianus</i> (F.A.C. Weber ex J.M. Coult.) Britton & Rose, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México.....	31
Introducción.....	31
Materiales y métodos	43
Resultados de estudios morfológicos.....	53
Resultados del análisis genético	56
Discusión y conclusión.....	62
Literatura Citada	65
Anexo 1	75
Anexo 2	76
Anexo 3	77
CAPÍTULO IV	79
Discusión general y conclusiones.....	79
Literatura citada.....	85

Resumen

Se documentaron los usos y el manejo tradicional de la especie *Lemaireocereus hollianus* en el Valle de Zapotitlán, dentro de la Reserva de la Biosfera del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en el centro de México. Mediante entrevistas abiertas y semi-estructuradas, se encontró que la gente de la región sigue utilizando sus productos (tallos, madera y frutos). Se identificaron 6 variantes locales con diferentes tipos de frutos comestibles y se observó una clara asociación de las poblaciones de plantas con las poblaciones humanas. Los mejores fenotipos, con frutos más grandes y pulpa roja de sabor dulce, son protegidos en áreas manejadas, de manera que el manejo puede haber tenido efectos sobre la frecuencia de genotipos dentro de las poblaciones de *L. hollianus*, incrementando la abundancia de algunos de ellos a través de la selección artificial, ejercida principalmente sobre estructuras de reproducción sexual.

Se encontraron también, diferencias morfológicas claras que permiten separar a los individuos de las poblaciones manejadas respecto a los individuos de las poblaciones silvestres, los caracteres morfológicos analizados que resultaron más importantes en la definición de grupos fueron, en gran medida, caracteres relacionados con las estructuras blanco de selección artificial, principalmente ramas y frutos. Se observó una mayor diversidad genética en las poblaciones silvestres en contraste con las poblaciones manejadas y una baja diversidad genética en comparación con otras especies de cactáceas columnares estudiadas previamente. La estructura genética de las poblaciones refleja que la mayor variación fue encontrada dentro de las poblaciones analizadas, los valores de diferenciación genética son bajos y los valores de flujo génico son altos. Las poblaciones estudiadas se ajustan al modelo de aislamiento por distancia.

Abstract

An ethnobotanical survey was conducted to document uses and traditional management of the *Pachycereus hollianus* species in the Valley of Zapotitlán, within the Tehuacán-Cuicatlán Valley in central-Mexico. Open and Semistructured interviews demonstrated that local people still use its products (stems, wood and fruits). Six local variants with different kinds of edible fruit were identified and a clear association between plant and human populations was observed. The best phenotypes with large fruit and a red, sweet pulp were found protected in managed areas, and as such, management might have had effects on *P. hollianus* populations through artificial selection principally directed towards sexual reproduction structures.

Clear morphological differences were found that allow us to separate the individuals belonging to the managed populations from the individuals belonging to the wild ones, the most important morphological markers were the ones related to the targeted structures of artificial selection, mainly branches and fruits. A higher genetic diversity was observed in the wild populations in comparison to the managed ones and a low genetic diversity in relation to previously studied columnar cacti species. The genetic structure of the populations shows that the most significant variation was found within the analyzed populations, the values of genetic differentiation are low and the values of genetic flow are elevated. The studied populations adjust themselves to the model of isolation by distance.

CAPÍTULO I
Introducción general

Inicio este trabajo haciendo una aclaración, el nombre de *Pachycereus hollianus* se utilizó en el título de esta tesis y en el artículo etnobotánico (Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006), ya que con ese nombre fue registrada. Sin embargo; recientemente, se han realizado estudios taxonómicos del género *Pachycereus* (Arias & Terrazas, 2009; Arias *et al.*, 2003), a partir de los cuales se reconoce que el género es parafilético y que algunas de las especies que se consideraban como parte del mismo, entre ellas *P. hollianus*, han tenido que ser reagrupadas de acuerdo con diversos caracteres morfológicos y moleculares. *Pachycereus hollianus* parece ser en realidad, una especie del género *Lemaireocereus*, por lo cual el nombre correcto, considerando este enfoque, sería *Lemaireocereus hollianus* (F.A.C. Weber) Britton & Rose, de manera que así será utilizado en el resto de este trabajo.

Presentación del Trabajo

El trabajo aquí presentado, se compone de cuatro partes, una introducción general, un capítulo en el que se presenta y analiza la información etnobotánica obtenida y publicada (Rodríguez-Arévalo, *et al.*, 2006); uno más, en el que se presenta el artículo con los datos morfológicos y genéticos, analizados en el contexto del proceso de domesticación y, finalmente, una discusión general de los resultados obtenidos en el marco de los procesos de domesticación de plantas perennes y particularmente de cactáceas columnares en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Introducción general

La domesticación de plantas es un proceso mediante el cual los seres humanos generalmente toman sólo una fracción de los fenotipos y genotipos existentes en poblaciones silvestres de una especie cultivada, lo que trae como consecuencia cambios en la estructura genética de las poblaciones vegetales, lo cual representa ventajas para la subsistencia humana y para el desarrollo de su vida social y cultural (Casas *et al.*, 1996, 1997; Harlan, 1992; Harris & Hillman, 1989; Hawkes, 1983; Schwanitz, 1966). Esta estrecha interacción entre seres humanos y plantas permite visualizar a la domesticación como una forma

de interacción en la que tanto los humanos como las plantas se benefician. Los humanos obtienen las partes útiles de las plantas, cada vez más adecuadas a sus necesidades, mientras que, debido al manejo, las plantas incrementan su adecuación y expanden su área de distribución y hábitat en comparación con sus progenitores silvestres (Zeder *et al.*, 2006).

La domesticación generalmente no es un evento instantáneo en el cual una población de plantas silvestres súbitamente se transforma en una población de plantas domesticadas, sino más bien un proceso evolutivo de cambios graduales en ambos lados de la relación planta-hombre, que conduce a distintos grados de interdependencia y en donde uno de los ejes más importantes es la selección artificial ejercida por el ser humano (Darwin, 1859; Gepts, 2004; Zeder *et al.*, 2006). La consecuencia de esta selección es que, comparadas con sus parientes silvestres, las plantas domesticadas muestran modificaciones morfológicas en las partes útiles para el ser humano, así como también diferencias en su ciclo de vida, y en su diversidad y estructura genética (Harlan 1992). Estos cambios, además, no siguen invariablemente la misma dirección, pues están delineados de manera diferencial por la biología de las especies y el contexto cultural de las sociedades humanas que han estado involucradas en su domesticación (Zeder *et al.*, 2006).

A través de la domesticación se ha generado una gran diversificación en especies vegetales cultivadas que han proporcionado alimento a la población humana durante miles de años, como el maíz, el trigo, los frijoles, etc. Generalmente se asocia al cultivo con la domesticación (Harlan, 1992); sin embargo esta no es la única forma en la que este proceso evolutivo se lleva a cabo. Así, de acuerdo con diversos autores (Bye, 1993; Casas *et al.*, 1997, 2007; Colunga-García Marín, 1984, 1996), la domesticación de plantas, tanto anuales, como perennes, también se ha llevado a cabo mediante prácticas de manejo *in situ* de poblaciones silvestres, a través de las cuales el hombre ha ejercido la selección artificial al favorecer la existencia de individuos con características de su preferencia y, con ello, a largo plazo ha conseguido influir de manera significativa en la morfología, fisiología y genética de las poblaciones (Casas *et al.* 1997, 2007). Estas prácticas de manejo, ejercen una selección artificial con distinta intensidad en las poblaciones vegetales y fueron recientemente categorizadas y definidas por Casas *et al.* (2007) de la siguiente forma:

1) Tolerancia: Se presenta cuando las especies de plantas útiles o fenotipos particulares de ellas se dejan en su sitio luego de que se llevan a cabo desmontes de la vegetación natural o deshierbes en los campos agrícolas.

2) Protección: Se presenta cuando se llevan a cabo prácticas para favorecer la permanencia de algunas plantas sometiéndolas a cuidados especiales, y que pueden incluir la reducción de competencia y de herbívoros, podas, protección contra plagas, heladas, radiación solar y sombra.

3) Fomento o Inducción: Comprende actividades dirigidas a incrementar la densidad poblacional y la disponibilidad de las plantas útiles mediante aclareos selectivos de la vegetación favoreciendo a algunos elementos y erradicando otros, usando riego artificial en áreas silvestres, o dispersando propágulos sexuales o vegetativos de especies o fenotipos de interés, y

4) Trasplante y Cultivo: Se presenta cuando se siembran semillas o se plantan propágulos vegetativos o incluso se trasplantan individuos completos, en áreas manejadas tales como sistemas agroforestales y huertos familiares.

Un sitio en el que en años recientes esta propuesta ha sido documentada de manera amplia y clara, es el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en donde prosperan 1608 especies de plantas vasculares útiles, de las cuales 610 se sabe que están sujetas a una o más de las prácticas de manejo anteriormente referidas (Blancas *et al.*, 2010; Lira *et al.*, 2009). Dentro de esas especies manejadas se incluyen tanto plantas anuales, como por ejemplo plantas arvenses que crecen de manera espontánea en campos de cultivo o en huertos (Albino-García *et al.*, 2011; Blanckaert *et al.*, 2004, 2007; Paredes-Flores, 2006), como plantas perennes y particularmente cactáceas columnares, en éstas últimas, es posible diferenciar poblaciones silvestres y poblaciones con distintos grados de diferenciación morfológica y/o genética que pueden ser atribuidas al manejo (Arellano & Casas, 2003; Avendaño *et al.*, 2006, 2009; Blancas *et al.*, 2009; Casas *et al.* 1999, 2007; Cruz & Casas, 2002; González-Soberanis & Casas 2004; Oaxaca-Villa *et al.*, 2006; Otero-Arnaiz *et al.* 2003, 2005; Parra *et al.*, 2008; Tinoco *et al.*, 2005).

Una de las especies de cactáceas columnares que ha sido ampliamente utilizada en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y de la cual se pueden encontrar poblaciones silvestres y poblaciones sometidas a manejo es *Lemaireocereus hollianus*. Se trata de una especie endémica de la región, que no ha sido estudiada desde la perspectiva de la domesticación. Por tales razones, fue elegida para llevar a cabo un estudio morfológico y genético de sus poblaciones silvestres y manejadas con la intención de evidenciar los efectos de la selección artificial producto de las prácticas de manejo. A continuación se presenta su descripción general.

Características y distribución de *Lemaireocereus hollianus* (tomadas de Arias *et al.*, 1997).

Las plantas de esta especie son arbustivas o arborescentes 3.0-4.0 (-5.0) m de alto, con tallos que ramifican desde la base, ramas 4.0-6.0 cm de ancho, erectas, verde oscuras, con 8-12 (-14) costillas 0.8-2.5 cm de ancho; aréolas (0.6-) 0.8-1.0 cm de largo, (0.5-) 0.8-1.0 cm de ancho, oblato circulares, distantes entre sí 1.0-2.5 cm, no confluentes, sin surco longitudinal; espinas radiales 12-14 (-15) , 0.5-3.0 (-3.5) cm de largo, subuladas, adpresas, grises, ápice negro; espinas centrales 3-6, reflexas, anuladas, subuladas, grises, ápice negro, espina central superior 1, 2.5-12.0 cm de largo, espina central media 1, (2.5-) 5.0-7.0 (-8.0) cm de largo, espinas centrales superiores 21.5-4.0 cm de largo, espinas centrales inferiores, 1.5-3.5 cm de largo, zona fértil indiferenciada de la infértil. Flores (6.0-) 8.0-10.0 cm de largo, tubular infundibuliformes; dispuestas alrededor del ápice; pericarpelo 2.0-3.0 cm del largo 1.5-2.0 cm de ancho, elíptico, bractéolas 3.0-5.0 mm de largo, triangulares, carnosas, ápice acuminado aristado, pelos 0.5-1.5 cm de largo, pardo amarillentos; tubo receptacular 2.5-4.5 cm de largo, brácteas 5.0-8.0 mm de largo, deltoides, carnosas, ápice acuminado-aristado, pelos 0.5-1.5 cm de largo, pardo amarillentos, margen sinuoso, tépalos externos 0.7-1.0 cm de largo, 0.6-0.8 cm de ancho, lanceolados a oblanceolados, verdes, ápice oblicuo, mucronado; tépalos internos 1.0-1.2 (1.5) cm de largo, 0.8-1.0 ancho, linear a lanceolados, blancos a verdes, ápice acuminado; estambres 0.8-1.1 cm de largo, filamentos blancos; ; estilo 4.0-5.0 cm de largo, blanco amarillo, lóbulos del estigma amarillos. Frutos 5.0-7.0 cm de largo, 3.5-6.0 cm de ancho, ovoides rojo-púrpuras, semicarnosos, podarios inconspicuos, bractéolas 3.0-5.0 mm de largo, espinas de

1.0-2.0 cm de largo, rígidas o flexibles, amarillas, cerdas 0.5-2.0 cm de largo, pardo amarillentas; semillas 3.0-4.0 mm de largo, oblongas, no ruminadas y testa con paredes celulares.

Lemaireocereus hollianus es una especie endémica de México y se ha recolectado en los estados de Puebla y Oaxaca, principalmente en bosque tropical caducifolio y matorral xerófilo entre 600 y 1800 msnm. Es conocida tradicionalmente como "baboso", cumpe, cumpes o "acompe". Presenta un crecimiento relativamente rápido y una alta capacidad de reproducción vegetativa, con respecto a otras cactáceas columnares, es usada y manejada en mayor o menor grado en diferentes regiones del Valle de Tehuacan-Cuicatlán.

Lemaireocereus hollianus es una especie particularmente abundante en el Valle de Zapotitlán, principalmente cerca de asentamientos humanos. En esta región se siguen empleando los productos útiles de esta especie. Los tallos se utilizan para la construcción de cercas vivas. Ello permite suponer que características tales como la altura de la planta, el grosor de las ramas y el tamaño y la abundancia de las espinas, pudieran estar siendo seleccionadas con este fin. La madera de esta cactácea también se usa para la construcción de viviendas y corrales, lo cual podría relacionarse con el vigor general y altura de la planta como un objetivo de la selección artificial, ya que para fines de construcción de paredes y viviendas es más útil la madera más larga y más gruesa. Además, existen seis variantes locales de frutos, todas las cuales son consumidas como alimento. La variante de pulpa roja es preferida por los habitantes del sitio, lo cual permite suponer que la gente elija para el establecimiento de cercas vivas, plantas principalmente productoras de frutos rojos considerados de buena calidad (Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006).

Por estas razones, se espera encontrar diferencias morfológicas y genéticas significativas relacionadas con las partes útiles de la plantas de esta especie, que puedan ser evidenciadas en sus poblaciones silvestres y manejadas a través de un análisis etnobotánico, morfológico y genético. Ya que en general, las estructuras seleccionadas artificialmente tienden a ser más grandes y con características deseables para los humanos que las manejan y, dada la selección artificial de que son objeto las

poblaciones manejadas, desde el punto de vista genético, se esperaría que la diversidad genética fuera mayor en las poblaciones silvestres. Por otra parte, dada su condición de cactácea columnar, es posible encontrar, en las poblaciones bajo estudio de *Lemaireocereus hollianus*, altos valores de flujo génico y una baja diferenciación genética, ya que independientemente de las distancias geográficas, para la mayoría de las especies de cactáceas columnares, los murciélagos intervienen en los procesos de polinización (Rojas-Martínez & Valiente-Banuet, 1996; Valiente-Banuet *et al.*, 1996) y diversas especies de aves en los procesos de dispersión de sus semillas (Arizmendi & Espinoza, 1996).

En relación con lo antes expuesto, los objetivos de este trabajo fueron:

Describir las distintas formas de manejo a que se somete a la especie *Lemaireocereus hollianus* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, para determinar si las poblaciones manipuladas están siendo toleradas, protegidas, fomentadas o cultivadas.

Determinar si existe variación intraespecífica reconocida por los lugareños, recopilar la información sobre nomenclatura tradicional empleada para designarla y sobre los caracteres considerados para ello.

Determinar la variación morfológica y genética de las poblaciones silvestres y manejadas en las localidades de estudio, para evaluar el efecto de la domesticación sobre las poblaciones manipuladas.

Este trabajo plantea como hipótesis general que el proceso de domesticación ha afectado los patrones morfológicos y genéticos en las poblaciones manejadas de *Lemaireocereus hollianus* y en relación con los objetivos antes descritos se plantearon las siguientes hipótesis particulares:

- 1) Si *Lemaireocereus hollianus* es aún utilizada en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se espera que la gente de la localidad someta a sus poblaciones a distintas formas de manejo y reconozca variantes

locales, las cuales sean designadas con una nomenclatura particular relacionada con las estructuras a partir de las cuales se diferencian.

- 2) Se espera encontrar diferencias morfológicas significativas en alguno o algunos de los caracteres analizados, principalmente en aquellos que pueden ser considerados blanco de selección. De manera que tras el análisis detallado de sus poblaciones sea posible observar grupos bien definidos de poblaciones silvestres y manejadas.
- 3) Se espera una mayor diversidad genética en las poblaciones silvestres que en las poblaciones manejadas, debido a que en estas últimas la selección de sólo algunos fenotipos de interés podría también haber reducido la diversidad genotípica y alélica.
- 4) Además, se espera que los valores de flujo génico entre las poblaciones silvestres y manejadas sean altos, si a pesar de las distancias geográficas los murciélagos y aves están interviniendo en los procesos de polinización y dispersión. Por esta razón, se esperaría que hubiera un bajo grado de diferenciación genética entre las poblaciones bajo estudio.

Sitios de Estudio

Lemaireocereus hollianus es una especie que se distribuye ampliamente dentro del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, por ello, se eligieron tres localidades en las que se desarrolla de manera abundante (Figura 1).

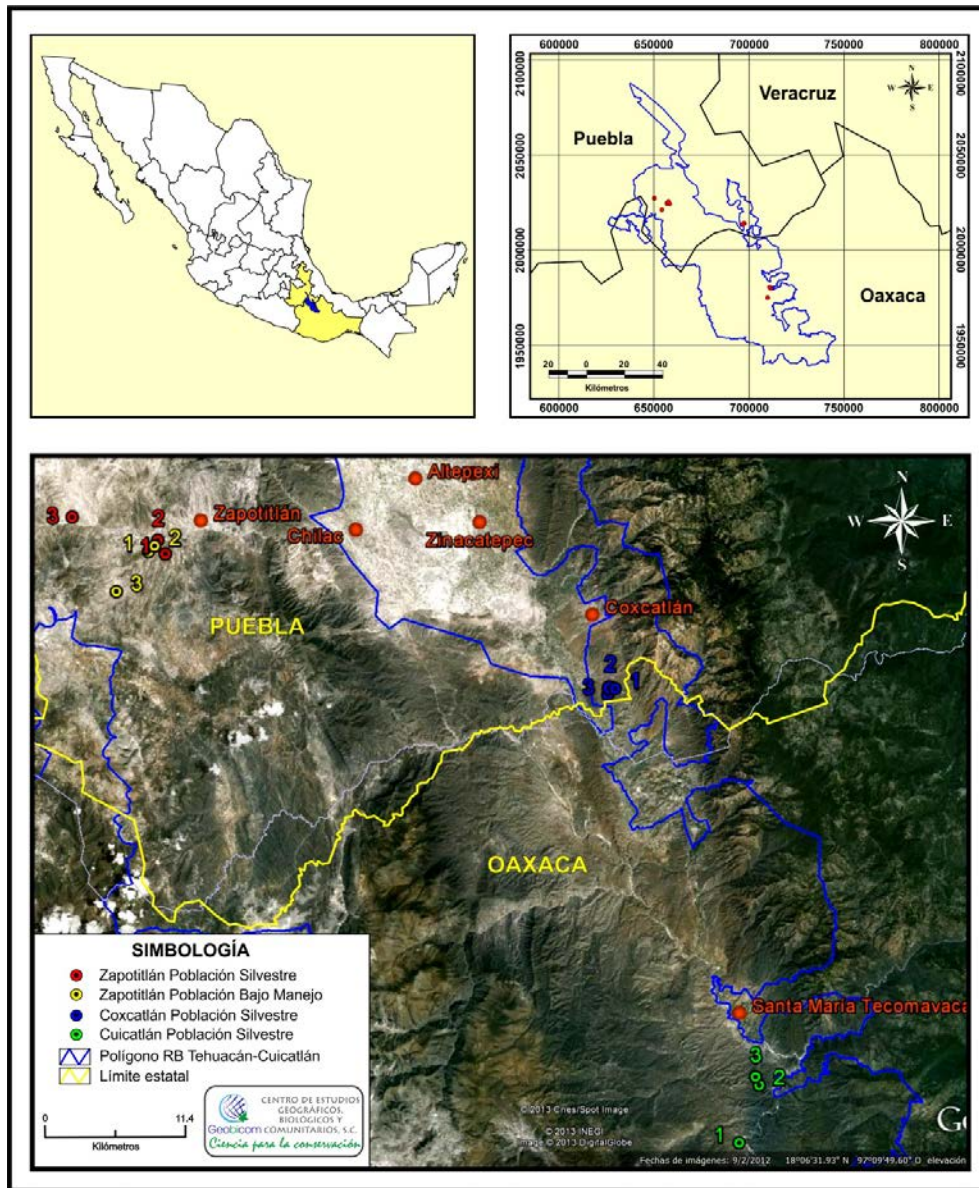


Figura 1. Mapa del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Se muestra la ubicación de las poblaciones estudiadas de *Lemaireocereus hollianus*.

La caracterización detallada de los sitios de estudio y su ubicación se presentan a continuación:

Región 1. Valle de Zapotitlán. Habitado por popolocas, conforma el límite suroeste del Valle de Tehuacán en el estado de Puebla. Se encuentra situado entre los 18°19'41" de latitud norte y los 97°28'28" de longitud oeste, entre 1480 y 1520 msnm, forma parte de la región semiárida del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, situada en la sombra de lluvia de la Sierra Madre Oriental. La precipitación promedio anual es de 450 mm, la temperatura media anual es de 21.4 °C y el tipo de clima corresponde al Bs₀hw''(w)(e)g (García, 2004). Los suelos son rocosos y poco profundos y derivan primordialmente de rocas sedimentarias y metamórficas (Zavala-Hurtado, 1982). De acuerdo con Valiente-Banuet *et al.* (2009) en esta región *L. hollianus* se desarrolla principalmente en tetechera de *Neobuxbaumia tetetzo* (J.M. Coult.) Backeb., tetechera de *N. macrocephala* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) E.Y. Dawson, *Stenocereus dumortieri* (Scheidw.) Buxb.y mezquital.

Región 2. San Rafael Coxcatlán. Habitado por nahuas en el estado de Puebla, se ubica en la región sureste del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, se encuentra situado entre los 18°15'57" de latitud norte y los 97°09'03" de longitud oeste, entre 886 y 1000 msnm. La precipitación promedio anual es de 502.2 mm, la temperatura media anual es de 22.7 °C y el tipo de clima corresponde al BS₁(h')w'(w)(e)g (García, 2004). La vegetación predominante en la que se puede encontrar a *L. hollianus* en este sitio incluye los llamados bosques de cactáceas arborescentes, entre los que destacan el "jiotillal" y "cardonal", donde los cactus columnares *Escontria chiotilla* (F.A.C. Weber) Rose y *Pachycereus weberi* (J. Coulter) Backeb., respectivamente, son particularmente abundantes (Valiente-Banuet *et al.*, 2009).

Región 3. Tecomavaca-Cuicatlán. Habitado por cuicatecos y mixtecos en el estado de Oaxaca, se encuentra localizado en la porción sureste del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, entre 1200 y 1600 msnm. La precipitación promedio anual es de 553 mm, la temperatura media anual de 25.5°C (García, 2004) y el tipo de clima corresponde al BSo(h')w''(w)(e)g (INEGI, 1987). En esta región, *L. hollianus* se desarrolla principalmente en zonas de selva baja caducifolia dominada por árboles inermes de tallo fotosintético,

"cardonal" de *Pachycereus weberi* (J.M. Coult.) Backeb. y *Mitrocereus fluviceps* (F.A.C. Weber) Backeb. y "tetechera" de *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet *et al.*, 2009; Casas *et al.*, 2001).

Literatura citada

Albino-García, C.O., M. López, H. Cervantes, L. Ríos-Casanova & R. Lira. 2011. Diversidad y etnobotánica de las plantas arvenses presentes en milpas de San Rafael, municipio de Coxcatlán, Puebla. **Revista Mexicana de Biodiversidad** 82: 1005-1019.

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

Arias, S., S. Gama & U. Guzmán. 1997. Cactaceae. Fascículo 14. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

Arias, S., T. Terrazas & K. Cameron. 2003. Phylogenetic analysis of *Pachycereus* (Cactaceae, Pachycereeae) based on chloroplast and nuclear DNA sequences. **Systematic Botany** 34(1): 68-83.

Arias, S. & T. Terrazas. 2009. Taxonomic revision of *Pachycereus* (Cactaceae) **Systematic Botany** 34(1): 68-83.

Arizmendi, M. C. y A. Espinoza. 1996. Avifauna de los bosques de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán, Puebla. *Acta Zoológica Mexicana* 67:25-46.

Avendaño, A., A.Casas, P. Dávila & R. Lira. 2006. Use forms, management and commercialization of "pochote" *Ceiba aesculifolia* (H.B. & K.) Britten & Baker f. subsp. *parvifolia* (Rose) P.E. Gibbs &

- Semir (Bombacaceae) in the Tehuacán Valley, Central México. **Journal of Arid Environments** 67: 15-35.
- Avendaño, A., A. Casas, P. Davila & R. Lira. 2009. *In situ* management and patterns of morphological variation of *Ceiba aesculifolia* subsp. *parvifolia* (Bombacaceae) in the Tehuacán-Valley. **Economic Botany** 63: 138-151.
- Blancas, J., A. Casas, J. Caballero & R. Lira. 2009. Traditional management and morphological patterns of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. **Economic Botany** 63:375–387.
- Blancas, J. A. Casas, S. Rangel-Landa, A. Moreno-Calles, I. Torres, E. Pérez-Negrón, L. Solís, A. Delgado-Lemus, F. Parra, Y. Arellanes, J. Caballero, L. Cortés, R. Lira & P. Dávila. 2010. Plant management in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. **Economic Botany** 64: 287-302.
- Blanckaert, I., R. Swennen, M. Paredes, R. Rosas & R. Lira. 2004. Floristic composition, plant uses and management practices in homegardens of San Rafael Coxcatlán, Valley of Tehuacán-Cuicatlán, Mexico. **Journal of Arid Environments** 57: 179-202.
- Blanckaert, I., K. Vancraeynest, R. Swennen, F. Espinosa García, D. Piñero-Dalmau & R. Lira. 2007. Biodiversity of useful non-crop resources and the role of indigenous knowledge in their management in semi-arid crop production systems in Mexico. **Agriculture, Ecosystems and Environment** 119: 39-48.
- Bye, R. A. 1993. The role of humans in the diversification of plants in Mexico. In: T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological Diversity of Mexico, Origins and Distribution*. Oxford University Press, New York, NY, pp. 707–731.
- Casas A., M.C. Vázquez, J.L. Viveros & J. Caballero. 1996. Plant management among the Nahua and the Mixtec of the Balsas river basin: an ethnobotanical approach to the study of plant domestication. **Human Ecology** 24: 455-478.

- Casas A., J. Caballero, C. Mapes & S. Zarate. 1997. Manejo de la vegetación, domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. **Boletín de la Sociedad Botánica de México** 61: 31-47.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, J. Soriano & P. Dávila. 1999. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. **American Journal of Botany** 86:522-533.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, J.L. Viveros, J. Caballero, L. Cortés, P. Davila, R. Lira & I. Rodríguez. 2001. Plant resources of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. **Economic Botany** 55: 129-166.
- Casas, A., A. Otero-Arnaiz, E. Pérez-Negrón & A. Valiente-Banuet. 2007. *In situ* management and domestication of plants in Mesoamérica. **Annals of Botany** 100: 1101-1115.
- Colunga-García Marín, P. 1984. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* en el Bajío Guanajuatense. Tesis de Maestría. Departamento de Botánica, Colegio de Postgraduados. Chapingo, México.
- Colunga-García Marín, P. 1996. Origen, variación y tendencias evolutivas del henequén (*Agave fourcroydes*). Tesis Doctoral. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., México.
- Cruz, M. & A. Casas. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. **Journal of Arid Environments** 51:561–576.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.
- García, E. 2004. Modificación al sistema de clasificación climática de Koppen: para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 90 pp.

- Gepts, P. 2004. Crop domestication as a long-term selection experiment. **Plant Breeding Reviews** 24: 1-44.
- González-Soberanis, M. C. & A. Casas. 2004. Traditional management and domestication of tempequistle, *Sideroxylon palmeri* (Sapotaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. **Journal of Arid Environments** 59:245–258.
- Harlan J. R. 1992. Crops and man. 3a ed. Foundations for Modern Crop Science Series. **American Society of Agronomy**, Madison, Wisconsin, USA.
- Harris D. R. & G. C. Hillman (Eds.) 1989. Foraging and farming: The evolution of plant exploitation. Unwin Hyman. Londres.
- Hawkes J. G. 1983. The diversity of crop plants. Harvard University Press. Cambridge, Mass. USA.
- INEGI, 1987. Carta climática, hoja México 1:1000,000. Instituto Nacional de Estadística y Geografía, México, D.F.
- Lira, R., A. Casas, R. Rosas-López, M. Paredes-Flores, E. Pérez-Negrón, S. Rangel-Landa, L. Solís, I. Torres & P. Dávila. 2009. Traditional knowledge and useful plants richness in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. **Economic Botany** 63: 271-287.
- Oaxaca-Villa, B., A. Casas & A. Valiente-Banuet. 2006. Reproductive biology in wild and silvicultural management populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central México. **Genetic Resources and Crop Evolution** 53:277-287.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, M. C. Bartolo, E. Pérez-Negrón & A. Valiente-Banuet. 2003. Evolutionary trends in *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central Mexico: reproductive biology. **American Journal of Botany** 90: 595-604.

- Otero-Arnaiz, A. C., J. L. Hamrick & J. Cruse. 2005. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán valley, Central Mexico, analyzed by microsatellite polymorphism. **Molecular Ecology** 14:1603-1611.
- Paredes-Flores, M. 2006. Manejo, abundancia y variación morfológica del torito *Proboscidea louisianica* (Mill.) Thell. ssp. *fragans* (Lindl.) Bretting (Pedaliaceae), en Zapotitlán Salinas, Puebla. Tesis de Maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 65 pp.
- Parra, F., N. Pérez-Nasser, R. Lira, D. Pérez-Salicrup & A. Casas. 2008. Population genetics, and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacan Valley, Mexico. **Journal of Arid Environments** 72: 1997-2010.
- Rodríguez-Arévalo, I., A. Casas, R. Lira & J. Campos. 2006. Uso, manejo y procesos de domesticación de *Pachycereus hollianus* (F.A.C. Weber) Buxb. (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. **Interciencia** 31(9): 677-685.
- Rojas-Martínez, A. y A. Valiente-Banuet. 1996. Análisis comparativo de la quiropterofauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana* 67:1-23.
- Schwanitz F. 1966. The origin of cultivated plants. Harvard University Press. Cambridge, Mass. USA.
- Tinoco, A., A. Casas, R. Luna y K. Oyama. 2005. Population genetics of wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* in the Tehuacán Valley, Central Mexico. **Genetic Resources and Crop Evolution** 52: 525-538.
- Valiente-Banuet, A., M.C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez & L. Domínguez- Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and néctar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 12:1-17.
- Valiente-Banuet A., L. Solís, P. Dávila, M. C. Arizmendi, P. C. Silva, J. Ortega-Ramírez, C. J. Treviño, S. Rangel-Landa & A. Casas. 2009. Guía de la Vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Instituto Nacional de Antropología e Historia-Universidad Autónoma de Tamaulipas-Fundación para la Reserva de la Biosfera de Cuicatlán, A.C. (UNAM-CONABIO-INAH-UAT-FRBTC). México. 207 pp.

Zavala-Hurtado, J. A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de especies. **Biótica** 7: 99-120.

Zeder, M.A., E. Emshwiller, B. D. Smith & D. G. Bradley. 2006. Documenting domestication: the intersection of genetics and archaeology. **Trends in Genetics** 22: 139-155.

CAPÍTULO II
Estudio Etnobotánico

**USO, MANEJO Y PROCESOS DE DOMESTICACIÓN DE
Pachycereus hollianus (F.A.C. WEBER) BUXB. (CACTACEAE),
EN EL VALLE DE TEHUACÁN-CUICATLÁN, MÉXICO**

Isela Rodríguez-Arévalo, Alejandro Casas, Rafael Lira y Jorge Campos

RESUMEN

Se documentaron los usos y el manejo tradicional de la especie *Pachycereus hollianus* en el Valle de Zapotitlán, dentro de la Reserva de la Biosfera del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, en el centro de México. Mediante entrevistas abiertas y semi-estructuradas, se encontró que la gente de la región sigue utilizando sus productos (tallos, madera y frutos). Se identificaron 6 variantes locales con diferentes tipos de frutos comestibles y se observó una clara asociación de las poblaciones de plantas

con las poblaciones humanas. Los mejores fenotipos, con frutos más grandes y pulpa roja de sabor dulce, son protegidos en áreas manejadas, de manera que el manejo puede haber tenido efectos sobre la frecuencia de genotipos dentro de las poblaciones de *P. hollianus*, incrementando la abundancia de algunos de ellos a través de la selección artificial, ejercida principalmente sobre estructuras de reproducción sexual.

SUMMARY

An ethnobotanical survey was conducted to document uses and traditional management of *Pachycereus hollianus* in the Valley of Zapotitlán, within the Tehuacán-Cuicatlán Valley in Central-Mexico. Open and semistructured interviews showed that local people still use its products (stems, wood and fruits). Six local variants with different kinds of edible fruit were identified and a clear association between plant and human popu-

lations was observed. The best phenotypes with large fruit and a red sweet pulp were found to be protected in managed areas and such management might have had effects on phenotype frequency in *P. hollianus* populations, increasing abundance through artificial selection principally directed towards sexual reproduction structures.

Introducción

En México la larga historia de interacción humana con las plantas ha dado como resultado una amplia gama de recursos vegetales útiles. Diversas investigaciones etnobotánicas han permitido estimar que entre 5000 y 7000 especies de plantas que constituyen alrededor del 25% del total de su flora, así como un alto número de variantes infraespecíficas son utilizadas en mayor o menor grado (Caballero, 1984; Casas *et al.*, 1994; Casas y Caballero, 1996). Especies como el maíz, el frijol, el cacao y la calabaza son algunos de los aproximadamente 50 taxones que en la actua-

lidad resultan fundamentales para el sostenimiento de la población mundial y han sido intensamente estudiados desde varias perspectivas. Sin embargo, muchas otras especies, aunque aparentemente sólo son relevantes a nivel regional, pueden constituir recursos de importancia potencial a mayores escalas, tal como ha sido demostrado en diferentes trabajos etnobotánicos encaminados a documentar los procesos de domesticación de plantas (Bye, 1993; Davis y Bye, 1982; Caballero, 1984, 1990; Colunga-García Marín, 1984; Williams, 1985; Lira 1988, 1997; Casas, 1992, 1997; Hernández-X., 1993; Casas *et al.*, 1996, 1997a,

1997b, 1999b, 1999c; Colunga-García Marín y May-Pat, 1997; Lira y Casas, 1998; Zárate, 1998; González-Soberanis y Casas, 2004).

Algunas investigaciones recientes, relacionadas con el efecto que el manejo *in situ* puede causar sobre el tamaño de las partes útiles (selección artificial) han involucrado varias especies de cactáceas columnares, por ejemplo *Escontria chiotilla* (F.A.C. Weber) Rose (Arellano y Casas, 2003); *Polaskia chende* (Gosselin) A.C. Gibson & K.E. Horak (Cruz y Casas, 2002); *P. chichipe* (Gosselin) Backeb. (Otero-Arnaiz *et al.*, 2003, 2005a, 2005b; Carmona y Casas, 2005); *Myrtillocac-*

tus geometrizans (Mart. ex Pfeiff.) Console, *M. schenckii* (J.A. Purpus) Britton & Rose, *Pachycereus hollianus* y *Stenocereus stellatus* (Pfeiff.) Riccob. (Casas *et al.*, 1999b, 1999c; Casas y Barbera, 2002). Todas ellas, dada su interacción con el hombre, presentan niveles de domesticación incipientes, intermedios, o incluso avanzados. En algunas especies se han provocado cambios fáciles de percibir, pero en otras, dichos cambios sólo pueden evidenciarse mediante minuciosos estudios morfológicos, fisiológicos, fenológicos y genéticos. Para llevar a cabo este tipo de estudios se requiere, en primera instancia, de estu-

PALABRAS CLAVE / Cactáceas Columnares / Domesticación / Etnobotánica / *Pachycereus hollianus* / Valle de Tehuacán-Cuicatlán /

Recibido: 17/05/2006. Modificado: 11/08/2006. Aceptado: 14/08/2006.

Isela Rodríguez-Arévalo, M.C. en Biología Vegetal, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Estudiante de Doctorado en Ciencias Biológicas, Iztacala, UNAM, México. Dirección: Avenida de los Barrios No. 1, Los Reyes Iztacala,

Tlalnepantla Estado de México. CP. 54090, México. e-mail: isela_ra@yahoo.com.mx
Alejandro Casas. Doctor en Biología de Plantas, University of Reading, RU. Investigador, Instituto de Ecología, UNAM, México. e-mail:

acasas@oikos.unam.mx
Rafael Lira. Doctor en Ciencias Biológicas, UNAM, México. Profesor, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, (UBIPRO), Iztacala, UNAM, México. e-mail: rlira@servidor.unam.mx

Jorge Campos. Doctor en Biotecnología de Plantas, CINVESTAV, Unidad Irapuato, México. Profesor UBIPRO, FEZ-Iztacala e-mail: jcampos@servidor.unam.mx

RESUMO

Documentaram-se usos e manejo tradicional da espécie *Pachycereus hollianus* no Vale de Zapotitlán, dentro da Reserva da Biosfera do Vale de Tehuacán-Cuicatlán, no centro do México. Mediante entrevistas abertas e semi-estruturadas, se encontrou que as pessoas da região seguem utilizando seus produtos (caules, madeira e frutos). Identificaram-se 6 variantes locais com diferentes tipos de frutos comestíveis e se observou uma clara associação das populações de plantas

com as populações humanas. Os melhores fenótipos, com frutos maiores e polpa vermelha de sabor doce, são protegidos em áreas controladas, de maneira que a sua manipulação pode ter tido efeitos sobre a frequência de genótipos dentro das populações de *P. hollianus*, incrementando a abundância de alguns deles através da seleção artificial, exercida principalmente sobre estruturas de reprodução sexual.

dios etnobotánicos que permitan documentar los usos y formas de manejo a los que se someten las diferentes especies. Esta información constituye la base para entender el efecto que los procesos de domesticación pueden tener sobre las poblaciones de plantas.

La familia Cactaceae, característica de zonas áridas y semiáridas, incluye más de 1500 especies, de las cuales al menos 850 crecen en México (Bravo-Hollis, 1978). Además, se estima que cerca del 80% de las especies mexicanas son endémicas (Arias *et al.*, 1997). Sólo en la región mesoamericana de México se conocen alrededor de 420 especies, de las cuales 118 son utilizadas por las comunidades indígenas (Casas y Barbera, 2002). De éstas 118 especies útiles, 45 pertenecen al grupo de las cactáceas columnares, incluidas dentro de las tribus Cereae y Pachycereeae (Casas y Barbera, 2002). Entre las especies mesoamericanas de cactáceas columnares, *E. chiotilla*, *M. geometrizans*, *M. schenckii*, *P. hollianus*, *P. marginatus* (DC.) Britton & Rose, *P. chende*, *P. chichipe*, *Stenocereus chrysocarpus* Sánchez-Mej., *S. fricii* Sánchez-Mej., *S. pruinosus* (Otto ex Pfeiff.) Buxb., *S. queretaroensis* (F.A.C. Weber) Buxb., *S. quevedonis* (J.G. Ortega) Buxb., *S. stellatus*, *S. standleyi* (J.G. Ortega) Buxb., y *S. treleasei* (Rose) Backeb., son plantas cuyos individuos alcanzan entre 2 y 8m de altura y tienen gran capacidad para reproducirse vegetativamente, además de que presentan un crecimiento comparativamente rápido, características

que han favorecido su uso y manejo (Casas y Barbera, 2002).

Una de las áreas con mayor diversidad de especies de cactáceas columnares es el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, localizado en el centro de México, entre 17°32'34" y 18°52'46"N y 96°15'14" y 97°50'30"O. Esta región ha sido considerada como una de las zonas de mayor diversidad biológica y cultural de México, pues en un área relativamente pequeña (10000km²) confluyen cerca de 2700 especies de plantas vasculares (Dávila *et al.*, 1993), de las cuales cerca del 30% son endémicas (Villaseñor *et al.*, 1990). Los habitantes de la región son mestizos o pertenecen a 7 de los 56 grupos étnicos que, de acuerdo con Toledo (2001), aún existen en el país (Nahuas, Popolocas, Mazatecos, Chinantecos, Ixcatecos, Cuicatecos y Mixtecos), y cuya historia cultural inició hace aproximadamente 12000 a 14000 años (MacNeish, 1967, 1992). Adicionalmente, este sitio ha tenido gran importancia para la reconstrucción de la prehistoria de la región cultural conocida como Mesoamérica, pues en algunas de sus cuevas se han encontrado evidencias antiguas de domesticación de plantas en el Nuevo Mundo (MacNeish, 1967, 1992). Por todo ello, el Valle de Tehuacán-Cuicatlán ha sido considerado un centro de megadiversidad y endemismo a nivel mundial por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) y ha sido decretado como una Reserva de la Biosfera (Diario Oficial, 1998).

En el Valle de Tehuacán-Cuicatlán las cactáceas columnares están representadas por 20 especies, de las cuales 18 se destinan a uno o más usos y están sujetas a diferentes tipos y grados de manejo (Casas *et al.*, 1999a, 2001; Dávila *et al.*, 2002). Tal es el caso de *P. hollianus*, especie endémica de la región (Arias *et al.*, 1997) que ha sido manejada por diferentes grupos humanos a lo largo de su historia, pero que no ha sido estudiada desde la perspectiva de la domesticación.

Estudios previos reportan que los frutos de *P. hollianus* constituyen una importante fuente de alimento para los habitantes de la región y que sus tallos se propagan intencionalmente para construir cercas vivas que delimitan terrenos, mientras que su madera es usada en la construcción de corrales y viviendas (Arias *et al.*, 1997; Bravo-Hollis, 1978; Casas *et al.*, 1999a, 2001; Zavala-Hurtado *et al.*, 2000; Pureco *et al.*, 2001). Su uso y manejo se debe a que su crecimiento es relativamente rápido, comparado con otras especies de cactáceas, y a su capacidad de reproducirse vegetativamente y reparar eficientemente sus tejidos (Zavala-Hurtado *et al.*, 2000; Casas y Barbera, 2002). Zavala-Hurtado *et al.* (2000), demostraron que, una vez que han alcanzado la edad reproductiva, los individuos con cortes intencionales tienen una sobrevivencia de hasta un 90%.

Considerando lo anterior, es posible esperar que el manejo sistemático que ha ejercido el hombre sobre las poblaciones de *P. hollianus* del Valle de

Tehuacán-Cuicatlán involucre selección artificial a favor de los genotipos con ventajas utilitarias en las poblaciones manejadas. Por ello, el propósito de este estudio es documentar la distribución y el conocimiento tradicional acerca de la nomenclatura, los usos, la percepción de la variabilidad intraespecífica, el posible uso diferencial y las formas de manejo, además de analizar los procesos de domesticación de *P. hollianus*.

Materiales y Métodos

La distribución regional de *Pachycereus hollianus* fue determinada mediante exploraciones de campo en diferentes localidades de 9 municipios (Figura 1) del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Las localidades visitadas correspondieron a sitios en los que previamente se había reportado la existencia de la especie (distribución real) y algunos otros en los que se esperaba encontrarla (distribución potencial), de acuerdo con las condiciones climáticas generales calculadas a partir del programa de modelado BIOCLIM 5.1 (Houlder *et al.*, 2000). Este programa se utilizó para estimar los sitios potenciales donde la especie podía ser encontrada, basado en la relación de las coordenadas geográficas de los ejemplares botánicos conocidos y 19 parámetros bioclimáticos de los sitios en los que fueron recolectados. Utilizando el principio de homoclima, este tipo de análisis permite definir sitios donde las condiciones climáticas están dentro de los límites del perfil bioclimático de la especie en cuestión

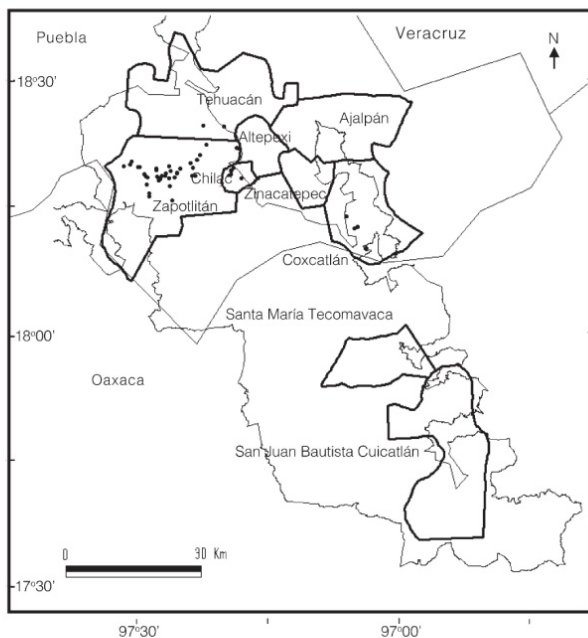


Figura 1. Municipios visitados durante las exploraciones de campo, Ajalpan, Altepexi, Coxcatlán, Cuicatlán, Chilac, Tecomavaca, Tehuacán, Zapotitlán y Zinacatepec en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Los puntos corresponden a sitios en los que se han recolectado materiales botánicos de *Pachycereus hollianus*.

(Téllez *et al.*, 2004).

Durante las exploraciones se efectuaron un total de 100 entrevistas abiertas a la gente local, con el fin de documentar los sitios de distribución conocida y la evidencia de usos y manejo. Las entrevistas abiertas se realizaron por oportunidad, es decir, se interrogó a cualquier persona que estuviera dispuesta a responder. El estudio etnobotánico se formalizó y complementó con 50 entrevistas semi-estructuradas dirigidas a precisar información sobre la nomenclatura tradicional, los usos, las partes útiles, la variación morfológica percibida por la gente, el uso y manejo diferencial, los tiempos, sitios y formas de recolección, etc. Las personas entrevistadas fueron mestizos descendientes del grupo étnico popoloca, en principio elegidos por oportunidad, pero con frecuencia los mismos entrevistados hacían mención de ciertos habitantes de la región que poseían particular conocimiento sobre la especie; en esos casos, las personas mencionadas fueron

específicamente localizadas y entrevistadas. La aplicación de las entrevistas se logró mediante visitas periódicas de entre 4 y 6 días al mes, las cuales iniciaron en diciembre 2001 y terminaron en marzo 2003. Estas entrevistas semi-estructuradas se aplicaron a 33 hombres (66%) y 17 (34%) mujeres, de entre 14 y 93 años de edad (Tabla I), en su mayoría (96%) dedicados a las labores de campo, aunque las mujeres además se dedican a las actividades del hogar.

Resultados

El primer resultado que arrojó esta investigación es el hecho de que *Pachycereus hollianus* fue una especie ampliamente utilizada y manejada en localidades de los municipios de Ajalpan, Altepexi, Chilac y Tehuacán (Figura 1), pero actualmente su uso ya es poco frecuente. Sin embargo, sí se utiliza de manera importante en el Valle de Zapotitlán, aún cuando no con la misma intensidad que hace al-

TABLA I
SEXO Y EDAD DE LAS PERSONAS ENTREVISTADAS EN EL VALLE DE ZAPOTITLÁN

Número de personas entrevistadas	Clases de edad	respecto al 100% %
33 hombres(100%)	10-20 años	10 %
	21-30 años	5 %
	31-40 años	25 %
	41-50 años	25 %
	51-60 años	10 %
	Más de 60 años	25 %
	17 mujeres(100%)	40-50 años
	51-60 años	50 %
	Más de 60 años	10 %

gunos años. Por esta razón, y porque en esta región la especie es particularmente abundante, el trabajo etnobotánico se enfocó mediante las entrevistas semi-estructuradas exclusivamente en esta área, la cual conforma el límite suroeste del Valle de Tehuacán en el estado de Puebla, está situada a los 1407msnm, entre 18°19'41"N y 97°28'28"O. Forma parte de la región semiárida del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, situada en la sombra de lluvia de la Sierra Madre Oriental. La precipitación promedio anual es de 450mm, la temperatura media anual es de 21.2°C y el tipo de clima corresponde al BSohw''(w)(e)g, seco con régimen de lluvias de verano (García, 1997). Los suelos son rocosos y poco profundos y derivan primordialmente de rocas sedimentarias y metamórficas (Zavala-Hurtado, 1982). La vegetación de acuerdo con Rzedowski (1978) es de tipo matorral xerófilo y su flora tiene afinidades neotropicales.

Distribución

Pachycereus hollianus es una especie relativamente abundante en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, pero principalmente en el Valle de Zapotitlán. Crece de manera natural en bosques de cactáceas columnares que, de acuerdo con la caracterización de la vegetación propuesta por Valiente-Banuet, *et al.* (2000), corresponden a asociaciones de tetechera de *Neobuxbaumia tetetzo* (F.A.C. Weber)

Backeb., cardonal de *Pachycereus weberi* (J.M. Coult.) Backeb., tetechera de *N. macrocephala* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) E.Y. Dawson y *Stenocereus dumortieri* (Scheidw.) Buxb. y mezquital de *Prosopis laevigata* (Humb. & Bonpl. ex Willd.) M.C. Johnst. Sin embargo, es una especie particularmente abundante en sitios que han sido alterados, tales como terrenos de cultivo, orillas de caminos, terrenos desmontados para la crianza de ganado y patios de casas. La Figura 2 indica la distribución regional conocida y potencial, estimada mediante el programa BIOCLIM 5.1 (Houlder *et al.*, 2000) de *P. hollianus*.

Las poblaciones de *P. hollianus* se desarrollan a manera de manchones dentro de la vegetación de la que forman parte y sus individuos se reproducen muy exitosamente en forma vegetativa. Cuando algún fragmento de rama cae al suelo, se generan nuevos clones a partir de éste. De hecho, aunque las plantas producen flores y frutos, no fue posible encontrar en el campo semillas germinadas o plántulas originadas a partir de semillas. Todos los individuos jóvenes observados en las poblaciones eran producto de la reproducción vegetativa de los individuos adultos, incluso los individuos jóvenes crecían perfectamente alineados a lo largo de la rama que les dio origen. Esta situación provoca que aún las poblaciones aparentemente silvestres de *P. hollianus* aparezcan como pequeños manchones de aproxi-

madamente entre 30 y 50 individuos.

Conocimiento y nomenclatura tradicional

En el Valle de Zapotitlán, *P. hollianus* es una especie apreciada por su gran capacidad para reproducirse vegetativamente sin requerir cuidados especiales, excepto la poda ocasional. Sus productos representan para los habitantes un recurso de la recolección que puede satisfacer algunas de sus necesidades principales. Mediante las entrevistas semi-estructuradas, se pudo comprobar que no hay diferencia en el grado de conocimiento sobre la especie entre los hombres y las mujeres de la comunidad. El 100% de las personas entrevistadas mencionaron conocer a la especie y reconocer dos tipos de poblaciones 1) las silvestres, representadas por las plantas que crecen solas en el monte y 2) las manejadas, constituidas por las plantas que han sido propagadas intencionalmente, ya sea en el sitio en el que crecían de manera natural, si éste va a ser utilizado como vivienda, te-

rreno de cultivo o corral; o bien en algún otro lugar al que son trasladadas dentro de la misma comunidad (por ejemplo, patios de casas habitadas). En adelante, este grupo de plantas será tratado como plantas o poblaciones manejadas.

Las plantas de esta especie se conocen tradicionalmente con los nombres de baboso, debido a la gran cantidad de mucílago que contienen los tejidos parenquimatosos de tallos y frutos, y cumpe, cumpes o acumpe, al parecer, variantes del nombre tradicional popoloca de significado desconocido por los entrevistados.

Usos

Consumo de frutos como alimento. El 100% de los encuestados afirmaron conocer los frutos y consumirlos cuando están disponibles (mayo-septiembre). El 6% de ellos refirieron que en el pasado (hace entre 20 y 50 años), su abundancia y calidad eran mayores, además de que constituían una importante fuente de ingresos económicos, pues también eran comercializados

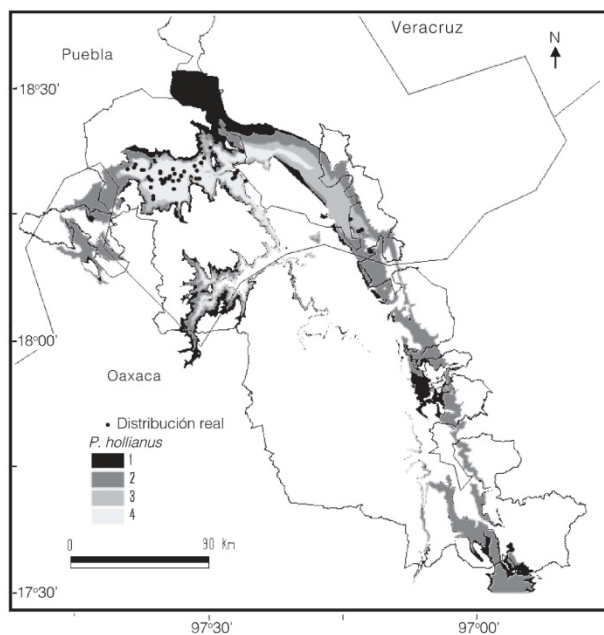


Figura 2. Distribución conocida (puntos) y potencial estimada (áreas sombreadas) de *Pachycereus hollianus* en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

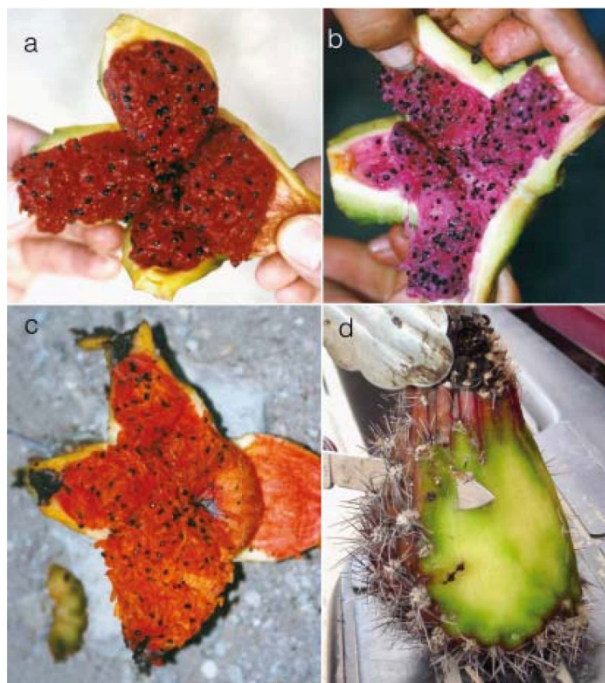


Figura 3. Frutos maduros comestibles de *Pachycereus hollianus*. a: fruto con pulpa roja, b: fruto con pulpa rosa, c: fruto con pulpa anaranjada, y d: fruto "pelado" a manera de nopal.

localmente y/o en el mercado de Tehuacán. En la actualidad, aparentemente la comercialización de los frutos ha entrado en desuso, pues solamente una de las personas entrevistadas aseguró que ésta sigue existiendo, aunque este hecho no pudo ser corroborado ni en el Valle de Zapotitlán ni en el mercado de Tehuacán.

Los frutos maduros se pueden identificar con facilidad pues permanecen adheridos a la planta y su cáscara se abre longitudinalmente mostrando la pulpa madura, generalmente de color rojo. Este fenómeno de dehiscencia natural es referido por algunos habitantes de la zona de estudio como la "sonrisa" de los frutos y de acuerdo con el 20% de los encuestados, la fuerte disminución en la abundancia de frutos, ha provocado que las aves los consuman aún antes de madurar por completo, perforando la cáscara sin dar oportunidad de que se presente la dehiscencia.

Se reconocen 6 variantes de coloración de la pulpa de los frutos: roja, rosa, anaranjada, amarilla, solferino o morada y blanca. Las variantes roja, rosa y anaranjada (Figura 3a-c) fueron registradas en el campo, mientras que la amarilla, morada y blanca sólo fueron documentadas mediante las entrevistas, lo que sugiere que son escasas. Cada individuo produce frutos de un solo color y la mayoría de los encuestados (96%) mencionaron no poder reconocer las diferentes variantes basados en características vegetativas, florales o de frutos cerrados. Únicamente 2 de los entrevistados (4%) afirmaron poder reconocerlos con base en características tales como la distancia entre areolas del tallo, la altura total de la planta y el tamaño del fruto. Para uno de los informantes, las plantas productoras de frutos morados son de baja altura ("chaparras") y presentan frutos relativamente pequeños, mientras que las plantas más altas y con frutos más grandes corresponden a las variantes amarilla, anaranjada y



Figura 4. Diferentes modalidades de construcción de cercas vivas en el Valle de Zapotitlán. a: fragmentos de tallo colocados horizontalmente, b: "estacado" con fragmentos de tallo colocados verticalmente y amarrados con cuerda de ixtle, c: "estacado" con los fragmentos de tallo recargados en una cerca de alambre, d: "agujado" con fragmentos de tallo colocados diagonalmente, con el espacio central lleno de ramas espinosas, y e: fragmentos de tallo colocados horizontal y verticalmente en forma alternada.

blanca. Por su parte, el otro de estos informantes mencionó que las plantas productoras de frutos amarillos presentan tallos con areolas más separadas, las que producen frutos rojos tienen tallos con areolas "más o menos" separadas entre sí, mientras que las variantes rosa y blanca desarrollan tallos con areolas comparativamente más juntas.

De acuerdo con el 100% de los encuestados y con las observaciones directas en el campo, de las 6 diferentes coloraciones de pulpa de los frutos, la roja es la más abundante; incluso, para algunas personas (6%) este es el úni-

co color que conocen. Para el resto (94%) la diferencia en la coloración está asociada a la calidad y sabor de los frutos, lo que refleja sus preferencias. En cuanto a los criterios de recolección de frutos, el 100% de los entrevistados indicó que todas las variantes de frutos son consumidos cuando se les encuentra maduros. Para consumirlos, se les desprenden las areolas raspándolos con un palo o sacudiéndolos, o bien, limpiando o "pelando" el fruto con ayuda de un cuchillo (Figura 3d), como si se tratara de cladodios de nopal (*Opuntia* spp.), aprovechando que la cáscara

es generalmente gruesa. También pueden simplemente abrirse sin retirarles las espinas para extraer la pulpa.

El 100% de los entrevistados afirmó que todas las variantes de frutos son dulces y tienen buen sabor. Sin embargo, el 73% de los entrevistados prefieren los frutos rojos, que son los más abundantes y más dulces, el 9% afirma que son mejores los frutos de pulpa rosa, mientras que el 6% prefiere los frutos de pulpa morada y el 12% se inclina por los frutos de pulpa blanca, los cuales, desafortunadamente, se dice que han desaparecido a pesar de su alta calidad. De hecho, 8% de las personas entrevistadas manifestaron interés en conocer la localización de plantas productoras de frutos blancos para fomentar su propagación. Sin embargo, como ya se ha señalado, durante el trabajo de campo no fue posible detectar plantas con estas características.

Construcción de cercas vivas. Los habitantes del Valle de Zapotitlán utilizan los tallos vivos de *P. hollianus* para la construcción de cercas que delimitan, principalmente, terrenos de cultivo, casas y corrales. Para ello se eligen las ramas de individuos adultos ya que, de acuerdo con los lugareños, las ramas de individuos muy jóvenes o muy viejos tienen pocas probabilidades de producir raíces y sobrevivir. Esta afirmación ha sido comprobada mediante trabajos experimentales que muestran las bajas probabilidades de establecimiento de individuos cortados intencionalmente antes de alcanzar los 2m de altura y la posibilidad de que individuos viejos carezcan del vigor necesario para repararse exitosamente (Zavala-Hurtado *et al.*, 2000).

Las ramas seleccionadas son cortadas con machete y trasladadas al sitio en el que se realizará la construcción. Esta actividad, sin duda, favorece que pocos genotipos incrementen su abundancia, pues todos los entrevistados

afirmaron que una vez que los individuos son seleccionados y trasladados a los sitios de interés, se convierten en fuentes de producción de ramas para ser utilizadas nuevamente en la construcción, evitando con ello su búsqueda y recolección en poblaciones más alejadas.

Cuando las ramas han sido cortadas pueden ser plantadas de inmediato; sin embargo, el 98% de los encuestados indicó que lo más recomendable es dejarlas secar entre 5 y 15 días, para que cicatrice la región del corte y así se pueda evitar la posibilidad de infecciones y pudrición. Además, esta actividad provoca la ligera deshidratación del fragmento de tallo y con ello se acelera su desarrollo posterior. De acuerdo con el 98% de los entrevistados, lo más conveniente es cortar las ramas durante la época de secas (finales de abril-principios de mayo), para que al comenzar la época lluviosa puedan ser plantadas y se desarrollen rápidamente. Para la construcción de las cercas vivas se observaron cuatro tipos de prácticas:

1- Los fragmentos de ramas de *P. hollianus* se colocan en posición horizontal en el perímetro del terreno. Las plantas son puestas en esta posición de manera que sus retoños, los cuales emergen de los sitios en los que se encuentran las areolas, se van desarrollando verticalmente y conforman por sí mismos la cerca viva (Figura 4a). Nuevos fragmentos de ramas vivas se pueden ir colocando en los sitios en los cuales las plantas están muy alejadas entre sí pero, si pese a ello las plantas no están suficientemente cercanas, es posible amontonar en su base ramas de leguminosas y/o cualquier otro tipo de planta espinosa para evitar el paso de la gente y los animales.

2- Otra modalidad en la construcción de cercas es el "estacado", que consiste en plantar los fragmentos de tallo verticalmente uno junto a otro para que la cerca se de-



Figura 5. Madera de *Pachycereus hollianus* utilizada para la construcción de viviendas. a: terrado o vivienda construida con paredes y techo de madera de *P. hollianus*, b: vivienda construida con paredes de madera de *P. hollianus* y techo de pencas secas de *Agave marmorata*, c: vivienda construida con paredes de madera de *P. hollianus* y techo de inflorescencias secas de *Agave salmiana*, d: vivienda construida con paredes de madera de *P. hollianus* y techo con hojas secas de palma, e: vivienda construida con paredes de madera de *P. hollianus* y techo de láminas de metal, y f: vivienda de adobe, madera de pino y teja en la cual se incrustaron algunas tablas de *P. hollianus* señaladas con una flecha.

sarrolle más rápidamente. Para mantenerlos en línea, los tallos son amarrados con cuerda de ixtle o mecate (fibras de *Agave peacockii* Croucher; Figura 4b), o bien alambre metálico, o simplemente son sostenidos o recargados en alambrados previamente dispuestos (Figura 4c).

3- El tercer tipo de cerca es el denominado "agujado", a través del cual los fragmentos de tallo son plantados de forma sesgada; es decir, alineados diagonalmente y con cierta separación entre sí, para que el espacio central sea relleno con ramas secas de plantas espinosas, principalmente de mezquite, *P. laevigata* (Figura 4d).

4- Finalmente, se observaron también cercas construidas con algunos fragmentos de tallo colocados verticalmente (estacado) y otros colocados en posición horizontal de forma alternada (Figura 4e).

Trabajos experimentales han demostrado que los tallos de *P. hollianus* cortados intencionalmente crecen 1,5 veces más rápido que los tallos no dañados (Zavala-Hurtado *et al.*, 2000), de modo que su uso para la construcción de cercas, principalmente cuando la cerca delimita terrenos habitados, obliga a los campesinos a hacer podas ocasionales para evitar que las plantas de la cerca alcancen tallos muy grandes y los vientos fuertes

puedan derribarlas provocando accidentes. Sin embargo, las plantas de las cercas nunca reciben otro tipo de cuidados especiales tales como riego, fertilización o eliminación de parásitos.

Uso de la madera como material de construcción. El tejido vascular seco o madera, conocido tradicionalmente como quiote o calehual, palabra probablemente derivada de los vocablos "calli" casa y "ehuatl" camisa o piel (Pureco *et al.*, 2001), es usado como material para la construcción de techos tradicionales (conocidos como terrados o aterrados) y cercas o paredes, conocidas tradicionalmente como chiname (palabra náhuatl que significa cerca). El 33% de los entrevistados indicaron que en el pasado (hace entre 20 y 50 años), la mayoría de las viviendas estaban construidas de chiname y terrado. De acuerdo con Castellón (2000) estas construcciones tradicionales corresponderían al tipo de vivienda que habitaban los antiguos popolocas que poblaron el Valle de Zapotitlán. En la actualidad, sin embargo, pocas personas aún construyen sus viviendas utilizando troncos de árboles, madera de *P. hollianus* y barro, materiales naturales que proporcionan protección contra la lluvia y el sol, brindando temperaturas frescas al interior de las construcciones durante todo el año.

Para la construcción de un terrado (Figura 5a) se fabrica primero una estructura de soporte para el techo, utilizando el tejido vascular completo de *P. hollianus*, el cual es sostenido a su vez por horquetas provenientes de árboles locales, principalmente mezquite (*P. laevigata*) o palo blanco (*Eysenhardtia polystachya* (Ortega) Sarg.). Los materiales se sujetan con ixtle o alambre, y se cubren con tiras de madera de *P. hollianus* para formar un techo de dos aguas, sobre el cual se coloca una capa de hojas frescas de pirúl o pirú (*Schinus molle* L.) y, encima de ellas, barro (mezcla de tierra y agua) en cantidades sufi-

cientes para cubrir todo el techo. Finalmente, en las uniones entre las tiras de madera, en las cuales se podría filtrar el agua, se colocan inflorescencias secas de sotolín (*Beaucarnea gracilis* Lem.), las cuales sobresalen de las orillas del techo, con la finalidad de que el agua de lluvia escurra hacia el suelo y el techo se mantenga libre de encharcamientos. En algunos casos se plantan fragmentos de tencholate (*Opuntia imbricata* (Haw.) DC.) sobre el barro del techo, para evitar el paso de animales que pudieran dañar la construcción. Un terrado bien construido puede tener una duración mayor a los 50 años.

A pesar de que en la actualidad, posiblemente debido a procesos de transculturación y a la introducción de nuevos materiales de construcción en las comunidades, este tipo de viviendas son muy escasas, la madera de *P. hollianus* se sigue utilizando de diversas formas. Así por ejemplo, las paredes y estructuras de sostén de algunas viviendas son construidos con madera de *P. hollianus*, mientras que los techos son elaborados con pencas secas de pichome (*Agave marmorata* Roezli; Figura 5b), o bien con inflorescencias de maguey (*Agave salmiana* Otto ex Salm-Dyck), tradicionalmente llamadas quiotes (Figura 5c), hojas secas de palma (5d) o simplemente con láminas metálicas (5e). En algunos casos, incluso, la madera de *P. hollianus* sigue siendo utilizada en construcciones más modernas de adobe, madera de pino y tejas de barro (Figura 5f).

Tanto para la construcción de viviendas completas (paredes y techos), como para la de paredes y cercas, los haces vasculares secos de *P. hollianus* son generalmente recolectados en el monte. Únicamente 2 de los entrevistados (6%) señalaron que las plantas pueden ser cortadas con la intención de obtener este producto después de retirarles el tejido fotosintético. La madera se elige de acuerdo con las ne-

cesidades de construcción y principalmente proviene de plantas viejas, cuyos haces vasculares son grandes y resistentes. Estos se cortan longitudinalmente para utilizarse a manera de tablas y, dado que su uso es tan frecuente, su recolección constituye una fuente de recursos económicos ocasionales para algunas personas. Se vende en las comunidades a un precio cercano a los 3,00 USD el tercio, medida que incluye entre 20 y 25 tablas.

Manejo

Las principales formas de manejo *in situ* que los habitantes de Zapotitlán ejercen sobre las poblaciones de plantas de *P. hollianus* son la recolección, la propagación vegetativa y, en algunos casos, la tolerancia. El 100% de los encuestados afirmó haber recolectado (tomado directamente de las poblaciones silvestres) ramas vivas y frutos. Cuando se recolectan ramas la intención en el 100% de los casos es propagarlas, principalmente para ser usadas en la construcción de cercas vivas destinadas a delimitar sus huertos familiares. No es casual que la mayoría de las plantas que forman estas cercas producen frutos de pulpa roja, la cual es la variante preferida por el 73% de las personas entrevistadas. Solamente uno de los encuestados (2%), quien manifestó preferir los frutos de pulpa solferino o morada, afirmó haber propagado en su huerto un par de individuos de esta variante con la única intención de obtener sus frutos.

Las poblaciones de plantas de las cuales se recolectan las ramas, de acuerdo con el 30% de los encuestados, son originalmente silvestres, es decir obtenidas en el monte, y una vez que forman parte de una cerca madura bien establecida se convierten en fuentes de material para continuar la propagación sistemática, la cual, según el 80% de los entrevistados, será dirigida a la propagación de aquellas plan-

tas cuyos frutos tienen mejores características. Sin embargo, para llevar a cabo esta actividad, en la mayoría de los casos es necesario esperar hasta que las plantas de la cerca comiencen a reproducirse. Con mayor frecuencia (70%) se lleva a cabo la recolección de ramas en poblaciones cercanas a los asentamientos humanos, ya sea en sitios habitados, donde las plantas ya están sometidas a algún tipo de manejo; o bien en poblaciones que en el pasado constituyeron cercas vivas de sitios abandonados. Esta situación permite asegurar que se están propagando plantas que además de estar bajo selección en el momento de la recolección, fueron ya seleccionadas en el pasado por quienes las utilizaron primero.

Los frutos se recolectan durante los meses de mayo a septiembre, principalmente sobre las plantas de las poblaciones manejadas, dada la cercanía a los sitios de actividad humana. Esto permite cortarlas incluso unos días antes de que maduren totalmente para que las aves no los consuman primero. Con menor frecuencia (referido por el 40% de los entrevistados) también se recolectan frutos en las plantas silvestres, mientras se realizan las actividades cotidianas en el campo, principalmente siembra, limpieza de terrenos, pastoreo, etc. Ninguna de las personas entrevistadas refirió llevar a cabo la búsqueda y recolección específica de frutos en plantas de poblaciones silvestres.

Discusión y Conclusiones

Pachycereus hollianus es una especie ampliamente distribuida en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y particularmente en el Valle de Zapotitlán, donde sigue siendo utilizada de manera importante y coexiste con otras especies de cactáceas columnares útiles tales como *E. chiotilla*, *M. geometrizans*, *M. schenckii*, *N.*

macrocephala, *Neobuxbaumia mezcalaensis* (Bravo) Backeb., *N. tetetzo*, *P. marginatus*, *P. chichiipe*, *Pseudomitrocereus fulviceps* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) Bravo & Buxb. y *S. stellatus* (Arias *et al.*, 1997; Casas y Barbera, 2002, Guzmán *et al.*, 2003). De acuerdo con los habitantes del Valle de Zapotitlán, es posible reconocer poblaciones silvestres y poblaciones de esta especie sometidas a manejo, tal como se ha documentado para otras cactáceas columnares como *E. chiotilla* en San Rafael y Guadalupe Victoria, municipio de Coxcatlán (Arellano y Casas, 2003), *P. chende* en San Luis Atolotitlán, Municipio de Caltepec (Cruz y Casas, 2002), *P. chichiipe* en San Luis Atolotitlán, Los Reyes Metzontla y Caltepec, Municipio de Caltepec (Carmona y Casas, 2005) y *S. pruinosus* y *S. stellatus* en la Mixteca Baja (Casas *et al.*, 1997b, 1999b, 1999c; Luna-Morales *et al.*, 2001).

No obstante que *P. hollianus* es una especie ampliamente utilizada y conocida en el Valle de Zapotitlán con los nombres comunes de baboso, cumpes, cumpes o acumpe, no existen nombres específicos para cada una de las variantes reconocidas. Esto contrasta con lo que sucede con otras especies de cactáceas columnares como *S. pruinosus* y *S. stellatus* (Casas *et al.*, 1997b; Luna-Morales *et al.*, 2001), en las que los nombres tradicionales asignados por los mixtecos, hacen referencia principalmente a características de sus frutos, tales como forma, tamaño, color de la pulpa, sabor, densidad de espinas, dehiscencia, y cantidad de semillas (Luna-Morales *et al.*, 2001).

Por otra parte, al igual que a *E. chiotilla*, *M. geometrizans*, *M. schenckii*, *N. mezcalaensis*, *N. tetetzo*, *P. marginatus*, *P. chichiipe* y *S. stellatus*, se ha considerado a *P. hollianus* como una especie productora de frutos de buena calidad, dado que presentan pulpa jugosa de sabor dulce (Casas y Barbera, 2002) y, en

consecuencia, se consumen frescos o secos, o se utilizan para elaborar, salsas, aguas frescas, helados, mermeladas e incluso, con algunos de ellos, se prepara una bebida fermentada llamada colonche o nochoctli (Casas y Barbera, 2002). En este trabajo se identificaron 6 variantes de *P. hollianus* de acuerdo con la coloración de la pulpa de sus frutos (roja, amarilla, anaranjada, blanca, rosa y morada) en el Valle de Zapotitlán, situación que no fue registrada para otros sitios del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Estas mismas variantes han sido reportadas para *S. pruinosus* y *S. stellatus* (Casas *et al.*, 1997b; Luna-Morales *et al.*, 2001), mientras que para *P. chichiipe* sólo se conocen variantes productoras de frutos rojos, morados y rojo oscuros (Carmona y Casas, 2005) y para *E. chiotilla* sólo se han documentado frutos con pulpa roja (Arellano y Casas, 2003).

La presencia de variantes locales es la respuesta a la selección diferencial producto del manejo, particularmente las diferencias en la coloración de la pulpa, excepto en el caso de *E. chiotilla* (Arellano y Casas, 2003), son asociadas por la gente con el sabor de los frutos y en consecuencia generan preferencias de consumo que se traducen en el fomento o la tolerancia de las plantas con características preferidas, es decir, selección artificial. En el caso particular de *P. hollianus* la variante preferida y, consecuentemente la más abundante, es la de color rojo. La mayor abundancia de esta variante se presenta también en los casos de *P. chende* y *P. chichiipe* (Cruz y Casas, 2002; Carmona y Casas, 2005), aunque no necesariamente se ve reflejada en las preferencias de consumo. En contraste, en *S. stellatus* los frutos rojos son considerados característicos de plantas silvestres, mientras que los de las otras variantes son preferidos por ser más grandes, de mejor sabor, con cáscara más delgada y con menor cantidad de espinas (Casas *et al.*, 1997b). Éstas últimas ca-

racterísticas no fueron referidas para el caso de *P. hollianus*. Los frutos útiles de las cactáceas columnares, incluida *P. hollianus*, son principalmente recolectados en poblaciones manejadas o cultivadas, ya que estos son generalmente más grandes, más abundantes y de mejor calidad (Casas *et al.*, 1997b; Luna-Morales *et al.*, 2001; Cruz y Casas, 2002; Arellano y Casas, 2003; Carmona y Casas, 2005; Otero-Arnaiz, 2004).

Tal como ha sido reportado para *E. chiotilla*, *M. geometrizans*, *M. schenckii*, *P. marginatus*, *P. chichipe* y *S. stellatus* (Casas y Barbera, 2002), los tallos de *P. hollianus* son utilizados para la construcción de cercas vivas y aquellos que se propagan con este fin preferentemente pertenecen a plantas cuyos frutos (estructuras blanco de selección) presentan características deseables. En contraste, la madera de *P. hollianus* que es utilizada en la construcción de viviendas, no contribuye al proceso de selección artificial, ya que es recolectada principalmente de individuos muertos.

La información obtenida en este trabajo sugiere que las poblaciones de *P. hollianus* estudiadas en el Valle de Zapotitlán se encuentran en etapas incipientes del proceso de domesticación, dado que se trata de un proceso continuo que se presenta desde las interacciones más simples, como la recolección y manejo *in situ*, hasta las más complejas, en las que las especies manipuladas desarrollan una dependencia total con las actividades humanas. No es casual que la mayor abundancia de individuos de esta especie esté definitivamente asociada a sitios perturbados por el establecimiento de poblaciones humanas y que sean éstas las que constituyen los sitios de mayor abundancia y vigor dentro de su área de distribución. La interacción hombre-planta debida al uso de varios de sus productos, principalmente sus frutos, ha provocado la existencia de variantes locales de las que se han se-

leccionado y propagado intencionalmente los mejores genotipos, plantas con frutos rojos de sabor dulce y de mayor tamaño. Sin embargo, la selección de plantas con características deseables pudo haber provocado, también, la selección indirecta de algunas características asociadas a las partes vegetativas.

Como componente endémico del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, *P. hollianus* tiene una gran importancia biológica y su relación con las comunidades humanas le confiere, además, importancia histórica. De acuerdo con Casas *et al.* (1997a), los estudios de caso como éste, contribuyen a evidenciar el efecto que la selección artificial tiene sobre las poblaciones de plantas manejadas *in situ* y pueden ayudar a la consolidación de un modelo que permita entender los procesos de domesticación actuales y los que en el pasado condujeron al desarrollo de la agricultura.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a los habitantes del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, principalmente del Valle de Zapotitlán, por compartir sus conocimientos, y a todas las personas que colaboraron en el trabajo de campo, especialmente a Adrian Lecona y Javier Castrejón. El mapa de distribución de *P. hollianus* fue realizado por Oswaldo Téllez. Este trabajo forma parte de la tesis doctoral de la primera autora, que agradece una beca (92140) del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT). Rafael Lira agradece los fondos otorgados por el CONACyT al proyecto "Los Recursos Vegetales del Valle de Tehuacán-Cuicatlán desde una Perspectiva Etnobotánica" (G35450-V).

REFERENCIAS

Arellano E, Casas A (2003) Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in Tehuacán Valley, Central

Mexico. *Gen. Resour. Crop Evol.* 50: 439-453.

Arias MS, Gama S, Guzmán LU (1997) *Cactaceae*. Fascículo 14 de *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología, UNAM. México. 146 pp.

Bravo-Hollis H (1978) *Las Cactáceas de México*. Vol. I. UNAM. México. 743 pp.

Bye RA (1993) The role of humans in the diversification of plants in Mexico. En Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (Eds.) *Biological diversity of Mexico*. Oxford University Press. New York, EEUU. pp. 707-731.

Caballero J (1984) Recursos comestibles potenciales. En Reyna TT (Ed.) *Seminario sobre alimentación en México*. Instituto de Geografía, UNAM. México. pp. 114-125.

Caballero J (1990) El uso de la diversidad vegetal en México. Tendencias y perspectivas. En Leff E (Ed.) *Medio Ambiente y Desarrollo en México*. UNAM y Grupo Editorial Miguel Ángel Porrúa. México. pp. 203-248.

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

Casas A (1992) *Etnobotánica y procesos de domesticación en Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex A. DC.) Benth. Tesis. UNAM. México. 233 pp.

Casas A (1997) *Evolutionary trends in Stenocereus stellatus* (Pfeiffer) Riccobono (Cactaceae) under domestication processes. Thesis. The University of Reading RU. 253 pp.

Casas A, Caballero J (1996) Traditional management and morphological variation in *Leucaena esculenta* (Fabaceae: Mimosoideae) in the Mixtec region of Guerrero, Mexico. *Econ. Bot.* 50: 167-181.

Casas A, Barbera G (2002) Mesoamerican domestication and diffusion. En Nobel PS (Ed.) *Cacti: Biology and Uses*. California University Press. California, EEUU. pp. 143-162.

Casas A, Viveros JL, Caballero J (1994) *Etnobotánica mixteca: sociedad, recursos naturales y subsistencia en la Montaña de Guerrero*. Instituto Nacional Indigenista/Consejo Nacional para la Cultura y las Artes/Instituto Nacional Indigenista. México. 230 pp.

Casas A, Vázquez MC, Viveros JL, Caballero J (1996) Plant management among the Nahuatl and the Mixtec from the Balsas

River Basin: and ethnobotanical approach to the study of plant domestication. *Human Ecol.* 24: 455-478.

Casas A, Caballero J, Mapes C, Zárate S (1997a) Manejo de la vegetación, domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 61: 30-47.

Casas A, Pickershill B, Caballero J, Valiente-Banuet A (1997b) Ethnobotany and domestication in Xoconochtlí, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, Mexico. *Econ. Bot.* 51: 279-292.

Casas A, Caballero J, Valiente-Banuet A (1999a) Use, management and domestication of columnar cacti in south-central Mexico: a historical perspective. *J. Ethnobiol.* 19: 71-75.

Casas A, Valiente-Banuet A, Rojas-Martínez A, Dávila P (1999b) Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in central Mexico. *Am. J. Bot.* 86: 534-542.

Casas A, Caballero J, Valiente-Banuet A, Soriano JA, Dávila P (1999c) Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in central Mexico. *Am. J. Bot.* 86: 522-533.

Casas A, Valiente-Banuet A, Viveros JL, Caballero J, Cortés L, Dávila P, Lira R, Rodríguez-Arévalo I (2001) Plant Resources of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. *Econ. Bot.* 55: 129-166.

Castellón BR (2000) *Cuthá, Zapotitlán Salinas, Puebla. Arqueología y etnicidad en el área Popoloca*. Tesis. UNAM. México. 74-77 pp.

Colunga-García Marín P (1984) *Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de Opuntia spp. en el Bajío Guanajuatense*. Tesis. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 204 pp.

Colunga-García Marín P, May-Pat F (1997) Morphological variation of henequen (*Agave fourcroydes*, Agavaceae) under uniform growth conditions: diversity and domestication. *Am. J. Bot.* 84: 1449-1465.

Cruz M, Casas A (2002) Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. *J. Arid Env.* 51: 561-576.

Dávila P, Villaseñor JL, Medina RL, Ramírez A, Salinas A, Sánchez-Ken J, Tenorio P (1993) *Listados Florísticos de México*.

- X. *Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología. UNAM. México. 195 pp.
- Dávila P, Montes AS, Lira R, Villaseñor RJL, Valiente-Banuet A (2002) Phytogeography of the Columnar Cacti (Tribu Pachycereae) in Mexico: A Cladistic approach. En Fleming TH, Valiente-Banuet A (Eds) *Evolution, Ecology, and Conservation of Columnar Cacti and Their Mutualists*. Arizona, EEUU. pp. 25-41.
- Davis T, Bye R (1982) Ethnobotany and progressive domestication of *Jaltomata* (Solanaceae) in Mexico and Central America. *Econ. Bot.* 36: 225-241.
- Diario Oficial (1998) *Decreto por el que se declara área natural protegida con el carácter de reserva de la biosfera de la región denominada Tehuacán-Cuicatlán, ubicada en los estados de Oaxaca y Puebla*. Diario Oficial de la Federación, 18/09/1998. Presidencia de la República. México. pp. 8-20.
- García E (1997) *Modificación al sistema de clasificación climática de Köppen*. UNAM. México. 217 pp.
- González-Soberanis C, Casas A (2004) Traditional management and domestication of tempesquistle, *Sideroxylon palmeri* (Sapotaceae) in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. *J. Arid Env.* 59: 245-258.
- Guzmán U, Arias S, Dávila P (2003) *Catálogo de cactáceas mexicanas*. UNAM-CONABIO. México. 315 pp.
- Hernández-X E (1993) Aspects of plants domestication in Mexico: a personal view. En Ramamoorthy TP, Bye R, Lot A, Fa J (Eds) *Biological diversity of Mexico*. Oxford University Press. Nueva York, EEUU. pp. 733-753.
- Houlder DJ, Hutchinson MF, Nix HA, MacMahon JP (2000) *ANUCLIM 5.1 User Guide*. Centre for Resource and Environmental Studies. The Australian National University. Canberra, Australia. 73 pp.
- Lira R (1988) *Cucurbitaceae de la Península de Yucatán: taxonomía y etnobotánica*. Tesis. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. Xalapa, Veracruz, México. 329 pp.
- Lira R (1997) Aspectos etnobotánicos de las Cucurbitaceae silvestres de México. En *Resúmenes II Cong. Int. Etnobot.* 97. Mérida, Yucatán. pp. 123-124.
- Lira R, Casas A (1998) Uso y manejo de *Iberveria millspau-ghii* (Cogn.) C. Jeffrey. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 62: 77-89.
- Luna-Morales C, Aguirre RR, Peña-Valdivia C (2001) Cultivares tradicionales mixtecos de *Stenocereus pruinosus* y *S. stellatus* (Cactaceae). *Anales Inst. Biol., Serie Botánica* 72: 131-155.
- MacNeish RS (1967) A summary of the subsistence. En Byers DS (Ed) *The Prehistory of the Tehuacán Valley*, Vol. 1: *Environment and Subsistence*. University of Texas Press. Austin, EEUU. pp. 290-309.
- MacNeish RS (1992) *The origins of agriculture and settled life*. University of Oklahoma Press. Norman, Oklahoma, EEUU. 432 pp.
- Otero-Arnaiz A (2004) *Diferenciación y flujo génico entre poblaciones de Polaskia chichipe con distintos niveles de domesticación en zonas áridas del centro de México*. Tesis. UNAM. Morelia, México. 55 pp.
- Otero-Arnaiz A, Casas A, Bartolo C, Pérez-Negrón E, Valiente-Banuet A (2003) Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico: Reproductive Biology. *Am. J. Bot.* 90: 593.
- Otero-Arnaiz A, Casas A, Hamrick JL (2005a) Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe*, an endemic columnar cactus in central Mexico. *Mol. Ecol.* 14: 3313-3322.
- Otero-Arnaiz A, Casas A, Hamrick JL, Cruse J (2005b) Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central Mexico analyzed by microsatellite polymorphism. *Mol. Ecol.* 14: 1603-1611.
- Pureco O, Miranda P, Zavala-Hurtado JA (2001) Casas en el desierto: babosos y calehuales. *Contactos* 41: 45-50.
- Rzedowski J (1978) *Vegetación de México*. Limusa. México. 432 pp.
- Téllez O, Chávez YM, Gómez-Tagle A, Gutiérrez MV (2004) Modelado bioclimático como herramienta para el manejo forestal: estudio de cuatro especies de *Pinus*. *Ciencia Forestal en México* 29: 61-82.
- Toledo VM (2001) Biodiversity and indigenous peoples. En Levin S (Ed.) *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press. San Diego, EEUU. pp. 1181-1197.
- Valiente-Banuet A, Casas A, Alcántara A, Dávila P, Flores-Hernández N, Arizmendi C, Villaseñor RJL, Ortega R (2000) La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 67: 24-74.
- Villaseñor RJL, Dávila P, Chiang F (1990) Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 50: 153-149.
- Williams DE (1985) *Tres arvenses solanáceas comestibles y su proceso de domesticación en el estado de Tlaxcala, México*. Tesis. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 173 pp.
- Zárate PS (1998) La domesticación de *Leucaena* (Fabaceae, Mimosoideae) en México. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 62: 141-155.
- Zavala-Hurtado JA (1982) Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de especies. *Biótica* 7: 99-120.
- Zavala-Hurtado JA, Rojas-Aréchiga M, Pérez MA (2000) *Implicaciones ecológicas de la reparación somática en la cactácea columnar Pachycereus hollianus en el Valle de Zapotitlán, Puebla*. Consejo Nacional para la Ciencia y la Tecnología. Veracruz, México.

CAPÍTULO III
Estudio morfológico y genético

Diversidad morfológica y genética asociada al manejo de *Lemaireocereus hollianus* (F.A.C. Weber ex J.M. Coult.) Britton & Rose, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México.

Isela Rodríguez-Arévalo, Rafael Lira Saade, Alejandro Casas Fernández, Noé Flores-Hernández, Sofía Solórzano Lujano, Jorge Campos Contreras & Patricia Dávila Aranda.

Introducción

La domesticación es un proceso evolutivo a través del cual el ser humano adecua la variabilidad morfofisiológica de poblaciones de plantas y animales conforme a sus necesidades sociales, económicas, culturales y tecnológicas (Darwin, 1859; Harlan, 1992; Schwanitz, 1939). La selección artificial es el mecanismo evolutivo más frecuentemente estudiado en los procesos de domesticación y es, al parecer, la fuerza que más significativamente influye en la evolución de los organismos manipulados por los seres humanos (Casas *et al.*, 1997a). Sin embargo, los seres humanos tienen la capacidad de dirigir inconscientemente otras fuerzas evolutivas como el flujo génico o la endogamia, particularmente a partir del manejo de los sistemas de reproducción (Alcorn, 1984; Casas *et al.*, 1999b; Cruz & Casas, 2002; Parra *et al.* 2010, 2012).

Como resultado de la domesticación, las poblaciones manejadas muestran diferencias morfofisiológicas y genéticas, con respecto a las poblaciones silvestres de las cuales se originaron. Estas diferencias, principalmente involucran a las estructuras de interés para los seres humanos, aunque generalmente la integración fenotípica de los organismos, determina que otras partes sean influidas por la acción selectiva humana. Es posible evaluar el nivel alcanzado por un proceso selectivo a partir de comparar las poblaciones manejadas con respecto a las poblaciones silvestres de las cuales se originaron. Las diferencias entre poblaciones silvestres y cultivadas pueden incluir un gradiente continuo de variaciones, que va desde cambios morfofisiológicos difíciles de percibir, hasta modificaciones drásticas que llegan a involucrar mecanismos de aislamiento reproductivo (Blancas *et al.*, 2009; Casas *et al.*, 1997b, 1999b; Cruz & Casas, 2002; Colunga-García-Marín, 1984; Parra *et al.*, 2012; Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006).

Lo anterior sugiere que los procesos de domesticación pueden operar gradualmente en diferentes direcciones y bajo distintas intensidades, determinadas por las también variadas culturas humanas (Avendaño *et al.*, 2006; Blancas *et al.*, 2009; Casas & Barbera, 2002; Casas *et al.*, 2007; Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006; Tinoco *et al.*, 2005). Pero, se han documentado procesos de domesticación inmediata en plantas con propagación vegetativa (Harlan, 1975). En estos casos, las nuevas poblaciones de organismos manejados derivan de un espectro reducido de variabilidad genética y sus frecuencias fenotípicas y genotípicas difieren significativamente de las de las poblaciones silvestres originales.

Los procesos de domesticación son continuos y pueden desarrollarse desde los niveles de interacción más simples (por ejemplo la recolección) y seguir operando aún después de que los organismos han sido plenamente domesticados (Bye, 1993; Casas *et al.*, 1996; 1997a; Colunga-García Marín, 1984; Lira, 1995a, 1995b; 1996). La domesticación se lleva a cabo con éxito particularmente en ambientes artificiales creados por el ser humano, es decir, fuera de las poblaciones o comunidades silvestres originales (*ex situ*) (Darwin, 1959; Gepts, 2004).

En el caso específico de las plantas, la propagación *ex situ* generalmente involucra una selección de propágulos de aquellos fenotipos más ventajosos para el grupo humano que las maneja, y tal selección suele practicarse continuamente, generación tras generación en las poblaciones manejadas (Casas *et al.*, 2007). Bajo este modelo de proceso evolutivo, la selección artificial puede actuar de manera particularmente intensa y, consecuentemente, la domesticación puede lograr resultados muy evidentes en plazos relativamente cortos, como resultado del ejercicio de una fuerte presión de selección hacia los caracteres deseados (Pickersgill, 2007).

En contraste, en diferentes regiones de México, los pueblos indígenas practican comúnmente diversas formas de manejo *in situ*, es decir, dentro de poblaciones o comunidades originales, con las

distintas poblaciones de plantas, las cuales en algunos casos parecen estar involucrando procesos de domesticación (Bye, 1993; Barrera *et al.*, 1977; Casas & Caballero, 1996; Casas *et al.* 1994, 1996, 1997a; Colunga-García-Marín, 1984; Lira, 1988; Lira & Casas, 1998). Sin embargo, es posible suponer que este proceso es más lento por el intercambio continuo de germoplasma con los individuos no seleccionados.

Entre estas formas de manejo *in situ*, se encuentra la recolección, que esencialmente implica cosechar los productos de las poblaciones naturales. Aunque también puede involucrar estrategias de manejo con mayores implicaciones evolutivas para las plantas, tales como la rotación de áreas de recolección, restricciones temporales a la recolección de algunas especies, o cosechas selectivas de algunos individuos específicos. Otra forma de este tipo de manejo es la tolerancia de algunas especies dentro de las comunidades de plantas, o de ciertos fenotipos dentro de las poblaciones, que se encuentran sujetas a alteración deliberada por parte de la gente (Blancas *et al.*, 2010; Casas, 2001; Casas & Parra, 2007; Casas *et al.*, 1996, 2007, 2008, Parra *et al.*, 2010). Además, algunas de estas especies o fenotipos no sólo son tolerados, sino que en ocasiones también se promueven a partir de la propagación intencional de sus estructuras vegetativas y reproductivas, y ocasionalmente también pueden recibir algunos cuidados especiales tales como podas, riego, eliminación de herbívoros y/o competidores.(Blancas *et al.*, 2010; Casas *et al.* 1996, 1997a, 1997b; Davis & Bye, 1982; Lira, 1988; Lira & Casas, 1998).

La diversidad morfológica resultante de estos tipos de prácticas de manejo puede llegar a ser extraordinariamente amplia y en ocasiones es factible reconocerla incluso a simple vista. Sin embargo, en muchas especies puede permanecer enmascarada a la observación directa y sólo es posible percibirla y descifrarla a través del estudio detallado de sus características morfológicas, fisiológicas y genéticas. Más aún, el análisis de la relación entre la intensidad bajo la cual operan las fuerzas evolutivas asociadas a la domesticación y sus consecuencias sobre la diversidad en las poblaciones es un tema de particular importancia actualmente. Ello impone la necesidad de analizar con detalle el grado de divergencia alcanzado por dichas fuerzas y vislumbrar así los mecanismos y resultados de la evolución determinada artificialmente. Históricamente (véase Darwin 1859) el análisis de estos procesos ha servido como modelo para comprender lo que ocurre en la naturaleza desde el punto de vista evolutivo (Arellano & Casas, 2003;

Blancas *et al.*, 2010; Carmona & Casas, 2005; Casas, 2001; Casas & Caballero, 1996; Casas *et al.*, 1997a, 1999a, 1999b, 2007 Cruz & Casas, 2002; Gepts, 2004; González-Soberanis, 2004; Otero-Arnaiz *et al.*, 2003).

México es un país que ofrece muchas posibilidades para llevar a cabo estudios de domesticación, tanto avanzada como incipiente, en especies vegetales, ya que a lo largo de una historia cultural de probablemente más de 14,000 años (MacNeish, 1967, 1992), los grupos humanos que han habitado su territorio, han desarrollado un extraordinario complejo de formas de interacción con las plantas, para lo cual han contado con una amplia gama de posibilidades representada por su flora vascular conformada por más de 25000 especies (Rzedowski, 1993; Toledo & Ordoñez, 1998; Villaseñor, 2003). Esto ha llevado a considerar a México como uno de los centros de domesticación de plantas más importantes del mundo (Bye, 1993; Harlan, 1975; Hawkes, 1983; Hernández-Xolocotzi, 1993), lo cual es un aspecto determinado en buena medida por la notable diversidad cultural y biológica que caracterizan al país y que están entre las más sobresalientes del planeta (Bye, 1993; Hernández-Xolocotzi, 1993; Rzedowski, 1978; Toledo & Ordóñez, 1998).

La familia Cactaceae es uno de los grupos de la flora mexicana con una amplia diversidad biológica natural y producto del manejo humano, aun cuando es una familia relativamente joven desde el punto de vista evolutivo, que muy probablemente está en proceso de diferenciación (Guzmán *et al.*, 2003, Metzling & Kiesling, 2008). Esta familia característica de las zonas áridas y semiáridas incluye entre 100 y 110 géneros y probablemente más de 1500 especies (Dávila *et al.*, 2002), de las cuales al menos 669 especies y 244 subespecies crecen en México y muchas de ellas son utilizadas y manejadas como se muestra en la Cuadro 1 (Casas & Barbera, 2002).

Cuadro 1. Diferentes usos a los que se somete a las especies de la familia Cactaceae (Tomado de Casas & Barbera, 2002).

Especies	Frutos comestibles	Forraje	Bebida Alcohólica	Semillas comestibles	Tallos y flores comestibles	Construcción de casas	Cercas vivas	Medicinal	Ornamental	Adhesivo	Leña
<i>Acanthocereus pentagonus</i>	X				X		X	X			
<i>A. subinermis</i>					X		X				
<i>Aporocactus flagelliformis</i>								X	X		
<i>Backebergia militaris</i>	X	X									
<i>Cephalocereus apicicephalum</i>	X	X									
<i>C. chrysacanthus</i>	X	X									
<i>C. collinsii</i>	X	X									
<i>C. columna-trajani</i>	X	X				X					
<i>C. guerreronis</i>	X	X									
<i>C. nizandensis</i>	X	X									
<i>C. palmeri var. sartorianus</i>	X	X									
<i>C. purpusii</i>	X	X									
<i>C. quadricentralis</i>	X	X									
<i>C. senilis</i>									X		
<i>C. tototalpensis</i>	X	X									
<i>Coryphantha radians</i>		X			X						
<i>C. pallida</i>		X							X		
<i>Echinocactus platyacanthus</i>					X						
<i>E. cinerascens</i>	X							X			
<i>E. pulchellus</i>					X						
<i>Escontria chiotilla</i>	X	X	X	X	X		X				X
<i>Ferocactus flavovirens</i>		X									
<i>F. haematacanthus</i>	X	X									
<i>F. hystrix</i>	X				X						
<i>F. latispinus</i>	X	X			X				X		
<i>F. macrodiscus</i>	X				X						
<i>F. recurvus</i>					X						
<i>F. robustus</i>		X									

<i>Heliocereus cinnabarinus</i>	X							
<i>H. elegantissimus</i>	X					X	X	
<i>H. speciosus</i>						X	X	
<i>H. schrankii</i>							X	
<i>Hylocereus ocamponis</i>	X							
<i>H. purpusii</i>	X							
<i>H. stenopterus</i>	X							
<i>H. undatus</i>	X							X
<i>Lophophora williamsii</i>						X		
<i>Mammillaria carnea</i>	X	X						
<i>M. collina</i>								X
<i>M. discolor</i>					X			
<i>M. haageana</i>					X			X
<i>M. magnimamma</i>	X							
<i>Melocactus maxonii</i>					X			
<i>M. ruestii</i>					X			
<i>Mitrocereus fulviceps</i>	X	X				X		
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	X	X	X		X			X
<i>M. schenkii</i>	X	X	X		X			X
<i>Neobuxbaumia macrocephala</i>	X	X						X
<i>N. mezcalaensis</i>	X	X		X	X	X		
<i>N. multiareolata</i>	X	X						
<i>N. scoparia</i>	X	X						
<i>N. tetetzo</i>	X	X		X	X	X		
<i>Nopalea auberi</i>					X		X	X
<i>N. cochenillifera</i>		X			X		X	
<i>N. dejecta</i>		X			X			
<i>N. escuintlensis</i>	X							
<i>N. lutea</i>	X							
<i>N. karwinskiana</i>							X	
<i>Nopalxochia ackermanii</i>								X
<i>N. conzatitium</i>								X
<i>N. macdougallii</i>								X
<i>N. phyllantoides</i>								X
<i>Opuntia amyclaea</i>	X							X
<i>O. atropes</i>	X							X
<i>O. bensonii</i>	X							
<i>O. crassa</i>	X							X
<i>O. decumbens</i>		X			X			X

<i>O. ficus-indica</i>	X	X			X		X	X	X
<i>O. fuliginosa</i>	X								X
<i>O. huajuapensis</i>	X	X	X		X		X	X	
<i>O. hyptiacantha</i>	X	X							X
<i>O. imbricata</i>	X	X			X		X		
<i>O. jaliscana</i>	X								X
<i>O. joconostle</i>	X								X
<i>O. kleiniae</i>						X			
<i>O. lasiacantha</i>	X	X						X	X
<i>O. leptocaulis</i>	X	X			X		X		
<i>O. leucotricha</i>	X	X							X
<i>O. megacantha</i>	X								X
<i>O. nerpicolor</i>	X				X				
<i>O. pilifera</i>	X	X							X
<i>O. robusta</i>	X	X			X				X
<i>O. spinulifera</i>	X								
<i>O. stenopetala</i>		X					X		
<i>O. streptacantha</i>	X	X	X		X				X
<i>O. tehuantepecana</i>	X				X		X		
<i>O. tomentosa</i>	X	X			X				X
<i>O. undulata</i>	X								X
<i>O. velutina</i>	X						X		X
<i>Pachycereus grandis</i>	X	X		X					
<i>P. hollianus</i>	X	X	X	X			X		
<i>P. marginatus</i>	X	X					X	X	
<i>P. pecten-aboriginum</i>	X	X		X		X	X		X
<i>P. weberi</i>	X	X	X	X		X			X
<i>Peniocereus serpentinus</i>								X	
<i>Pereskia grandiflora</i>								X	
<i>P. lychnidiflora</i>							X		
<i>Pereskiaopsis aquosa</i>	X				X		X		
<i>P. rotundifolia</i>							X	X	
<i>P. velutina</i>							X		
<i>Polaskia chende</i>	X	X		X			X		X
<i>P. chichipe</i>	X	X		X			X		X
<i>Rhipsalis baccifera</i>	X	X	X	X		X			
<i>Selenicereus donkelaarii</i>								X	
<i>S. grandiflorus</i>	X	X	X	X	X		X		
<i>S. spinulosus</i>	X	X	X	X		X			

<i>Stenocereus beneckeii</i>	X	X				X	
<i>S. chacalapensis</i>	X	X					
<i>S. chrysocarpus</i>	X	X					
<i>S. eichlamii</i>	X						
<i>S. fricii</i>	X	X		X			X
<i>S. montanus</i>	X						
<i>S. pruinosis</i>	X	X				X	X
<i>S. queretaroensis</i>	X	X				X	
<i>S. quevedonis</i>	X	X		X		X	
<i>S. stellatus</i>	X	X	X	X	X	X	X
<i>S. standleyi</i>	X	X		X		X	
<i>S. treleasei</i>	X	X		X		X	X

Dentro de las especies útiles de la familia Cactaceae destacan las pertenecientes a la tribu Pachycereeae, que constituyen parte del grupo conocido comúnmente como cactáceas columnares (Guzmán *et al.*, 2003; Arias *et al.*, 1997, 2012). Este grupo está representado en México por 13 géneros y 58 especies, muchas de las cuales se sabe que han sido y son empleadas y manejadas por los antiguos y actuales habitantes de las zonas más marginadas del país (Arias *et al.*, 1997, 2012; Bravo, 1937; Bravo & Scheinvar, 1999; Dávila *et al.*, 2002). Las partes útiles de estas especies incluyen a los tallos jóvenes, utilizados como alimento o bien maduros y entonces destinados a material de construcción y, principalmente, a los frutos, los cuales se emplean como alimento humano y como forraje de animales domésticos. Además en muchos casos se comercializan y representan una importante fuente de ingresos económicos (Casas & Barbera 2002; Casas *et al.*, 1999a, 2001; Rodríguez-Arévalo, 2006).

Una de las regiones de México en donde este grupo está muy bien representado es el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, localizada entre los estados de Oaxaca y Puebla. Esta región se encuentra entre los 17°48' y los 18°58' de latitud norte y los 97°03' y 97°43' de longitud oeste (Figura 1). Sigue una dirección sureste noroeste por la Sierra de Juárez, Zongolica y Tecamachalco, en la parte sureste del estado de Puebla y noreste de Oaxaca. Los climas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán incluyen los cálidos con precipitación media anual de 700 a 800 mm en la porción sureste, semicálidos con precipitación media

anual de 400 a 500 mm en la parte central y oeste; así como templados con precipitación de 600 mm anuales. Además, en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se encuentra una compleja vegetación que se ha clasificado en 36 diferentes asociaciones vegetales (Valiente-Banuet *et al.*, 2000, 2009). El Valle de Tehuacán-Cuicatlán es reconocido como una de las zonas áridas con mayor diversidad florística de Norteamérica (Valiente-Banuet *et al.*, 2000, 2009) y como una de las zonas de mayor diversidad cultural de México (MacNeish, 1967, 1992).

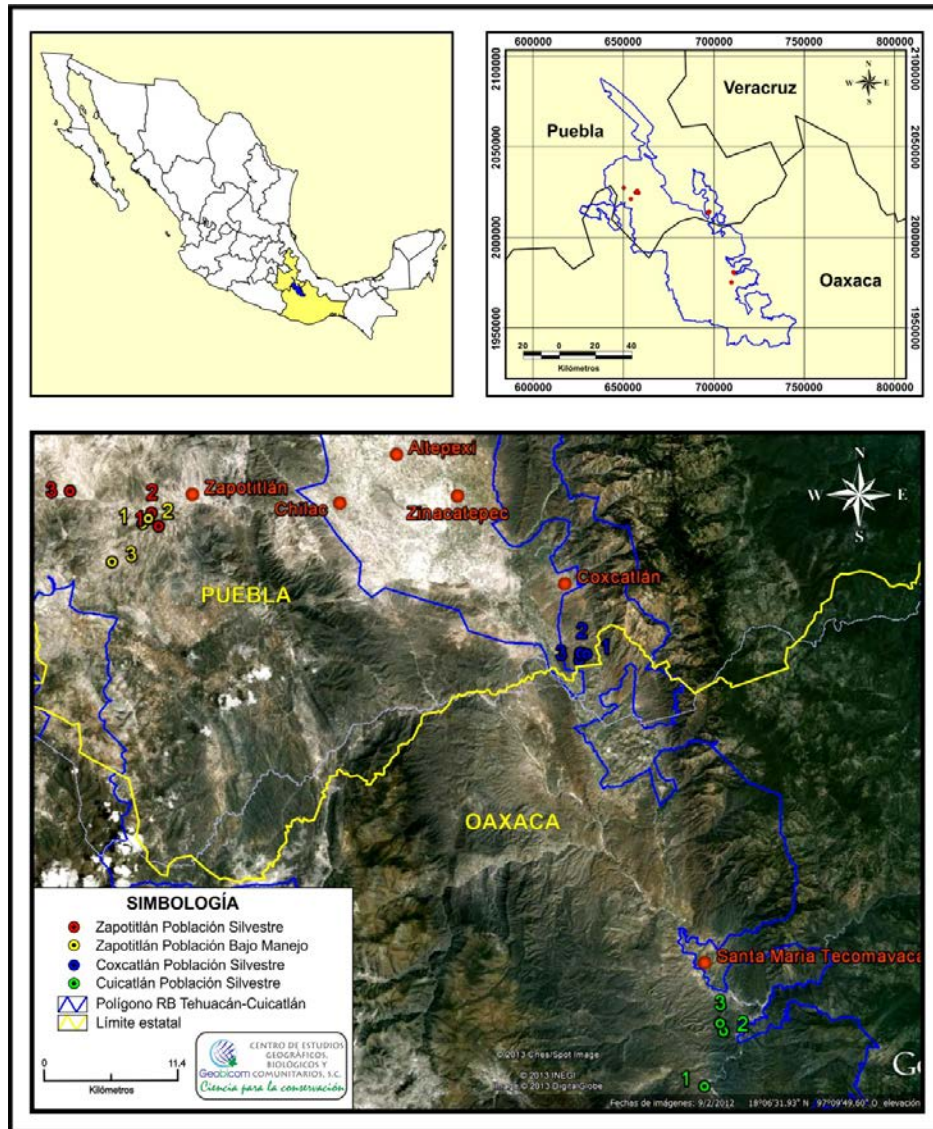


Figura 1. Mapa del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Se muestra la ubicación de las poblaciones estudiadas de *Lemaireocereus hollianus*.

En el Valle de Tehuacan-Cuicatlán crecen 20 especies de cactáceas columnares, de las cuales 18 son utilizadas y manejadas en diferentes grados (Casas & Barbera, 2002, Casas *et al.*, 1999a, 2001; Dávila *et al.*, 2002). Tal es el caso de *Lemaireocereus hollianus*, una especie endémica de la región (Arias *et al.*, 1997, 2012), que desde el 2006 ha sido estudiada con una perspectiva etnobotánica (Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006), a partir de este estudio se documentó que, dentro del Valle de Tehuacán-Cuicatlán existió un manejo intensivo de esta especie, lo cual posiblemente ha provocado cambios en la morfología y genética de las poblaciones como resultado de la actuación del proceso de domesticación.

Lemaireocereus hollianus es una especie particularmente abundante en el Valle de Zapotitlán (Figura 1), principalmente cerca de asentamientos humanos, donde es conocida tradicionalmente como "baboso", "cumpe", "cumpes" o "acumpe". En esta región se siguen empleando los productos útiles de esta especie (Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006). Los tallos se utilizan para la construcción de cercas vivas. Ello permite suponer que características tales como la altura de la planta, el grosor de las ramas y el tamaño y abundancia de las espinas, pudieran estar siendo seleccionadas con este fin. También se usa la madera para la construcción de viviendas y corrales, lo cual podría relacionarse con el vigor general y altura de la planta como un objetivo de la selección artificial, ya que para fines de construcción de paredes y viviendas es más útil la madera más larga y más gruesa. Además, existen seis variantes locales de frutos, todas las cuales son consumidas como alimento. Sin embargo, la variante de pulpa roja es preferida por los habitantes del sitio, lo cual permite suponer que la gente elija para el establecimiento de cercas vivas, plantas principalmente productoras de frutos rojos considerados de buena calidad (Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006).

Estudios previos de especies de cactáceas columnares útiles, de las cuales se consumen principalmente los frutos, han demostrado que tanto el cultivo como el manejo *in situ* pueden provocar diferencias cuantificables en el tamaño de las estructuras de interés humano en las poblaciones manipuladas y se ha asumido que estas diferencias son consecuencia de la selección artificial. Tales son los casos de *Escontria chiotilla* (F.A.C. Weber) Rose (Arellano & Casas, 2003; Tinoco *et al.*, 2005), *Polaskia chende* (Gosselin) A.C. Gibson & K.E. Horak (Cruz & Casas, 2002; Ruiz-Durán, 2007), *Polaskia*

chichipe (Gosselin) Backeb. (Carmona & Casas, 2005; Otero-Arnaiz *et al.*, 2005a, 2005b), *Myrtillocactus schenkii* (J.A. Purpus) Britton & Rose (Blancas *et al.*, 2009), *Stenocereus pruinosus* (Otto ex Pfeiff.) Buxb. (Parra *et al.*, 2008, 2010, 2012) y *S. stellatus* (Pfeiff.) Riccob., (Casas *et al.*, 1997b, 1999a, 1999b), cuyos frutos provenientes de poblaciones manipuladas, ya sea manejadas *in situ* o francamente cultivadas, son comparativamente más grandes, más pesados, contienen mayor cantidad de pulpa, la cual también contiene mayor cantidad de azúcares y mayor número de semillas, además de que la cáscara es más delgada y con menor número de espinas. Incluso, se pueden encontrar diferencias significativas en el tamaño de algunas partes florales tales como el pericarpelo y el tubo floral, las cuales pudieran estar relacionadas con el incremento del tamaño del fruto.

Muchas de estas especies se han analizado también desde el punto de vista genético. En general, se espera que exista mayor diversidad genética en las poblaciones silvestres con respecto a las cultivadas, debida a la reducción de alelos provocada por la manipulación humana dirigida a conservar sólo las características deseables. También se espera que los valores de flujo génico entre las poblaciones silvestres y cultivadas sean altos, pues se sabe que en la mayoría de las especies de cactáceas columnares intervienen los murciélagos en los procesos de polinización (Rojas-Martínez & Valiente-Banuet, 1996; Valiente-Banuet *et al.*, 1996) y diversas especies de aves en los procesos de dispersión de sus semillas (Arizmendi & Espinoza, 1996).

Sin embargo, como se puede apreciar en el cuadro 2, en el caso de algunas especies de cactáceas para las que han sido estudiadas las características genéticas de sus poblaciones, desde la perspectiva de la domesticación, no siempre los resultados son los antes mencionados. Para algunas especies (por ejemplo *Stenocereus pruinosus* y *Polaskia chende*, cuadro 2), la diversidad genética en las poblaciones cultivadas es mayor que en las poblaciones silvestres, esta situación ha sido recientemente analizada por Parra *et al.*, 2012, quien encontró que los propágulos vegetativos que se mueven activamente por los seres humanos, pueden influir de manera importante en el incremento de la variación genética de las poblaciones cultivadas.

Cuadro 2. Comparativo de datos obtenidos a partir de análisis genéticos de poblaciones de cactáceas silvestres, manejadas y cultivadas de diferentes especies.

Especie	Condición	Diversidad Genética			Fuente
		H _o	H _E	H _r	
<i>Escontria chiotilla</i>	Poblaciones Silvestres	0.079	0.134	0.370	Tinoco & Casas, 2005 (Isoenzimas)
	Poblaciones Manejadas <i>in situ</i>	0.052	0.110	0.298	
<i>Stenocereus pruinosus</i>	Poblaciones Silvestres	0.556	0.583	0.575	Parra et al., 2010 (Isoenzimas)
	Poblaciones Manejadas <i>in situ</i>	0.536	0.578	0.574	
	Poblaciones Cultivadas	0.611	0.588	0.585	
<i>Polaskia chende</i>	Poblaciones silvestres San Luis Atolotitlán	0.417	0.539	0.518	Ruiz-Durán, 2007 (Isoenzimas)
	Poblaciones manejadas <i>in situ</i> San Luis Atolotitlán	0.420	0.516	0.518	
	Poblaciones silvestres Cuicatlán	0.436	0.482	0.481	
<i>Polaskia chichipe</i>	Poblaciones silvestres	0.631	0.683	0.658	Otero et al., 2005a, b (Microsatélites)
	Poblaciones manejadas <i>in situ</i>	0.507	0.621		
	Poblaciones cultivadas	0.560	0.660		

Dado que los habitantes del Valle de Tehuacán-Cuicatlán han utilizado sistemáticamente tallos, madera y frutos de *Lemaireocereus hollianus*, y que al menos en el Valle de Zapotitlán se siguen utilizando sus productos de manera importante, es posible pensar que tal manipulación puede haber tenido efectos directos sobre algunas de sus características morfométricas y consecuentemente genéticas, debido a la selección artificial sistemática de los mejores fenotipos (Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006). Por ello, las hipótesis de este trabajo son las siguientes:

- 1) Se espera encontrar diferencias morfológicas significativas en alguno o algunos de los caracteres analizados, principalmente en aquellos que pueden ser considerados blanco de selección. Tras el análisis debe ser posible observar agrupaciones separadas de poblaciones silvestres y manejadas.
- 2) Se espera una mayor diversidad genética en las poblaciones silvestres con respecto a las manejadas, debido, como se mencionó con anterioridad, a la reducción de alelos provocada por la manipulación humana a través de la cual se pretende conservar, en las poblaciones, las características de interés.
- 3) Si los murciélagos y las aves intervienen en los procesos de polinización y dispersión, independientemente de las distancias geográficas y el grado de manejo entre las poblaciones analizadas, se espera que los valores de flujo génico entre las poblaciones sean altos y la diferenciación genética baja.

Materiales y métodos

Área de estudio

Mediante una serie de exploraciones de campo en diferentes localidades de 9 municipios del Valle de Tehuacan-Cuicatlán se localizaron y marcaron 12 poblaciones de 30 individuos cada una (Figura 1), para llevar a cabo los estudios morfológicos y genéticos. Los sitios elegidos para trabajar fueron: el Valle de Zapotitlán (Puebla), dado que es la única región en la que la especie es particularmente abundante y se sigue utilizando de manera importante; San Rafael Coxcatlán (Puebla) y Tecomavaca-Cuicatlán (Oaxaca), éstas últimas importantes desde el punto de vista de la abundancia y distribución, pero en las que sólo se pueden encontrar poblaciones silvestres. A continuación se describen estos sitios de estudio.

Sitio 1. Valle de Zapotitlán (Puebla). Habitado por popolocas, conforma el límite suroeste del Valle de Tehuacán en el estado de Puebla. Se encuentra situado entre los 18°19'41" de latitud norte y los 97°28'28" de longitud oeste, entre 1480 y 1520 msnm. Forma parte de la región semiárida del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, situada en la sombra de lluvia de la Sierra Madre Oriental. La precipitación promedio anual es de 450 mm, la temperatura media anual es de 21.4 °C y el tipo de clima corresponde al $Bs_0hw''(w)(e)g$ (García, 2004; Figura 2). Los suelos son rocosos y poco profundos y derivan primordialmente de rocas sedimentarias y metamórficas (Zavala-Hurtado, 1982). De acuerdo con Valiente-Banuet *et al.* (2000, 2009) en esta región *L. hollianus* se desarrolla principalmente en tetechera de *Neobuxbaumia tetetzo* (J.M. Coult.) Backeb., tetechera de *N. macrocephala* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) E.Y. Dawson, *Stenocereus dumortieri* (Scheidw.) Buxb. y mezquital. En esta región, *L. hollianus* es ampliamente utilizada.

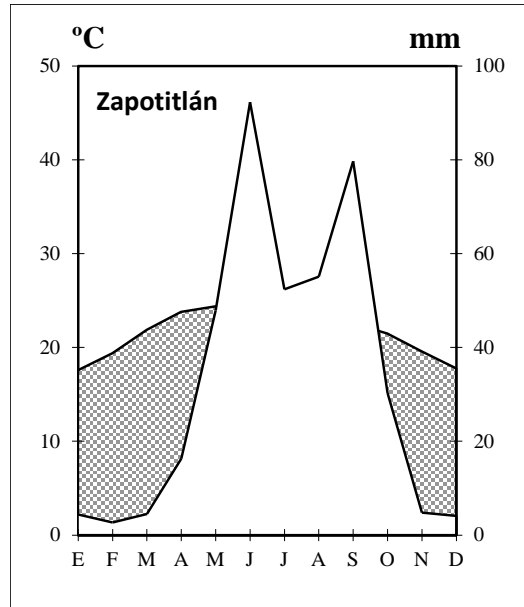


Figura 2. Diagrama ombrotérmico de Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

Sitio 2. San Rafael Coxcatlán (Puebla). Habitado por nahuas en el estado de Puebla, se ubica en la región sureste del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Su centro se encuentra a 1000 msnm y queda comprendido entre los 18°15'57" de latitud norte y los 97°09'03" de longitud oeste. La precipitación promedio anual es de 502.2 mm, la temperatura media anual es de 22.7 °C y el tipo de clima corresponde al BS₁(h')w'(w)(e)g (García, 2004; Figura 3). La vegetación predominante en la que se puede encontrar a *L. hollianus* en este sitio incluye los llamados bosques de cactáceas arborescentes, entre los que destacan el "jiotilla" y "cardonal", donde los cactus columnares *Escontria chiotilla* (F.A.C. Weber) Rose y *Pachycereus weberi* (J. Coulter) Backeb., respectivamente, son particularmente abundantes (Valiente-Banuet *et al.*, 2000, 2009). En esta región, *L. hollianus* no es utilizada.

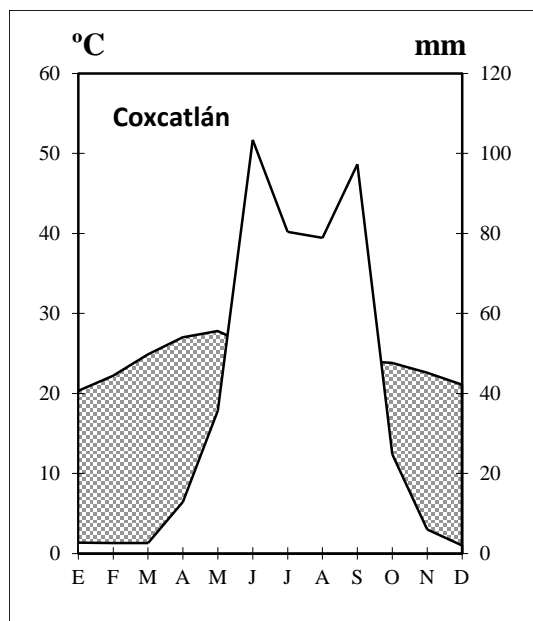


Figura 3. Diagrama ombrotérmico de Coxcatlán, Puebla.

Sitio 3. Tecomavaca-Cuicatlán (Oaxaca). Habitado por cuicatecos, mixtecos y mazatecos, se ubica en el estado de Oaxaca, se encuentra localizado en la porción sureste del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, entre los 1200 y 1600 msnm. La precipitación promedio anual es de 553 mm, la temperatura media anual de 25.5°C (García, 2004) y el tipo de clima corresponde al BSo(h')w''(w)(e)g (INEGI, 1987; Figura 4). En esta región, *L. hollianus* se desarrolla principalmente en zonas de selva baja caducifolia dominada por árboles inermes de tallo fotosintético, "cardonal" de *Pachycereus weberi*(J.M. Coult.) Backeb. y *Mitrocereus fluviceps* (F.A.C. Weber) Backeb. y "tetechera" de *Neobuxbaumia tetetzo* (Valiente-Banuet *et al.*, 2000, 2009; Casas *et al.*, 2001). En esta región, *L. hollianus* tampoco es utilizada.

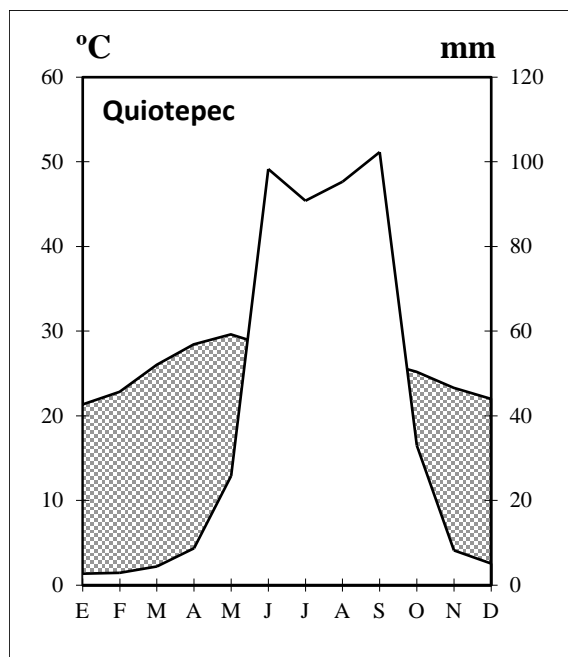


Figura 4. Diagrama ombrotérmico de Quiotepec, Oaxaca, dicha estación es la más cercana a las poblaciones estudiadas.

Debido a que las plantas de *L. hollianus* crecen generalmente en forma de "manchones" donde se agrupan conjuntos de individuos, fueron estos manchones las unidades de trabajo consideradas como poblaciones. Al interior de cada población, se consideró a un individuo como el conjunto de ramas que emergía de una misma base, dado que la ramificación casi siempre es muy cercana al suelo y, en ocasiones, es difícil distinguir entre individuos distintos pues se reproducen asexualmente con mucha facilidad a partir de ramas caídas.

En cada uno de los sitios bajo estudio se eligieron 3 poblaciones silvestres, es decir, cuyos individuos estuvieran exentos de manipulación humana ("plantas de monte") y, en el caso particular del Valle de Zapotitlán, se consideraron además 3 poblaciones manejadas, cuyos individuos hubieran sido seleccionados y utilizados para la construcción de cercas vivas. En cada población se marcaron 30 individuos, lo cual, en la mayoría de los casos, correspondía a la totalidad de individuos presentes en la población y, en el caso de poblaciones más numerosas, la elección de los individuos consistió simplemente en ingresar por un punto de fácil acceso y marcar las primeras 30 plantas encontradas. De este modo, los

análisis morfológicos y genéticos se llevaron a cabo con 12 poblaciones, 9 silvestres y 3 manejadas y un total de 360 individuos.

Estudios morfológicos

Obtención de datos

Se midieron en total 43 caracteres, 40 cuantitativos y 3 cualitativos (Anexo 1) tanto de partes vegetativas como reproductoras de las diferentes estructuras de las 360 plantas bajo estudio. El registro de los datos se llevó a cabo tanto en el campo como en el laboratorio. Las características analizadas incluyeron 14 provenientes de estructuras vegetativas y 29 provenientes de estructuras reproductoras (15 de flores y 14 de frutos). Como se puede observar en el Anexo 1, la lista de caracteres analizados, incluyó estructuras importantes desde el punto de vista del manejo y que por lo tanto podrían estar relacionadas con los posibles móviles de selección artificial a nivel local, así como aquellas que pudieran no tener relación con lo anterior y pudieran permitir que se evidenciara la variación morfológica independiente de la influencia humana. Con excepción de los caracteres que sólo pueden arrojar un dato, como por ejemplo: altura total de la planta, diámetro de la rama más alta, etc., para el resto, fueron cuantificadas o descritas las características de 5 estructuras por individuo y el promedio de éstas fue considerado como el dato final (Crisci & López-Armengol, 1983).

Análisis de datos

Los datos obtenidos fueron sometidos a diversos tipos de análisis, en todos los casos poblacionales. Se realizó un análisis de conglomerados, para evidenciar la similitud entre las poblaciones (OTU's o unidades taxonómicas operacionales), en los diferentes sitios y entre ellos. Además, se llevó a cabo un análisis de componentes principales, el cual permitió reconocer y analizar los patrones de clasificación de los individuos dentro de cada sitio, visualizar las posibles diferencias entre las poblaciones de acuerdo al tipo de manejo, así como también detectar las características de mayor importancia en la definición de dichos patrones.

Los análisis de conglomerados y análisis de componentes principales fueron calculados utilizando el programa NTSYS (Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System) Versión 2.0 (Rohlf, 1997). Para llevar a cabo estos análisis se elaboró una matriz de datos de 43 columnas (caracteres) por 12 hileras (OTU's o poblaciones) (Anexo 3). Los datos poblacionales se obtuvieron calculando los promedios de los 30 individuos incluidos en cada población. La matriz de datos fue estandarizada mediante el algoritmo incluido en el programa, con el fin de reducir el efecto de las diferentes escalas que se utilizaron en el registro de datos. Para el análisis de conglomerados la matriz de similitud se calculó utilizando el coeficiente de correlación de Pearson y para la conformación de grupos se utilizó el método UPGMA. En el caso del análisis de componentes principales, a partir de las matrices de correlación se calcularon los Eigen vectores cuyos dos componentes principales fueron proyectados y graficados (Crisci & López-Armengol, 1983).

Estudios genéticos

Obtención de datos

Para llevar a cabo los análisis genéticos, se utilizaron los marcadores denominados RAPDs (de sus siglas en inglés Random Amplification of Polymorphic DNA). Este método fue descrito por Williams *et al.* (1990) y Welsh & McClelland (1990), los primeros describiendo aplicaciones de mapeo genético y los segundos haciendo estudios de identificación ("fingerprinting") del genoma y quienes denominaron a su ensayo AP-PCR (de sus siglas en inglés Arbitrary Polymorphisms-Polymerase Chain Reaction). Los RAPDs son marcadores moleculares dominantes, generados por la amplificación de segmentos aleatorios de ADN. A pesar de sus limitaciones, ésta técnica se seleccionó porque en el momento en que se inició este trabajo constituía una buena opción dada su probada eficiencia en la identificación de variación intraespecífica, además de su relativamente bajo costo y de no requerir el conocimiento previo de las secuencias, ni el uso de radiactividad (Otero *et al.*, 1997). Adicionalmente, también se consideró que esta técnica fue utilizada con éxito en la sede del proyecto, en diferentes estudios encaminados a analizar la diversidad genética para diferentes especies de cactáceas y de otras familias botánicas que crecen en el

Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Cano, 2003; Chávez *et al.*; 1999, López, 2003; Rivera, 2003; Rosas, 2005; Vázquez, 2005).

Los 360 individuos utilizados en el análisis morfológico, fueron los mismos de los que se tomó una muestra de tallo de aproximadamente 5 cm para llevar a cabo los análisis genéticos. Como se muestra en la Figura 5 a-h, las muestras de tallo se colocaron en nitrógeno líquido inmediatamente después de recolectarlas y así fueron transportadas al laboratorio donde se conservaron a -70°C para posteriormente extraer el ADN y analizar los RAPDs utilizando como punto de partida los protocolos desarrollados por Chávez *et al.* (1999).



Figura 5a-h. Toma de muestras de tejido de *Lemaireocereus hollianus* para los estudios genéticos.

De los 360 individuos pertenecientes a las 12 poblaciones con 30 individuos cada una, se eligieron 15 individuos por población, los individuos fueron elegidos por medio de una tabla de números aleatorios (Zar, 1984) y a partir de ellos se realizaron las extracciones de ADN. Sólo para algunas poblaciones no fue posible extraer ADN de las muestras recolectadas en el campo, por lo que se analizaron menos de 15 individuos (Anexo 2). Cada individuo se analizó con 5 diferentes loci de la serie Operon A07, B10, B20, C08 y J20 (Operon Technologies). El método empleado para los análisis genéticos consistió en:

Extracción y cuantificación de ADN

El ADN fue extraído a partir del tejido congelado y molido en nitrógeno líquido. La extracción se hizo por medio del método de Bromuro de cetil-trimetil amonio (CTAB) (Doyle & Doyle 1987). La integridad del ADN extraído se comprobó a través de una electroforesis en gel de agarosa al 0.8% y su consecuente revelado con bromuro de etidio (EtBr) (Figura 6). El ADN se cuantificó por espectrofotometría midiendo la relación 260/280 nm. Posteriormente se realizaron las diluciones correspondientes para tener entre 100 y 200 ng y poder para llevar a cabo las reacciones de PCR individuales.

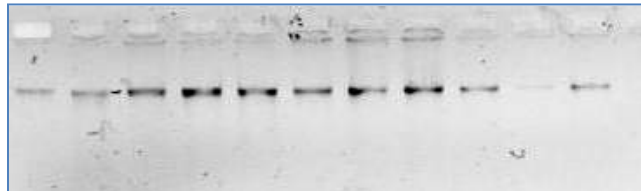


Figura 6. ADN aislado de *Lemaireocereus hollianus*.

Amplificación de RAPDs

Como se mencionó anteriormente, para la amplificación de los RAPDs se usó la técnica de PCR con la que se amplificaron 5 loci. Las reacciones de PCR se prepararon individualmente para cada muestra y para cada locus. Para cada reacción se agregaron ADN (2 μ l), buffer (2.5 μ l), $MgCl_2$ (0.75 μ l), Taq

polimerasa (0.2 μ l), oligonucleotido (1 μ l), agua estéril (17 μ l). Los ciclos de PCR se realizaron en un termocilador GeneAmp PCR System 9700 (AppliedBiosystems), programado con un primer periodo de 5 min a 94 °C, seguido de 40 ciclos de 1 min a 94 °C, 1 min a 37 °C y 1 min a 72 °C, con una extensión final de 15 min a 72 °C. En cada evento de PCR se procesó una población completa con los cinco loci, se cuantificó el ADN para cada reacción y se utilizó un control negativo para asegurar que los productos de la amplificación correspondieran al ADN aislado de la especie bajo estudio. Los productos de la reacción de amplificación se visualizaron en un gel de agarosa al 1%, utilizando como referencia un marcador de 1 Kb (Gibco-BRL). Los gels fueron teñidos con bromuro de etidio y expuestos a luz UV para hacer visibles los productos, posteriormente se tomaron las fotografías correspondientes sobre las que se analizaron los tamaños de los fragmentos amplificados (Figura 7).

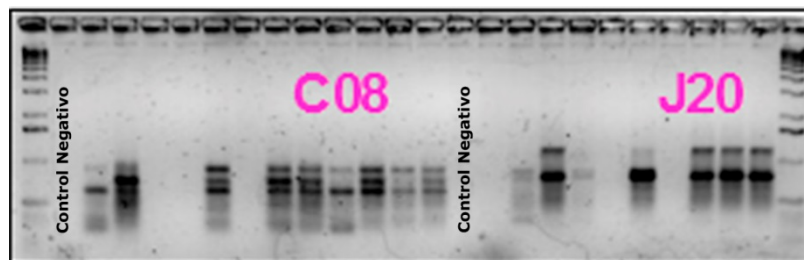


Figura 7. Productos de la amplificación de *Lemaireocereus hollianus* C08 y J20.

Análisis de datos

Para llevar a cabo el análisis genético, se analizaron un total de 139 individuos pertenecientes a las 12 diferentes poblaciones (Anexo 2), los fragmentos amplificados (bandas o alelos) de un mismo tamaño (pares de bases) fueron registrados como presente (1) y ausente (0) para cada individuo. Con estos valores se construyó una matriz binaria a partir de la cual se realizaron los análisis estadísticos. Cada banda fue considerada como un alelo independiente y solamente se consideraron las bandas polimórficas, que en total fueron 66, cuyos pesos moleculares variaron de 217 a 2602 pares de bases. Con los patrones de bandeo obtenidos a partir de los productos de la amplificación se describieron la diversidad y estructura genéticas.

Estimadores de diversidad genética. Se calculó el índice de polimorfismo a partir del cociente de las bandas polimórficas entre las totales, con los datos obtenidos se realizó un análisis de varianza para encontrar diferencias significativas entre las poblaciones. Con el programa POPGENE Versión 1.31 (Yeh, *et al.*, 1999), se describió la diversidad genética de Shannon, en este caso los cálculos se realizaron a tres niveles: para las poblaciones manejadas (3), para las poblaciones silvestres (9) y para el total de poblaciones (12).

Estimadores de estructura genética. La estructura genética poblacional, se describió a partir de un Análisis Molecular de Varianza (AMOVA), utilizando el programa Arlequín Versión 3.0 (Excoffier, 2005), para determinar las fuentes de la variación genética entre y dentro de todas las poblaciones estudiadas y entre los dos grupos definidos *a priori*, los cuales se formaron de la siguiente manera: 1) grupo de poblaciones manejadas de Zapotitlán y, 2) grupo de poblaciones silvestres de los tres sitios de estudio (Zapotitlán, San Rafael Coxcatlán y Tecomavaca-Cuicatlán). Con el programa POPGENE Versión 1.31 (Yeh, *et al.*, 1999) se estimó la diferenciación genética (G_{st}) entre pares de poblaciones de acuerdo con su estatus de manejo; así como el promedio para cada conjunto de poblaciones. El flujo génico (N_m) se estimó entre poblaciones.

Se examinó si el flujo génico se ajusta al modelo de aislamiento por distancia, por medio de la correlación de Mantel, usando la matriz de distancias genéticas de Nei entre poblaciones y la matriz de distancias geográficas con el programa XLSTAT para Microsoft Excel (2013). El coeficiente de correlación r se estimó con 10000 permutaciones. Las distancias geográficas fueron obtenidas con ayuda de la ubicación geográfica de las poblaciones, la cual se registró con GPS en los sitios de trabajo y posteriormente los datos fueron integrados a un mapa en Google Earth. Las distancias genéticas obtuvieron del análisis genético realizado en el programa POPGENE Versión 1.31 (Yeh, *et al.*, 1999).

Además, con los resultados del índice de polimorfismo, se llevó a cabo un análisis de correspondencias para observar la agrupación de los individuos estudiados a partir de los análisis genéticos y poder confirmar si dichas agrupaciones pudieran separar a las diferentes poblaciones silvestres y manejadas, tal como ocurrió con el análisis morfológico.

Resultados de estudios morfológicos

Análisis de conglomerados

En la Figura 8 se muestra el fenograma resultante del análisis de conglomerados, en el cual se aprecia la formación de dos grupos (A y B), en ellos se separan las poblaciones del Valle de Zapotitlán (Grupo A), tanto silvestres como manejadas de las poblaciones de Coxcatlán y Cuicatlán (Grupo B) todas las cuales son silvestres. En el grupo A se observa una segunda dicotomía que separa a las poblaciones manejadas y la población silvestre 3 de Zapotitlán (Grupo C) de las poblaciones silvestres 1 y 2 de Zapotitlán (Grupo D). Por su parte, en el grupo E se encuentran las 3 poblaciones manejadas, cercanamente relacionadas, siendo más parecidas entre sí las poblaciones manejadas 1 y 2 (Grupo F). Finalmente en el grupo B se encuentran prácticamente mezcladas las poblaciones de Coxcatlán y Cuicatlán.

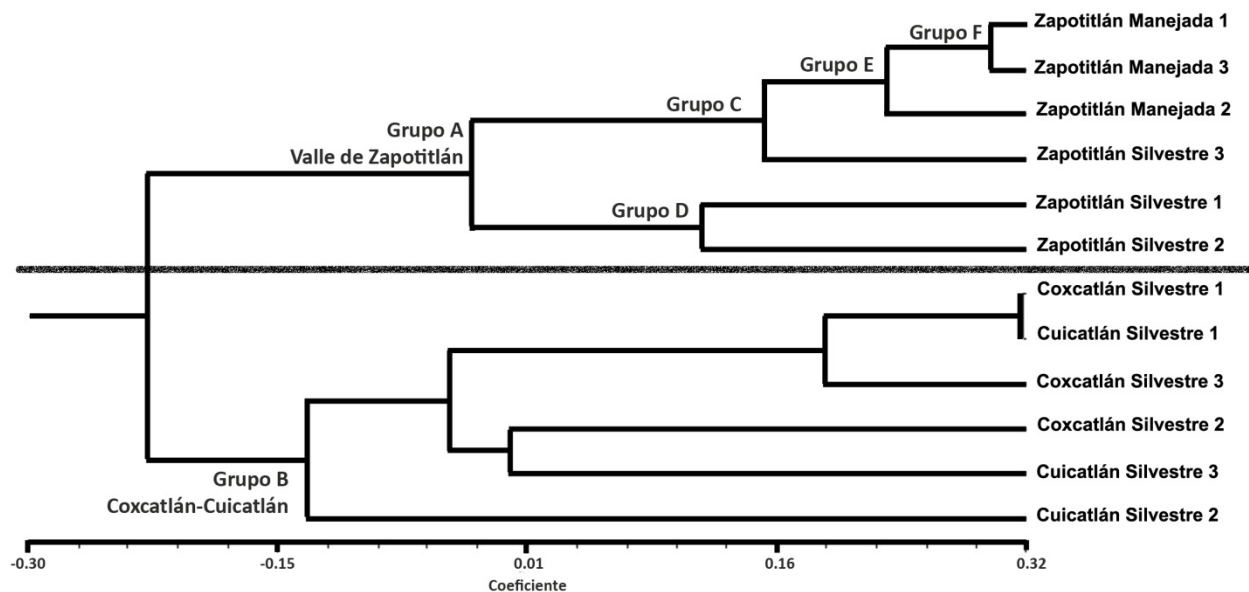


Figura. 8. Fenograma resultante del análisis de conglomerados de las 12 poblaciones de *Lemaireocereus holianus*. Se aprecian dos grupos que corresponden a las poblaciones del Valle de Zapotitlán (Grupo A) y las poblaciones de Coxcatlán y Cuicatlán (Grupo B). El "Grupo A" a su vez presenta una segunda dicotomía que por una parte corresponde a las poblaciones manejadas de Zapotitlán y la población silvestre 3 (Grupo C) y por otra a las poblaciones silvestres 1 y 2 de Zapotitlán (Grupo D). Adicionalmente, en el "Grupo E" se encuentran las 3 poblaciones manejadas, siendo más parecidas entre sí las poblaciones manejadas 1 y 2 (Grupo F). Finalmente en el "Grupo B" se encuentran prácticamente mezcladas las poblaciones de Coxcatlán y Cuicatlán, es importante resaltar que estas no se mezclan con las poblaciones de Zapotitlán.

Análisis de componentes principales

En la Figura 9 se observa que en el arreglo obtenido mediante el análisis de componentes principales se presenta un patrón similar de separación de las agrupaciones, que es consistente con lo observado en el fenograma. El primer componente explica el 31.87% de la variación y separa a las poblaciones del Valle de Zapotitlán, parte derecha de la figura, de las poblaciones de Coxcatlán y Cuicatlán, parte izquierda de la figura. Por su parte, el segundo componente explica el 21.27% de la variación y separa en la región superior derecha a las poblaciones silvestres y en la inferior derecha a las poblaciones manejadas del Valle de Zapotitlán. En la región izquierda de la gráfica se observa una mezcla de las poblaciones silvestres de Coxcatlán y Cuicatlán.

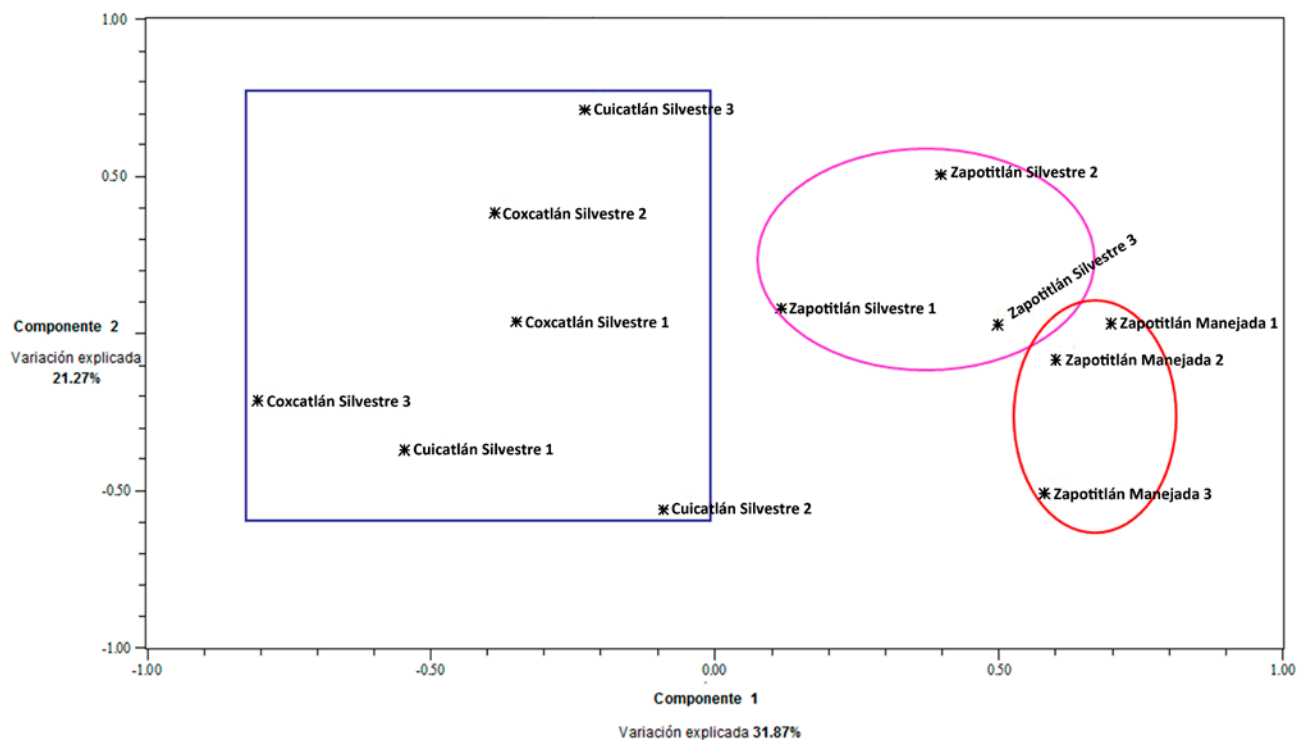


Figura 9. Resultado del análisis de componentes principales.

En el cuadro 3 se puede apreciar cuáles fueron los caracteres de mayor peso en la separación de las agrupaciones.

Cuadro 3. Caracteres de mayor peso en la separación de las agrupaciones.

Variable		Componente 1 (31.87%)	Componente 2 (21.27%)	Componente 3 (13.33%)
Carácter	Número de ramas basales por individuo	0.3585	0.0035	0.3067
	Número de ramas superiores por individuo	-0.1398	-0.6707	0.0756
	Largo de la rama más alta	-0.6797	-0.093	0.1356
	Diámetro de la rama más alta	-0.9224	-0.013	-0.0421
	Número de costillas	-0.3747	0.2653	0.3439
	Ancho de costillas	-0.9182	0.049	-0.1093
	Altura o profundidad de las costillas	-0.65	0.1268	0.0209
	Distancia entre aréolas	-0.0716	-0.0434	0.8832
	Largo de aréolas	-0.6566	-0.3948	0.4359
	Ancho de aréolas	-0.8213	-0.1419	0.1458
	Número de espinas radiales	-0.8129	0.0564	-0.1277
	Número de espinas centrales	-0.8573	-0.0842	0.2269
	Largo de la espina más larga	-0.7275	0.4295	0.4375
	Diámetro de la espina más larga	-0.6542	0.1937	0.1823
	Largo del ovario	-0.3776	-0.1486	0.2635
	Ancho del ovario	0.7432	-0.2335	0.6411
	Largo del estilo	0.0555	-0.2503	-0.5938
	Largo del estigma	-0.0515	-0.9833	-0.0608
	Número de los lóbulos del estigma	-0.5806	0.5315	0.3118
	Largo de la columna	-0.7777	0.4376	-0.1638
	Largo de la cámara nectarífera	-0.5893	-0.5036	-0.4953
	Ancho de la cámara nectarífera	0.0136	-0.012	0.535
	Largo del pericarpelo	-0.3316	-0.3355	0.4449
	Ancho del pericarpelo	0.4884	-0.5159	0.6649
	Largo del tubo receptacular	-0.2114	-0.9122	-0.3556
	Largo del perianto	0.0545	-0.7901	-0.1535
	Color de los tépalos	-0.0274	-0.0122	-0.8839
	Largo de los tépalos	0.0243	-0.7618	0.089
	Ancho de los tépalos	0.1373	-0.3506	0.1418
	Forma del fruto	-0.4637	-0.265	0.1829
	Peso fresco del fruto	-0.8923	0.2003	-0.0694
	Peso seco del fruto	-0.9312	-0.2846	-0.3806
	Largo total del fruto, con restos florales	-0.7286	0.2345	-0.1418
	Largo del fruto sin restos florales	-0.8392	-0.0092	-0.0126
	Diámetro del fruto	-0.6073	0.1804	-0.1911
Grosor de la cáscara	-0.4059	0.253	-0.2226	
Número de aréolas en 1 cm ²	-0.3115	0.614	0.4389	
Número de aréolas en 2 cm ²	0.0374	0.4182	-0.3694	
Color de la pulpa	-0.8877	-0.3719	0.3782	
Peso de la pulpa fresca	-0.8795	-0.0375	0.2434	
Peso de la pulpa seca	-0.6941	-0.2958	-0.3586	
Largo de las semillas	-0.2939	-0.7257	0.3571	
Ancho de las semillas	-0.1771	-0.7954	-0.0879	

Resultados del análisis genético

Estimadores de diversidad genética

Los resultados del análisis de polimorfismo arrojaron los datos que se muestran en el cuadro 4.

Cuadro 4. Número de bandas polimórficas encontradas en el análisis genético para cada población y para cada locus.

Loci	Total de bandas por locus	Zapotitlán Manejada 1	Zapotitlán Manejada 2	Zapotitlán Manejada 3	Zapotitlán Silvestre 1	Zapotitlán Silvestre 2	Zapotitlán Silvestre 3	Coxcatlán Silvestre 1	Coxcatlán Silvestre 2	Coxcatlán Silvestre 3	Cuicatlán Silvestre 1	Cuicatlán Silvestre 2	Cuicatlán Silvestre 3
A07	12	7	6	5	8	6	6	6	7	8	6	7	7
B10	14	6	8	6	2	2	3	5	8	7	4	8	7
B20	12	12	9	9	4	2	6	5	1	6	5	4	4
C08	12	9	7	6	6	7	8	6	7	6	5	6	6
J20	16	10	6	8	7	7	9	10	8	11	6	9	7

El cálculo de los índices de polimorfismos para cada población analizada generó los resultados que se presentan en el cuadro 5.

Cuadro 5. Índice de polimorfismos obtenidos en el análisis genético para cada locus analizado y para cada población (Promedio \pm Error estándar).

Loci	Zapotitlán Manejada 1	Zapotitlán Manejada 2	Zapotitlán Manejada 3	Zapotitlán Silvestre 1	Zapotitlán Silvestre 2	Zapotitlán Silvestre 3	Coxcatlán Silvestre 1	Coxcatlán Silvestre 2	Coxcatlán Silvestre 3	Cuicatlán Silvestre 1	Cuicatlán Silvestre 2	Cuicatlán Silvestre 3	Promedio de polimorfismos por locus
A07	0.58	0.5	0.42	0.67	0.5	0.5	0.5	0.58	0.67	0.5	0.58	0.58	0.55 \pm 0.07
B10	0.43	0.57	0.43	0.14	0.14	0.21	0.36	0.57	0.5	0.29	0.57	0.5	0.39 \pm 0.16
B20	1	0.75	0.75	0.33	0.17	0.5	0.42	0.08	0.5	0.42	0.33	0.33	0.47 \pm 0.26
C08	0.75	0.58	0.5	0.5	0.58	0.67	0.5	0.58	0.5	0.42	0.5	0.5	0.55 \pm 0.09
J20	0.63	0.38	0.5	0.44	0.44	0.56	0.63	0.5	0.69	0.38	0.56	0.44	0.51 \pm 0.10
	0.68	0.56	0.52	0.42	0.37	0.49	0.48	0.46	0.57	0.40	0.51	0.47	
	\pm 0.10	\pm 0.06	\pm 0.06	\pm 0.09	\pm 0.09	\pm 0.08	\pm 0.05	\pm 0.10	\pm 0.04	\pm 0.03	\pm 0.05	\pm 0.04	
Promedios de polimorfismos por población													

Considerando que el número total de bandas diferentes producidas por los 5 loci fue de 66, el índice de polimorfismo total para los loci fue de 0.17 y para la especie fue de 0.04. El índice de polimorfismo para las poblaciones manejadas fue de 0.58, mientras que para las poblaciones silvestres fue de 0.42. Ahora bien, si dentro de las poblaciones silvestres separamos en dos agrupaciones a los individuos, utilizando los criterios: 1) poblaciones silvestres que coexisten con poblaciones manejadas, es decir, las ubicadas en Zapotitlán y 2) poblaciones silvestres que se desarrollan en regiones donde no hay manejo, es decir, las ubicadas en Coxcatlán-Cuicatlán, se obtiene lo siguiente: las poblaciones de Zapotitlán tienen un índice de polimorfismo de 0.46 y las de Coxcatlán-Cuicatlán de 0.48. De manera que en todos los casos, los valores del índice de polimorfismo en poblaciones manejadas es mayor que el que se obtiene para las poblaciones silvestres.

Estas tendencias se convierten en un patrón consistente al aplicar un análisis de varianza entre las diferentes condiciones de uso, donde se encontró que existen diferencias significativas entre todas las poblaciones manejadas de Zapotitlán comparadas con todas las poblaciones silvestres ($F=3.13$, $P>0.03$; Figura 10).

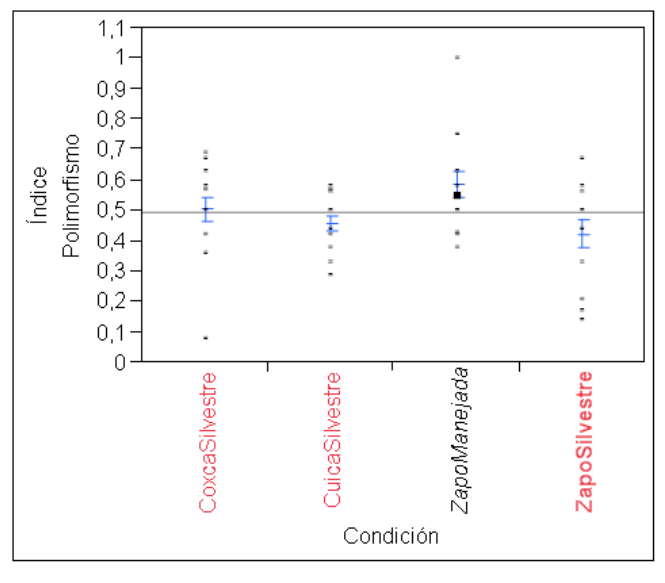


Figura 10.- Comparación entre las diferentes condiciones de uso. Existen diferencias significativas entre los grupos (Tukey-Kramer $q=2.64$, Alfa=0.05).

Los resultados de los análisis de diversidad genética entre las poblaciones silvestres y las manejadas de *Lemaireocereus hollinaus* se muestran en el cuadro 6. En principio, hay que aclarar que dada la naturaleza dominante de los marcadores RAPDs, los valores que se muestran en el cuadro 7 no son valores de heterocigosidad, a diferencia de los que se presentan en el cuadro 2 y que provienen de análisis genéticos con marcadores codominantes que han sido realizados previamente para otras especies de cactáceas, en cuyo caso si es posible detectar a los heterócigos. Por ello, en este trabajo, únicamente se presentan valores de diversidad genética estimados con marcadores dominantes a partir de frecuencias alélicas.

Cuadro 6. Resultados de diversidad genética para *Lemaireocereus hollinaus* a partir de bandas polimórficas y de diversidad de Shannon (H), para el promedio por población (H_s) y para el total de las poblaciones (H_T).

Poblaciones	% bandas polimórficas	Índice de Shannon H_s	Índice de Shannon H_T
Manejadas	80.30	0.3586 ± 0.2515	0.2283 ± 0.0330
Silvestres	84.85	0.3862 ± 0.2446	0.2592 ± 0.0320
Total	96.97	0.4234 ± 0.2140	0.2763 ± 0.0270

Estimadores de estructura genética

El AMOVA fue desarrollado a partir de las 66 bandas registradas en las poblaciones silvestres y manejadas (Lynch & Milligan, 1994), de manera que fue posible analizar la variación a tres diferentes niveles (Cuadro 7). La mayoría de la variación fue encontrada dentro de las poblaciones (54.13%, $p=0.0029$) y una parte significativa de la variación se encontró entre las poblaciones (29.88%, $p=0.0001$), lo cual indica una evidente estructura genética. El resto de la variación (15.99%, $p=0.0001$), está distribuida entre las poblaciones silvestres y manejadas, indicando una clara distinción entre ambos tipos de poblaciones.

Cuadro 7. - Análisis de varianza molecular (AMOVA) desarrollada con 66 loci para 3 poblaciones manejadas y 9 silvestres de *Lemaireocereus hollianus*.

Fuente de variación	Grados de libertad	Suma de cuadrados	Componentes de la varianza	% Total	P
Manejadas vs silvestres	1	154.072	1.816	15.99	< 0.0001
Entre poblaciones	10	447.146	3.3942	29.88	< 0.0001
Dentro de las poblaciones	127	780.868	6.1485	54.13	0.0029
Total	138	1382.086	11.3588		

Índice de diferenciación (G_{ST}). El valor de índice de diferenciación obtenido para *L. hollianus* fue de 0.3772 para las poblaciones silvestres y 0.1684 para las poblaciones manejadas.

Análisis de flujo génico. El valor promedio correspondiente al flujo génico en las poblaciones silvestres fue de 0.8256 mientras que para el caso de las poblaciones manejadas el valor fue considerablemente mayor, 2.4688. El valor del flujo génico total fue de 5.0654.

Análisis de aislamiento por distancia. De la prueba de Mantel se obtuvo que la matriz de distancias geográficas y la matriz de distancias genéticas resultó significativa ($r= 0.327$, $p<0.05$), lo que muestra que los niveles de flujo génico se ajustan al modelo de aislamiento por distancia. (Figura 11).

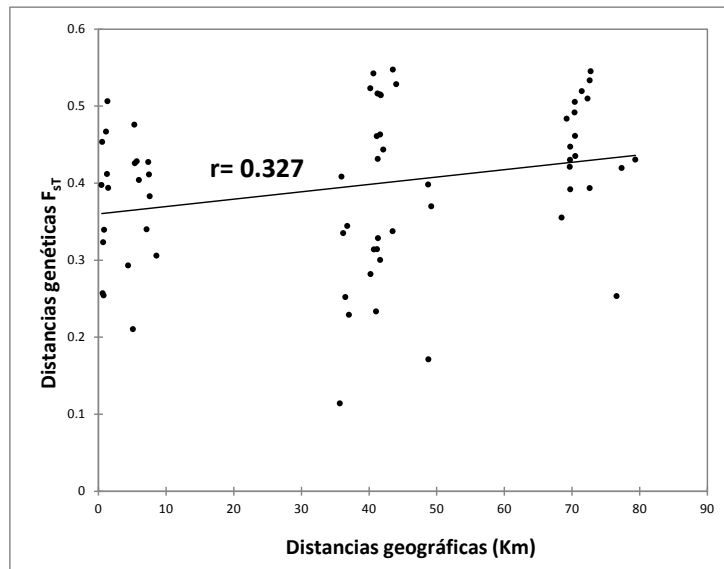


Figura 11. Prueba de Mantel para todas las poblaciones ($p < 0.009$).

Con los datos obtenidos del análisis del índice de polimorfismo por locus por población se realizó un análisis de correspondencias. Tal como ocurrió en el análisis morfológico, el resultado del análisis de correspondencias a partir de los índices de polimorfismo generó un gráfico (Figura 12) en el que se observa gran consistencia en el arreglo de las poblaciones. El primer componente explica el 53.8 % de la variación mientras que el segundo componente explica el 34.1% (cuadro 8). Las poblaciones manejadas se encuentran en la parte inferior de la figura, completamente alejadas del resto de las poblaciones silvestres y cercanamente relacionadas con el locus B20, mientras que las poblaciones silvestres de Zapotitlán se separan hacia la región derecha del gráfico cercanamente relacionadas con el locus C08, el resto de las poblaciones silvestres se encuentran completamente mezcladas entre sí y con los loci A07, B10 y J20. De acuerdo con los valores mostrados en el cuadro 6, para las agrupaciones relacionadas con el primer componente, los loci más importantes fueron B20 y A07 que arrojaron en el análisis valores de 0.41 y 0.14 respectivamente y para el segundo componente los loci con valores más altos en la definición de grupos fueron B10 y C08.

En la Figura 12, se observa de manera muy consistente como el locus B10 está siendo importante en la separación de las poblaciones silvestres de las manejadas, el locus B20 favorece la cohesión de las poblaciones manejadas, por último los loci A07, J20 y C08 están agrupando a las poblaciones silvestres.

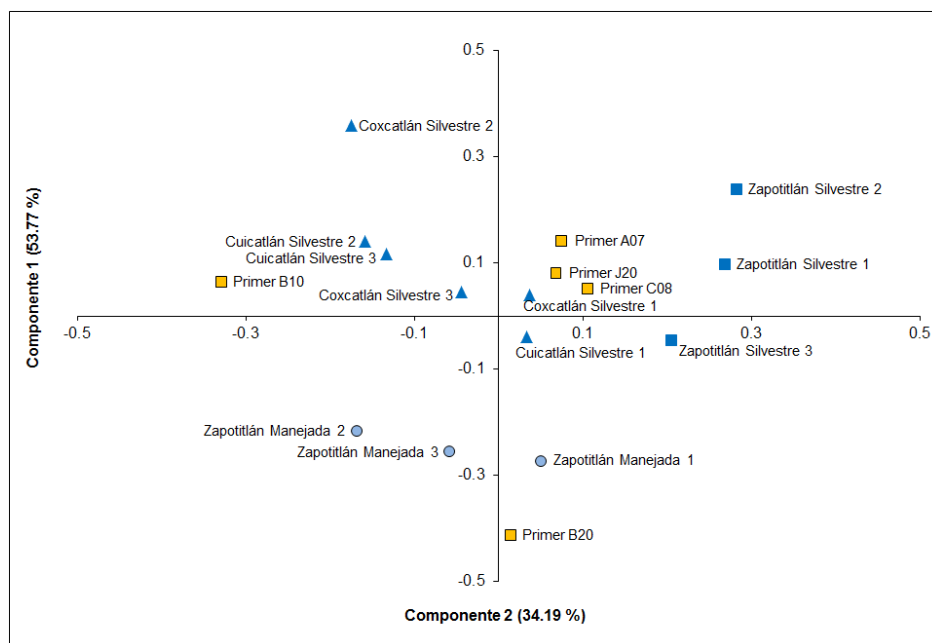


Figura 12. Arreglo del análisis de correspondencias a partir de los datos genéticos.

Cuadro 8. Caracteres de mayor peso en la separación de las agrupaciones.

	Variable	Componente 1 (53.77%)	Componente 2 (34.19%)
Población	Zapotitlán Manejada 1	-0.2718	0.0499
	Zapotitlán Manejada 2	-0.2159	-0.1691
	Zapotitlán Manejada 3	-0.2539	-0.0598
	Zapotitlán Silvestre 1	0.0974	0.2678
	Zapotitlán Silvestre 2	0.2386	0.2819
	Zapotitlán Silvestre 3	-0.0457	0.2045
	Coxcatlán Silvestre 1	0.0398	0.0363
	Coxcatlán Silvestre 2	0.3589	-0.1751
	Coxcatlán Silvestre 3	0.0453	-0.0439
	Cuicatlán Silvestre 1	-0.04	0.0328
	Cuicatlán Silvestre 3	0.1161	-0.1331
	Cuicatlán Silvestre 2	0.1409	-0.159
	Loci	A07	0.1426
B10		0.0654	-0.3296
B20		-0.4113	0.0137
C08		0.0515	0.1054
J20		0.0807	0.0678

Discusión y conclusión

Luego de haber llevado a cabo los análisis ya descritos se puede discutir y concluir lo siguiente:

1) En efecto, se encontraron diferencias morfológicas claras que permiten separar a los individuos de las poblaciones manejadas, respecto a los individuos de las poblaciones silvestres en general (Figura 8). Además, a pesar de la separación de las poblaciones manejadas y silvestres, las poblaciones silvestres más cercanamente relacionadas con las poblaciones manejadas son las ubicadas en Zapotitlán, único sitio en el que se sigue presentando el manejo de la especie y, más aún, la cercanía entre la población Zapotitlán silvestres 3 y las tres poblaciones manejadas es destacable, pues de acuerdo con la información proporcionada por algunos lugareños, es posible que la población Zapotitlán silvestre 3, la cual al momento de iniciar el estudio cumplía con las características de una población silvestre, en realidad hubiera sido una población con algún tipo de manejo en el pasado, dado que los lugareños refirieron que, a pesar de que actualmente el sitio en el que se desarrolla la población está libre de manejo, en esa región se encontraba establecido un rancho que hace muchos años (más de 20) fue abandonado. Por ello, es posible que el parecido morfológico de la población Zapotitlán silvestre 3 y las poblaciones manejadas, se deba a que ésta estuvo sujeta en algún momento a algún tipo particular de manejo.

Por otra parte, cabe destacar que los caracteres morfológicos analizados que resultaron más importantes en la definición de las agrupaciones y que permitieron separar claramente a las poblaciones manejadas de las silvestres fueron en gran medida caracteres relacionados con las estructuras blanco de selección artificial (cuadro 3), tal es el caso de el diámetro de la rama más alta, el ancho de las costillas y la distancia entre las areolas del tallo, éstas características se pueden relacionar fácilmente con la utilidad de las ramas de la especie y su madera para la construcción de viviendas y cercas vivas. Otras características que pudieran estar siendo seleccionadas de manera inconsciente, dado que están relacionadas indirectamente con las características alométricas del fruto, principal blanco de selección artificial, fueron el largo del estilo, del estigma, del tubo receptacular, del perianto y de los tépalos, además del ancho del pericarpelo y el color de los tépalos, por último es relevante que en la lista de caracteres morfológicos que ayudaron a la separación de las poblaciones silvestres y manejadas se encuentren el peso seco y fresco

del fruto, el color de la pulpa y el ancho de las semillas.

2) Respecto a la diversidad genética de las poblaciones estudiadas, se puede decir que la especie *Lemaireocereus hollianus*, cumple con lo esperado de acuerdo a las consideraciones teóricas presentadas durante el desarrollo de este trabajo ya que se observa una mayor diversidad genética en las poblaciones silvestres que en las poblaciones manejadas (cuadro 6), de manera que se puede decir que la manipulación de las poblaciones en las que se seleccionan características deseables de las estructuras que se utilizan, ha provocado en *L. hollianus* una ligera disminución en la diversidad genética de las poblaciones que se manejan.

Con respecto a los valores de heterocigosidad obtenidos con marcadores genéticos codominantes para otras especies de cactáceas columnares tales como, *Escontria chiotilla*, *Stenocereus pruinosus*, *Polaskia chende* y *P. chichipe* (cuadro 2), que son los datos disponibles para hacer una comparación con el estudio aquí presentado, con la salvedad de que en este trabajo sólo se dan valores de diversidad genética y no de heterocigosidad, se puede observar que *P. hollianus* es la especie con los valores más bajos de diversidad genética dentro del grupo de cactáceas columnares que han sido estudiadas a este nivel.

A partir de estas consideraciones se puede concluir que a pesar de que *L. hollianus* es una especie cuyos individuos crecen muy cercanos entre sí a manera de manchones y que además tienen una gran capacidad de reproducirse asexualmente a partir de ramas caídas, los individuos de las poblaciones, aún los de las poblaciones cultivadas, no son colecciones de clones, de manera que muy probablemente la selección artificial está favoreciendo en cierta medida la diversidad genética, probablemente a partir de la selección de ramas de individuos distintos y al ingreso de genotipos nuevos con características deseables en las poblaciones manejadas.

3) Finalmente, con respecto a los valores de la estructura genética de la población se puede decir que la mayor variación fue encontrada dentro de las poblaciones analizadas (Cuadro 7), además de que los valores de diferenciación genética son bajos (cuadro 9) y el flujo génico es alto (cuadro 10), por lo cual, independientemente del manejo y de las distancias geográficas entre las poblaciones, los polinizadores

están favoreciendo el intercambio de genes.

Cuadro 9.- Valores del índice de diferenciación para algunas especies de cactáceas estudiadas en comparación con los obtenidos para *L. hollianus*.

Especie	Condición	Estructura Genética	Fuente
		($D_{ST}/F_{ST}/G_{ST}$)	
<i>Escontria chiotilla</i>	Poblaciones Silvestres	0.027	Tinoco & Casas, 2005 (Isoenzimas)
	Poblaciones Manejadas <i>in situ</i>	0.018	
<i>Stenocereus pruinosus</i>	Poblaciones Silvestres	0.053	Parra <i>et al.</i> , 2010 (Isoenzimas)
	Poblaciones Manejadas <i>in situ</i>	0.051	
	Poblaciones Cultivadas	0.059	
<i>Polaskia chichipe</i>	Poblaciones silvestres	0.015 (F_{ST})	Otero <i>et al.</i> , 2005 (Microsatélites)
	Poblaciones manejadas		
<i>Lemaireocereus hollianus</i>	Poblaciones silvestres	0.377 (G_{ST})	
	Poblaciones manejadas	0.168 (G_{ST})	

Cuadro 10.- Valores de flujo génico para algunas especies de cactáceas estudiadas, en comparación con los obtenidos para *L. hollianus*.

Especie	Condición	Flujo Génico	Fuente
		N_m	
<i>Escontria chiotilla</i>	Poblaciones Silvestres	3,083	Tinoco & Casas, 2005 (Isoenzimas)
	Poblaciones Manejadas <i>in situ</i>	3,848	
<i>Stenocereus pruinosus</i>	Poblaciones Silvestres	5,211	Parra <i>et al.</i> , 2010 (Isoenzimas)
	Poblaciones Manejadas <i>in situ</i>	6,952	
	Poblaciones Cultivadas	5,457	
<i>Polaskia chende</i>	Poblaciones silvestres San Luis Atlotitlán	8,986	Ruiz-Durán, 2006 (Isoenzimas)
	Poblaciones manejadas <i>in situ</i> San Luis Atlotitlán	4,143	
	Poblaciones silvestres Cuicatlán	8,448	
<i>Lemaireocereus hollianus</i>	Poblaciones silvestres	0.825	
	Poblaciones manejadas	2,468	

Literatura Citada

- Alcorn, J. 1984. Huastec Mayan ethnobotany. University of Texas Press. Austin, Texas. 982 pp.
- Arellano, E. & A. Casas. 2003. Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in the Tehuacán Valley, Central México. **Genetic Resources and Crop Evolution** 50:439-453.
- Arias, S., S. Gama & U. Guzmán. 1997. Cactaceae. In: Dávila, P. *et al.* (eds.) Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 14. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 146 pp.
- Arias, S., S. Gama, U. Guzmán & B. Vázquez-Benítez. 2012. Cactaceae. In: Medina L. R. *et al.* (eds.) Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 95. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 240 pp.
- Arizmendi, M. C. y A. Espinoza. 1996. Avifauna de los bosques de cactáceas columnares del Valle de Tehuacán, Puebla. *Acta Zoológica Mexicana* 67:25-46.
- Avendaño, A., A. Casas, P. Dávila & R. Lira. 2006. Use forms, management and commercialization of "pochote" *Ceiba aesculifolia* (H.B. & K.) Britten & Baker f. subsp. *parvifolia* (Rose) P.E. Gibbs & Semir (Bombacaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. **Journal of Arid Environments** 67 (1): 15–35.
- Barrera, A., A. Gómez-Pompa & C. Vázquez-Yañes. 1977. El Manejo de las selvas por los Mayas: Sus implicaciones silvícolas y agrícolas. **Biótica** 2: 57-60.
- Blancas, J., A. Casas, J. Caballero & R. Lira. 2009. Traditional management and morphological patterns of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Economic Botany* 63:375–387.

- Blancas, J., A. Casas, S. Rangel-Landa, A. Moreno-Calles, I. Torres, E. Pérez-Negrón, L. Solís, A. Delgado-Lemus, F. Parra, Y. Arellanes, J. Caballero, L. Cortés & R. Lira. 2010. Plant Management in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. **Economic Botany** 64 (4):287-302.
- Bravo, H. H. 1937. Las cactáceas de México. Ed. Imprenta Universitaria. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 755 pp.
- Bravo, H.H., & L. Scheinvar. 1999. El interesante mundo de las cactáceas. Segunda edición. Fondo de Cultura Económica. México, D.F. 233 pp.
- Bye, R. A. 1993. The role of humans in the diversification of plants in Mexico. In: Rammamoorthy, T. P., R. A. Bye, A. Lot & J. Fa (eds.). Biological diversity of Mexico. Oxford University Press. New York, Oxford. pp. 707-731.
- Cano, D. W. 2003. Análisis de la variabilidad genética de *Prosopis laevigata* (Fabaceae) en la región del Valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, utilizando marcadores moleculares RAPD y caracteres morfométricos. Facultad de Estudios superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 57 pp.
- Carmona, A. & A. Casas. 2005. Management phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central México. **Journal of Arid Environments** 60:115-132.
- Casas, A. 2001. Silvicultura y domesticación de plantas en Mesoamérica. En: B. Rendón, S. Rebollar, J. Caballero & M. A. Martínez, (Eds.). Plantas, cultura y sociedad estudio sobre la relación entre seres humanos y plantas en los albores del siglo XXI. Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa, Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. México. pp. 123-157.
- Casas, A. & J. Caballero. 1996. Traditional management and morphological variation in *Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex A. DC.) Benth. (Leguminosae: Mimosoideae) in the Mixtec region of Guerrero, Mexico. **Economic Botany** 50: 167-181.

- Casas, A. & G. Barbera. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion of cacti. En: Nobel, P. S. (Ed.). *Cacti: Biology and Uses*. Capítulo 9. University of California Press, Los Angeles, California: pp. 143-162.
- Casas A. & F. Parra. 2007. Agrobiodiversidad, parientes silvestres y cultura. **LEISA Revista de Agroecología** 23(2): 5-8.
- Casas, A., J. L. Viveros & J. Caballero. 1994. Etnobotánica mixteca: sociedad, cultura y recursos naturales en la Montaña de Guerrero. Instituto Nacional Indigenista-Consejo Nacional para la Cultura y las Artes, México. 366 pp.
- Casas, A., M. C. Vázquez, J. L. Viveros & J. Caballero. 1996. Plant management among the Nahua and the Mixtec from the Balsas River Basin: and ethnobotanical approach to the study of plant domestication. **Human Ecology** 24: 455-478.
- Casas, A., J. Caballero, C. Mapes & S. Zárate. 1997a. Manejo de la vegetación, domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. **Boletín de la Sociedad Botánica de México** 61: 30-47.
- Casas, A., B. Pickersgill, J. Caballero & A. Valiente-Banuet. 1997b. Ethnobotany and domestication process in the xoconochtlí *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley and la Mixteca Baja, Mexico. **Economic Botany** 51: 279-292.
- Casas, A., J. Caballero, A. Valiente-Banuet, J. A. Soriano & P. Dávila. 1999a. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. **American Journal of Botany** 86 (4): 522-533.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez & P. Dávila. 1999b. Reproductive biology and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in central Mexico. **American Journal of Botany** 86 (4): 534-542.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, J. L. Viveros, J. Caballero, L. Cortés, P. Dávila, R. Lira & I. Rodríguez-Arévalo. 2001. Plant Resources of the Tehuacán-Cuicatlán Valley, México. **Economic Botany** 55(1): 129-166.

- Casas, A., A. Otero-Arnaiz, E. Pérez-Negrón & A. Valiente-Banuet. 2007. *In situ* management and domestication of plants in Mesoamerica. **Annals of Botany** 100: 1101–1115.
- Casas, A., S. Rangel, I. Torres, E. Pérez-Negrón, L. Solís, F. Parra, A. Delgado, J. Blancas, B. Farfán, A. Moreno. 2008. *In situ* management and conservation of plant resources in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico: An ethnobotanical and ecological approach. En: U.P. De Albuquerque & M. Alves-Ramos, (Eds.). Current topics in Ethnobotany. Research Signpost, Kerala, India. pp. 1–25.
- Chávez, B., V. P. Alejos, J. Campos, M. Martínez, H. A. Mendoza, J. Simpson & B. Zúñiga. 1999. Estudio de la variabilidad genética para *Neobuxbaumia tetetzo* en la región del valle de Zapotitlán de las Salinas Puebla. Memorias del I Congreso Latinoamericano y del Caribe de Cactáceas y Otras Plantas Suculentas.
- Colunga-GarcíaMarín, P. 1984. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío Guanajuatense. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. 204 pp.
- Crisci, J. V. & M. F. López-Armengol. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos, Washington, D.C. 132 pp.
- Cruz, M. & A. Casas. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. **Journal of Arid Environments** 51:561–576.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. John Murray, London.
- Dávila, P., S. Arias, R. Lira, J. L. Villaseñor & A. Valiente-Banuet. 2002. Phytogeography of the Columnar Cacti (Pachycereae) in México. In: Valiente-Banuet *et al.* (eds.). Evolution, Ecology, and Conservation of Columnar Cacti and Their Mutualists. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México / Arizona University Press.
- Davis, T. & R. Bye. 1982. Ethnobotany and progressive domestication of Jaltomata (Solanaceae) in Mexico and Central America. **Economic Botany** 36: 225-241.

- Doyle, J.J. and J.L. Doyle. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochem. Bull.* 19:11-15.
- 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.
- García, E. 2004. Modificación al sistema de clasificación climática de Koppen: para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 90 pp.
- Gepts, P. 2004. Crop Domestication as a Long term Selection Experiment In: *Plant Breeding Reviews*, Volume 24, Part 2, Edited by Jules Janick. John Wiley & Sons, Inc. pp. 1-37.
- Gonzalez-Soberanis, C. & A. Casas. 2004. Traditional Management and domestication of tempequistle, *Sideroxylon palmeri* (Sapotaceae) in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central México. ***Journal of Arid Environments*** 59: 245-258.
- Guzmán, U., S. Arias & P. Dávila. 2003. Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 315 pp.
- Harlan, J. R. 1975. *Crops and man*. Madison, Wisconsin. Foundation for modern crop science series. American Society of Agronomy. 295 pp.
- Harlan, J. R. 1992. Origins and processes of domestication. In: G. P. Chapman (ed.). *Grass evolution and domestication*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 159-175.
- Hawkes, J. 1983. *The diversity of crop plants*. Harvard University Press. London.
- Hernández-Xolocotzi, E. 1993. Aspects of plant domestication in Mexico: a personal view. In: Rammamoorthy, T. P., R. A. Bye, A. Lot & J. Fa (eds.). *Biological diversity of Mexico*. Oxford University Press. New York, Oxford. pp. 733-753.

- INEGI, 1987. Carta climática, hoja México 1:1000,000. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. México.
- Lira, R. 1988. Cucurbitaceae de la Península de Yucatán: Taxonomía y etnobotánica. Tesis de Maestría en Ciencias (Ecología y Recursos Bióticos). Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bioticos. Xalapa, Veracruz. 329 pp.
- Lira, R. 1995a. Estudios taxonómicos en el género *Sechium* P. Br. (Cucurbitaceae). Tesis de Doctorado en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 267 pp.
- Lira, R. 1995b. Estudios taxonómicos y ecogeográficos de las cucurbitaceae latinoamericanas de importancia económica: *Cucurbita*, *Sechium*, *Sicana* y *Cyclanthera*. Systematic and ecogeographic studies on crop gene pools. 9. International Plant Genetic Resources Institute/Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Roma. 281 pp.
- Lira, R. 1996. Chayote, *Sechium edule* (Jacq.) Sw. Institute of Plant Genetics and Crop Plant Research/ International Plant Genetic Resources Institute, Roma. 58 pp.
- Lira, R. & A. Casas. 1998. Uso y manejo en *Ibervillea millspaughii* (Cogn.) C. Jeffrey, *Melothria pendula* L. y otras especies silvestres de la familia Cucurbitaceae: Posibles procesos de domesticación incipiente. **Boletín de la Sociedad Botánica de México** 62: 77-89.
- Lynch, M. and B. G. Milligan. 1994. Analysis of population genetic structure with RAPD markers. *Molecular Ecology* 3: 91-99.
- MacNeish, R.S. 1967 A summary of the subsistence. In: Byers, D.S. (ed.). The prehistory of the Tehuacan Valley. Volume one: Environment and subsistence. University of Texas Press. Austin, Texas. pp: 290-231.
- MacNeish, R.S. 1992. The origins of agriculture and settled life. University of Oklahoma Press. Norman and London.

- Metzing D. & R. Kiesling. 2008. The study of cactus evolution: The pre-DNA era. **Haseltonia** 14: 6-28.
- Otero, A., M. de la Cruz & K. Oyama. 1997. El uso de los RAPDs como marcadores moleculares en plantas. **Boletín de la Sociedad Botánica de México** 60: 85-117.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, C. Bartolo, E. Pérez-Negrón, & A. Valiente-Banuet. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central México: reproductive biology. **American Journal of Botany** 90(4): 593-602.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, J. L. Hamrick & J. Cruse-Sanders. 2005a. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico. **Molecular Ecology** 14: 1603–1611.
- Otero-Arnaiz A., A. Casas & J. L. Hamrick. 2005b. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe* an endemic columnar cactus in Central Mexico. **Molecular Ecology** 14: 4313-4322.
- Parra, F., N. Pérez-Nasser, R. Lira, D. Pérez-Salicrup & A. Casas. 2008. Population genetics, and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacan Valley, Mexico. **Journal of Arid Environments** 72: 1997-2010.
- Parra, F., A. Casas A., J. M. Peñaloza-Ramírez, A. C. Cortés-Palomec, V. Rocha-Ramírez & A. González-Rodríguez. 2010. Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, México. **Annals of Botany** 106: 483-496.
- Parra, F., J. J. Blancas & A. Casas. 2012. Landscape management and domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley: Human guided selection and gene flow. **Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine** 8 (32): 1-17
- Pickersgill, B. 2007. Domestication of plants in the Americas: Insights from mendelian and molecular genetics. **Annals of Botany** 100: 925-940.

- Rodríguez-Arévalo, I., A. Casas, R. Lira & J. Campos. 2006. Uso, manejo y procesos de domesticación de *Pachycereus hollianus* (F.A.C. Weber) Buxb. (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Interciencia* 31(9): 677-685.
- Rohlf, F. J. 1997. NTSYSpc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.0. Applied Biostatistics Inc. Exeter Software, New York.
- Rojas-Martínez, A. y A. Valiente-Banuet. 1996. Análisis comparativo de la quiropterofauna del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana* 67:1-23.
- Ruíz-Durán, M. E., 2007. Patrones de diversidad genética y proceso de domesticación de *Polaskia chende* (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán. Tesis de Licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México: 432 pp.
- Rzedowski, J. 1993. Diversity and origins of phanerogamic flora of Mexico. En: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot and A. & J. Fa. (Eds.). *Biological Diversity of Mexico: Origins and distribution*. Oxford University Press. Oxford: pp. 129-144.
- Schwanitz, F. 1939. *The origin of cultivated plants*. Harvard University Press, Cambridge, 175 pp.
- Tinoco, A., A. Casas, R. Luna, & K. Oyama. 2005. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural managed populations in the Tehuacán Valley, Central México. *Genetic Resources and Crop Evolution* 52: 525-538.
- Toledo, V. M., & M. D. J. Ordoñez. 1998. El panorama de la biodiversidad de México: una revisión de los hábitats terrestres. *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. pp. 739-757.

- Valiente-Banuet, A., M.C. Arizmendi, A. Rojas-Martínez & L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationships between columnar cacti and néctar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 12:1-17.
- Valiente-Banuet, A., A. Casas, P. Alcántara, P. Dávila, N. Flores-Hernández, M. C. Arizmendi, J. L. Villaseñor & J. Ortega-Ramírez. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67: 24-74.
- Valiente-Banuet A., L. Solís, P. Dávila, M. C. Arizmendi, P. C. Silva, J. Ortega-Ramírez, C. J. Treviño, S. Rangel-Landa & A. Casas. 2009. Guía de la Vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad-Instituto Nacional de Antropología e Historia-Universidad Autónoma de Tamaulipas-Fundación para la Reserva de la Biosfera de Cuicatlán, A.C. (UNAM-CONABIO-INAH-UAT-FRBTC). México. 207 pp.
- Vargas H., J. Jesús, V.† Basilio Bermejo & F. Thomas Ledig (eds.). 2004. Manejo de Recursos Genéticos Forestales, Segunda Edición. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Estado de México, y Comisión Nacional Forestal. Zapopan, Jalisco.
- Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28: 160-167.
- Welsh, J. & M. McClelland. 1990. Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. *Nucleic Acids Research* 18: 7213-7218.
- Williams, J. G. K., A. R. Kubelick, K. J. Livak, J. A. Rafalski & S. V. Tingey. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research* 18: 6531-6535.
- XLSTAT 2013, marca registrada de Addinsoft SARL.
- Yeh, F.C., R.C. Yang, and T. Boyle. 1999. POPGENE. Microsoft Windows-Based Freeware for Population Genetic Analysis. Release 1.31. University of Alberta, Edmonton.

Zar, Jerrold. H. 1996. Biostatistical analysis. Prentice Hall New Jersey, 663pp.

Zavala-Hurtado, J. A. 1982. Estudios ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán, Puebla. I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de especies. **Biótica** 7: 99-120.

Anexo 1

Listado de caracteres morfológicos cuantitativos y cualitativos incluidos en el análisis fenológico.

Caracteres vegetativos que se consideraron para cada individuo (todos fueron medidos en el campo):

1. Número de ramas basales por individuo (número, un dato por individuo)
2. Número de ramas superiores por individuo (número, un dato por individuo)
3. Largo de la rama más alta (cm, un dato por individuo)
4. Diámetro de la rama más alta (cm, un dato por individuo)
5. Número de costillas (número, un dato por individuo)
6. Ancho de costillas (cm, cinco costillas por individuo)
7. Altura o profundidad de las costillas (cm, cinco costillas por individuo)
8. Distancia entre aréolas (cm, cinco areolas por individuo)
9. Largo de aréolas (cm, cinco areolas por individuo)
10. Ancho de aréolas (cm, cinco areolas por individuo)
11. Número de espinas radiales (número, cinco areolas por individuo)
12. Número de espinas centrales (número, cinco areolas por individuo)
13. Largo de la espina más larga (cm, espinas de cinco areolas)
14. Diámetro de la espina más larga (mm, espinas de cinco areolas)

Caracteres reproductivos asociados a las **flores** que se consideraron para cada individuo (algunos fueron medidos o registrados en el campo y otros en el laboratorio):

15. Largo del ovario (cm, un dato para cada flor disponible)
16. Ancho del ovario (cm, un dato para cada flor disponible)
17. Largo del estilo (cm, un dato para cada flor disponible)
18. Largo del estigma (cm, un dato para cada flor disponible)
19. Número de los lóbulos del estigma (número, un dato para cada flor disponible)
20. Largo de la columnela (mm, un dato para cada flor disponible)
21. Largo de la cámara nectarífera (cm, un dato para cada flor disponible)
22. Ancho de la cámara nectarífera (cm, un dato para cada flor disponible)
23. Largo del pericarpelo (cm, un dato para cada flor disponible)
24. Ancho del pericarpelo (cm, un dato para cada flor disponible)
25. Largo del tubo receptacular (cm, un dato para cada flor disponible)
26. Largo del perianto (cm, un dato para cada flor disponible)
27. Color de los tépalos (según estados de carácter)
28. Largo de los tépalos (cm, un dato para cada flor disponible)
29. Ancho de los tépalos (cm, un dato para cada flor disponible)

Caracteres reproductivos asociados a los **frutos** que se consideraron para cada individuo (algunos fueron medidos o registrados en el campo y otros en el laboratorio):

30. Forma del fruto (según estados de carácter)
31. Peso fresco del fruto (gramos, un dato para cada fruto disponible)
32. Peso seco del fruto (gramos, un dato para cada fruto disponible)
33. Largo total del fruto, con restos florales (cm, un dato para cada fruto disponible)
34. Largo del fruto sin restos florales (cm, un dato para cada fruto disponible)
35. Diámetro del fruto (cm, un dato para cada fruto disponible)
36. Grosor de la cáscara (mm, un dato para cada fruto disponible)
37. Número de aréolas en 1 cm² (número, un dato para cada fruto disponible)
38. Número de aréolas en 2 cm² (número, un dato para cada fruto disponible)
39. Color de la pulpa (según estados de carácter)
40. Peso de la pulpa fresca (gramos, un dato para cada fruto disponible)
41. Peso de la pulpa seca (gramos, un dato para cada fruto disponible)
42. Largo de las semillas (mm, diez semillas por cada fruto disponible)
43. Ancho de las semillas (mm, diez semillas por cada fruto disponible)

Anexo 2

Individuos utilizados para el análisis genético

Poblaciones												
	Manejada 1	Manejada 2	Manejada 3	Silvestre 1 Zapotitlán	Silvestre 2 Zapotitlán	Silvestre 3 Zapotitlán	Silvestre 1 Coxcatlán	Silvestre 2 Coxcatlán	Silvestre 3 Coxcatlán	Silvestre 1 Cuicatlán	Silvestre 2 Cuicatlán	Silvestre 3 Cuicatlán
Individuos analizados	3	1	2	3	1	3	2	4	7	3	2	1
	6	4	4	4	2	5	4	7	8	12	4	3
	7	9	5	6	3	17	6	8	13	17	5	9
	9	10	6	7	4	20	7	10	17	25	6	10
	12	11	7	10	6	25	14	11	21	26	7	13
	13	12	10	11	8	26	17	14	23		8	14
	14	13	14	12	9	28	19	17	24		10	18
	15	17	16	15	10	30	20	18	25		11	19
	16	18	22	16	13		21	20	26		12	22
	18	20	23	17	15		25	21	29		14	25
	19	22	28	27	26		26	22	30		15	
	20	25		30	29		27	24			19	
	22	30					29	29			21	
	23										26	
	26										27	
28												

Anexo 3

Matriz básica de datos morfológicos que incluye promedios poblacionales de los 43 caracteres analizados y enlistados en el anexo 1.

POBLACIÓN	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
PM1	2	3	4.31	14.11	6	3.01	1.9	2.44	1.04	1.05	8	10	5.55	1.44	0.93	0.69	4.39	1.16	13	3.03	1.4	0.55
PM2	1	8	3.58	13.34	6	2.98	1.9	2.4	1.02	1.07	12	9	5.49	1.33	1.16	0.67	4.23	1.11	14	4.18	1.66	0.78
PM3	3	3	4.35	13.9	3	3.37	2.02	2.32	0.87	0.96	10	7	5.72	1.5	1.1	0.53	4.37	0.91	14	3.94	1.69	0.63
PS1ZAP	9	7	4.74	12.25	4	2.62	1.86	2.46	0.96	0.98	5	8	5.69	1.53	1.19	0.73	3.96	1.1	15	3.69	1.42	0.73
PS2ZAP	10	6	4.89	14.18	6	3.21	1.99	2.68	1.09	1.08	11	7	5.42	1.36	1.28	0.69	4.37	1.09	13	3.5	1.6	0.67
PS3ZAP	4	1	4.46	10.95	7	2.67	1.52	2.31	0.85	0.86	9	6	5.91	1.31	99	99	99	99	99	99	99	99
PS1COX	11	2	3.35	8.63	6	2.05	1.69	2.32	0.82	0.83	7	3	5.12	1.33	1.08	0.72	4.29	0.92	13	3.37	1.28	0.65
PS2COX	8	10	3.71	8.73	1	2.06	1.56	2.31	0.9	0.84	4	4	4.44	1.29	1.09	0.74	4.39	1.31	12	2.38	1.69	0.64
PS3COX	11	9	2.75	8.03	1	2.12	2.77	2.8	0.86	0.74	6	5	5.85	1.78	99	99	99	99	99	99	99	99
PS1CUI	7	4	3.53	7.48	1	2.04	1.45	2	0.68	0.72	3	1	4.53	1.03	99	99	99	99	99	99	99	99
PS2CUI	6	5	2.89	7.3	2	1.74	1.37	2.14	0.79	0.77	1	2	4.23	1.14	99	99	99	99	99	99	99	99
PS3CUI	5	2	3.17	7.36	5	1.82	1.4	3	0.92	0.83	2	5	5.39	1.22	1	0.89	4.27	0.98	13	2.21	1.17	0.71

POBLACIÓN	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43
PM1	2.2	2.46	4.09	2.64	2	2.87	0.83	6	108.3	9.75	9.18	7.19	5.58	11.34	2	5	5	17.75	3.94	2.57	2.01
PM2	2.45	2.47	4.43	2.75	2	2.68	0.92	6	91.15	9.55	8.83	7.16	5.82	11.44	2	4	5	12.55	3.34	2.63	1.97
PM3	2.54	2.29	4.06	2.35	2	2.49	0.77	1	112.55	10.42	8.98	7.29	5.62	11.61	2	5	5	21.67	4.78	2.35	2.01
PS1ZAP	2.72	2.53	3.68	2.58	1	2.9	0.66	2	97.26	8	8.64	7.22	5.1	10.65	2	4	5	22.09	2.13	2.58	2.04
PS2ZAP	2.57	2.62	4.09	2.52	1	1.97	1	5	98.57	8.9	8.5	7.22	5.22	11.44	2	5	5	23.82	3.79	2.73	2.13
PS3ZAP	99	99	99	99	99	99	99	4	98.41	10.02	8.05	6.66	5.29	12.89	2	4	3	15.89	4.12	2.76	2.25
PS1COX	2.09	2.38	3.4	2.52	2	2.72	0.82	2	44.43	4.55	7.27	5.41	4.18	10.1	2	5	2	10.3	2.25	2.18	1.86
PS2COX	2.51	2.63	4.8	2.8	2	3.05	0.86	2	43	99	6.28	5.76	4.01	8.95	1	4	99	13.1	3.8	2.72	2.39
PS3COX	99	99	99	99	99	99	99	2	73	99	9.34	7.9	4.42	10.54	3	6	99	99	3	2.8	2.2
PS1CUI	99	99	99	99	99	99	99	2	99	99	6.79	5.73	4.9	9.22	2	6	1	3.2	0.5	2.4	1.9
PS2CUI	99	99	99	99	99	99	99	1	99	99	9.34	6.5	5.82	15	1	4	1	99	99	99	99
PS3CUI	2.49	2.83	3.82	2.44	1	2.59	0.95	3	57.52	5.71	6.54	5.17	4.78	10.46	2	4	4	10.48	2.47	2.57	1.97

CAPÍTULO IV
Discusión general y conclusiones

El Valle de Tehuacán-Cuicatlán es una de las principales áreas de domesticación de plantas en Mesoamérica, por lo que se estima que alrededor de 120 especies de plantas nativas han sido objeto de algún tipo de manejo y a causa de ello, coexisten poblaciones silvestres, manejadas *in situ* y cultivadas de algunas especies, las cuales proveen un excelente material para estudiar los mecanismos de la evolución bajo el proceso de domesticación donde interviene de manera importante la selección artificial (Parra *et al.*, 2010). Una de las formas más adecuadas de acercarse al estudio del proceso de domesticación en poblaciones de plantas, es el estudio de la variabilidad en sus diferentes tipos de poblaciones.

Existe una gran variedad de métodos para medir la variabilidad en poblaciones de plantas, desde las medidas de la morfología, hasta el uso de los marcadores genéticos moleculares. Los diferentes métodos a veces no necesariamente dan resultados concordantes, porque los patrones de la variación para marcadores moleculares generalmente están más influenciados por la deriva génica y el flujo génico, mientras que los caracteres morfológicos, están más influenciados por la selección natural y su expresión fenotípica de acuerdo al ambiente en el cual habitan las poblaciones. Por ello, probablemente la mejor estrategia para estudiar la variabilidad en una especie es utilizar varios métodos a la vez (Vargas *et al.*, 2004). Por esta razón, en este trabajo, se llevaron a cabo un análisis etnobotánico, un análisis morfológico y uno genético con marcadores moleculares RAPDs, para explorar una adecuada aproximación al efecto que ha provocado en las poblaciones de *Lemaireocereus hollianus* el proceso de domesticación, y es a partir de estos estudios que se obtuvieron las siguientes conclusiones:

1) *Lemaireocereus hollianus* es una especie ampliamente distribuida en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán y particularmente en el Valle de Zapotitlán, donde hace al menos 50 años fue intensamente utilizada y actualmente sigue siendo un recurso importante, aunque en menor grado.

2) Tal como se ha documentado para otras especies de cactáceas columnares tales como *Escontria chiotilla*, *Polaskia chende*, *P. chichipe*, *Stenocereus pruinosus* y *S. stellatus* (Arellano & Casas, 2003; Carmona & Casas, 2005; Casas *et al.*, 1997, 1999a, 1999b, Cruz & Casas, 2002; Luna-Morales *et*

al., 2001), en *L. hollianus*, es posible reconocer poblaciones silvestres y poblaciones sometidas a manejo. Sin embargo aunque es una especie ampliamente utilizada y conocida en el Valle de Zapotitlán con los nombres de “baboso”, “cumpes”, “cumpe” o “acompe”, no existen nombres específicos para cada una de las variantes reconocidas, lo cual contrasta con lo que sucede con especies como *S. pruinosus* y *S. stellatus*, en cuyos casos se les asignan nombres tradicionales mixtecos que aluden a las características de sus frutos (Casas *et al.*, 1997; Luna-Morales *et al.*, 2001).

3) En cuanto al manejo, en *L. hollianus* sólo se observa la recolección de frutos y ramas, la tolerancia ocasional de algunos individuos y su consecuente propagación para construir cercas vivas. Sin embargo, los individuos no reciben cuidados especiales y no hay un verdadero cultivo de individuos en huertas. Lo mismo ocurre en con *P. chende* cuyos individuos pueden ser tolerados y propagados durante el desmonte (Cruz & Casas, 2002) y en *S. pruinosus* (Parra *et al.*, 2008) donde solamente se pueden encontrar poblaciones manejadas *in situ* y silvestres.

A diferencia de estas especies, en el caso de *S. stellatus* se conocen tres formas generales de interacción planta-hombre: 1) la recolección de productos útiles en poblaciones silvestres, 2) el manejo de poblaciones silvestres *in situ*, el cual se lleva a cabo durante el desmonte de terrenos para la agricultura y en el cual se dejan en pie y se promueven los individuos con las características más deseables y otros son eliminados y 3) el cultivo, principalmente en huertas, a través de la propagación de partes vegetativas de individuos con características deseables (Casas *et al.*, 1997, 1999a). Lo mismo ocurre con *M. schenkii*, especie de la que se pueden encontrar poblaciones silvestres, toleradas y cultivadas en huertos (Blancas *et al.*, 2009). Por ello, estas dos últimas especies pueden presentar un grado mayor de domesticación que *L. hollianus* y *S. pruinosus*.

4) *Lemaireocereus hollianus* ha sido considerada como una especie productora de frutos de buena calidad, por desarrollar pulpa jugosa de sabor dulce, tal como sucede con *E. chiotilla*, *Myrtillocactus geometrizans*, *M. schenkii*, *Nebouxbaumia mezcalaensis*, *N. tetetzo*, *Pachycereus marginatus*, *P. chichipe* y *S. stellatus* (Casas & Barbera, 2002). Se reconocen 6 diferentes variantes de frutos de *L. hollianus*, de

acuerdo con la coloración de la pulpa (roja, amarilla, anaranjada, blanca, rosa y morada), estas mismas variantes han sido encontradas en *S. pruinosis* y *S. stellatus* (Casas *et al.*, 1997; Luna-Morales *et al.*, 2001), mientras que en *P. chichipe* se conocen frutos con pulpa roja, morada y roja oscura (Carmona & Casas, 2005) y para *E. chiotilla* sólo se conocen frutos con pulpa roja (Arellano & Casas, 2003). Estas variantes locales, responden a la selección diferencial producto del manejo, dado que se asocian con el sabor y generan preferencias de consumo que provocan el fomento, la tolerancia o el franco cultivo de sus poblaciones. En el caso de *L. hollianus*, la gente prefiere la variante roja y consecuentemente es la más abundante, principalmente en las poblaciones manejadas.

5) Como sucede con *E. chiotilla*, *M. geometrizzans*, *M. schenkii*, *P. marginatus*, *P. chichipe* y *S. stellatus* (Casas & Barbera, 2002), los tallos de *L. hollianus* son utilizados para la construcción de cercas vivas, en cuyo caso, se utilizan principalmente tallos de plantas productoras de frutos rojos (Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006). La madera de las plantas también es utilizada con fines de construcción.

6) Se encontraron diferencias morfológicas que permiten separar a los individuos de las poblaciones manejadas, respecto a los individuos de las poblaciones silvestres. Además, a pesar de la separación de las poblaciones manejadas y silvestres, las poblaciones silvestres más cercanamente relacionadas con las poblaciones manejadas son las ubicadas en Zapotitlán, único sitio en el que se sigue presentando el manejo de la especie.

Por otra parte, cabe destacar que los caracteres morfológicos analizados que resultaron más importantes en la definición de las agrupaciones y que permitieron separar claramente a las poblaciones manejadas de las silvestres fueron en gran medida caracteres relacionados con las estructuras blanco de selección artificial, tal es el caso de el diámetro de la rama más alta, el ancho de las costillas y la distancia entre las areolas del tallo, éstas características se pueden relacionar fácilmente con la utilidad de las ramas de la especie y su madera para la construcción de viviendas y cercas vivas. Las características relacionadas con las flores tales como largo del estilo, del estigma, del tubo receptacular, del perianto y de los tépalos, además del ancho del pericarpelo y el color de los tépalos, pueden estar de alguna manera

relacionadas con las características del fruto al que van a dar origen y ésta estructura es el principal blanco de selección artificial, por ello, es también importante que en la lista de caracteres morfológicos que ayudaron a la separación de las poblaciones silvestres y manejadas se encuentren el peso seco y fresco del fruto, el color de la pulpa y el ancho de las semillas.

7) Respecto a la diversidad genética de las poblaciones estudiadas, se puede decir que la especie *L. hollianus*, cumple con lo esperado de acuerdo a las consideraciones teóricas presentadas durante el desarrollo de este trabajo ya que se observa una mayor diversidad genética en las poblaciones silvestres que en las poblaciones manejadas, de manera que se puede decir que la manipulación de las poblaciones en las que se seleccionan características deseables de las estructuras que se utilizan, ha provocado en *L. hollianus* una ligera disminución en la diversidad genética de las poblaciones que se manejan.

Con respecto a los valores de diversidad genética, los obtenidos en este estudio son los más bajos dentro del grupo de cactáceas columnares que han sido estudiadas a este nivel.

8) Finalmente, con respecto a los valores de la estructura genética de la población se puede decir que la mayor variación fue encontrada dentro de las poblaciones analizadas, este resultado es, en lo general, similar a lo encontrado para *S. pruinosus* (Parra *et al.*, 2010) donde la variación entre las poblaciones no existe y dentro de las poblaciones es del 90.58%. Los valores de diferenciación genética en *L. hollianus* son bajos y el flujo génico es relativamente alto. El valor de flujo génico total para la especie fue de 5.065, nuevamente similar al valor encontrado con anterioridad para *S. pruinosus* (Parra *et al.*, 2010).

De acuerdo con el análisis de las distancias geográficas y genéticas, el resultado en el caso de *L. hollianus* ($r^2 = 0.327$ y $p < 0.05$) es muy parecido al que se observó en *P. chichipe* ($r^2 = 0.314$ y $p < 0.009$). Para ambas especies el flujo génico está restringido por la distancia geográfica y por ende existe un patrón de aislamiento por distancia entre las poblaciones bajo estudio.

En términos generales se concluye que al retomar las hipótesis de trabajo de este estudio, se puede afirmar que las poblaciones de la especie *L. hollianus* se encuentran en una etapa incipiente del proceso de domesticación y la manipulación humana ha provocado cambios genéticos y, consecuentemente, morfológicos en sus poblaciones manejadas, debidos a la selección sistemática de fenotipos ventajosos para las poblaciones humanas que los aprovechan. Como una especie endémica del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, *L. hollianus* es muy importante desde el punto de vista biológico y, por su relación con las comunidades humanas, tienen además una importancia histórica cuyo estudio puede ayudar a entender los procesos de domesticación actuales y los que en el pasado, condujeron al desarrollo de la agricultura (Rodríguez-Arévalo *et al.*, 2006).

Literatura citada

- Arellano, E. & A. Casas. 2003. Morphological variation and domestication of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) under silvicultural management in the Tehuacán Valley, Central México. **Genetic Resources and Crop Evolution** 50:439-453.
- Blancas, J., A. Casas, J. Caballero & R. Lira. 2009. Traditional management and morphological patterns of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. **Economic Botany** 63:375–387.
- Carmona, A. & A. Casas. 2005. Management phenotypic patterns and domestication of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central México. **Journal of Arid Environments** 60:115-132.
- Casas, A. & G. Barbera. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion of cacti. En: Nobel, P. S. (Ed.). *Cacti: Biology and Uses*. Capítulo 9. University of California Press, Los Angeles, California: pp. 143-162.
- Casas, A., B. Pickersgill, J. Caballero & A. Valiente-Banuet. 1997. Ethnobotany and domestication process in the xoconochtli *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley and la Mixteca Baja, Mexico. **Economic Botany** 51: 279-292.
- Casas, A., J. Caballero, A. Valiente-Banuet; J. A. Soriano & P. Dávila. 1999a. Morphological variation and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in Central Mexico. **American Journal of Botany** 86 (4): 522-533.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez & P. Dávila. 1999b. Reproductive biology and the process of domestication of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in central Mexico. **American Journal of Botany** 86 (4): 534-542.
- Cruz, M. & A. Casas. 2002. Morphological variation and reproductive biology of *Polaskia chende* (Cactaceae) under domestication in Central Mexico. **Journal of Arid Environments** 51:561–576.

- Luna-Morales C., Aguirre R. & C. Peña. 2001. Cultivares tradicionales mixtecos de *Stenocereus pruinosus* y *Stenocereus stellatus* (Cactaceae). **Anales Inst. Biol.**, Serie Botánica 72: 131-155.
- Parra, F., N. Pérez-Nasser, R. Lira, D. Pérez-Salicrup & A. Casas. 2008. Population genetics, and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacan Valley, Mexico. **Journal of Arid Environments** 72: 1997-2010.
- Parra, F., A. Casas A., J.M. Peñaloza-Ramírez, A.C. Cortés-Palomec, V. Rocha-Ramírez & A. González-Rodríguez . 2010. Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, México. **Annals of Botany** 106: 483-496.
- Rodríguez-Arévalo, I., A. Casas, R. Lira & J. Campos. 2006. Uso, manejo y procesos de domesticación de *Pachycereus hollianus* (F.A.C. Weber) Buxb. (Cactaceae) en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. **Interciencia** 31(9): 677-685.
- Vargas H., J. Jesús, Basilio Bermejo V.† y F. Thomas Ledig (eds.). 2004. Manejo de Recursos Genéticos Forestales, Segunda Edición. Colegio de Postgraduados, Montecillo, Edo. de México, y Comisión Nacional Forestal, Zapopan, Jalisco.