

PATRONES DE GERMINACIÓN ASOCIADO A LA DOMESTICACIÓN Y A LA HISTORIA NATURAL DE CACTÁCEAS COLUMNARES DEL VALLE DE TEHUACÁN-CUICATLÁN, MÉXICO

SUSANA GUILLÉN¹, ALEJANDRO CASAS^{2,*} & JUANA RODRÍGUEZ-MORALES²

¹ Centro de Investigaciones en Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Tlaxcala - Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

² Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México (IIES, UNAM). *E-mail: acasas@cieco.unam.mx.

Recibido en Mayo de 2015. Aceptado en Junio de 2015. Publicado en Julio de 2015.

RESUMEN – Las plantas domesticadas se diferencian de sus parientes silvestres en aspectos como la latencia de las semillas, velocidad de germinación y vigor de las plántulas. Se analizan diferencias en el patrón germinativo y características de plántulas silvestres y cultivadas en ambientes silvestres (xéricos) y antropogénicos (mésicos) de cactáceas columnares en un gradiente de intensidad de manejo. Se hipotetizó que las diferencias serían más pronunciadas en especies más intensamente manejadas. Se estudiaron poblaciones silvestres y cultivadas de *S. pruinosus*, *S. stellatus*, *P. chiotilla*, *M. schenckii*, *P. chende* y *E. chiotilla*, especies bajo mayor a menor intensidad de manejo. Se analizó el efecto de la humedad sobre la velocidad y porcentaje de germinación en tratamientos de potencial hídrico: 0.0, -0.2, -0.4, -0.6, -0.8, y -1.0 MPa. El efecto del manejo y potencial hídrico se evaluó mediante Análisis de Devianza. En todas las especies el efecto de *Potencial Hídrico* al inicio de la germinación fue significativo, retardándose conforme el potencial hídrico decrecía. En todas las especies hubo diferencias significativas entre tipos de manejo y la interacción *Manejo * Potencial Hídrico*. Las interacción *Tiempo * Manejo* fue significativa en todas las especies excepto en *P. chende*. En casi todas las semillas de las poblaciones cultivadas tuvieron la mayor tasa de germinación respecto a las silvestres en el tratamiento control. Las diferencias en germinación de semillas silvestres y manejadas en diferentes condiciones ambientales podrían explicar las divergencias morfo-fisiológicas y genéticas encontradas en estudios previos.

PALABRAS CLAVE: *cactáceas columnares, domesticación, establecimiento, germinación, Valle de Tehuacán.*

PATTERNS OF SEED GERMINATION ASSOCIATED TO DOMESTICATION AND NATURAL HISTORY OF COLUMNAR CACTI OF THE TEHUACÁN-CUICATLÁN VALLEY, MEXICO

ABSTRACT – Domesticated plants differ from their wild relatives in aspects such as seed dormancy and germination capacity, and seedling vigour. This study analysed the differences in the germination patterns and characteristics of seedlings from wild and cultivated populations in xeric and mesic environments characterizing the wild and anthropogenic environments, respectively. We hypothesized that differences between wild and managed populations would be stronger in those species more intensely managed. We studied wild two cultivated populations of *S. pruinosus*, *S. stellatus*, *P. chiotilla*, *M. schenckii*, *P. chende* and *E. chiotilla*, species under higher to lower management intensity, respectively. We analysed the effect of humidity on germination velocity and percentage in the following treatments of hydric potential: 0.0, -0.2, -0.4, -0.6, -0.8, and -1.0 MPa. The effect of the management and hydric potential on germination was evaluated through a Deviance Analysis. In all species studied, the effect of *Hydric Potential* treatments at germination starting were highly significant, delaying as long as the hydric potential decreased. In all species there were significant differences among management types at germination starting and in the interaction *Management * Hydric potential*. The differences found in seed germination between wild and managed populations in different environmental conditions might be one of the factors explaining the morpho-physiological and genetic divergence documented by previous studies in these species.

KEYWORDS: *columnar cacti, domestication, establishment, germination, Tehuacán Valley.*

PADRÕES DE GERMINAÇÃO ASSOCIADOS À DOMESTICAÇÃO E À HISTÓRIA NATURAL DE CACTÁCEAS COLUNARES DO VALE DE TEHUACÁN-CUICATLÁN, MÉXICO

RESUMO – As plantas domesticadas se diferenciam de seus parentes silvestres em aspectos como a dormência de sementes, velocidade de germinação e vigor das plântulas. Foram analisadas as diferenças no padrão germinativo e nas características de plântulas silvestres e cultivadas em ambientes silvestres (xéricos) e antropogênicos (mésicos) de cactáceas colunares em gradiente de intensidade de manejo. Foi testada a hipótese de que as diferenças seriam mais pronunciadas em espécies mais intensamente manejadas. Foram estudadas populações silvestres e manejadas de *S. pruinosus*, *S. stellatus*, *P. chiotilla*, *M. schenckii*, *P. chende* e *E. chiotilla*, espécies em intensidades de manejo decrescente. Foi analisado o efeito da umidade sobre a velocidade e porcentagem de germinação em tratamentos de potenciais hídricos: 0,0; -0,2; -0,4; -0,6; -0,8 e -1,0 MPa. O efeito do manejo e do potencial hídrico foi avaliado utilizando-se a análise de variância. O efeito do *Potencial Hídrico* no início da germinação foi significativo em todas as espécies, sendo observado um atraso na germinação conforme o potencial hídrico decrescia. Em todas as espécies foram observadas diferenças significativas entre tipos de manejo, além da interação entre *Manejo * Potencial Hídrico*. A interação *Tempo * Manejo* foi significativa em todas as espécies, exceto em *P. chende*. Em quase todas as populações cultivadas foi observada uma maior taxa de germinação quando comparadas com as sementes das respectivas populações silvestres no tratamento controle. As diferenças na germinação de sementes silvestres e manejadas em diferentes condições ambientais poderiam explicar a divergência morfofisiológica e genéticas encontradas em estudos prévios.

PALAVRAS-CHAVE: *cactáceas colunares, domesticação, estabelecimento, germinação, Vale de Tehuacán.*

INTRODUCCIÓN

La domesticación es un proceso evolutivo dirigido por los seres humanos. La principal fuerza directriz de la domesticación es la selección artificial en la que se favorece la sobrevivencia y reproducción de fenotipos convenientes y se desfavorecen o eliminan a los no convenientes (Darwin, 1859; Harlan, 1992). Los organismos domesticados se diferencian significativamente de sus parientes silvestres en diversos aspectos morfo-fisiológicos, reproductivos y genéticos en conjunto denominados "síndrome de domesticación" (Hawkes, 1983; Harlan, 1992; Casas *et al.*, 2007). En plantas, el síndrome de domesticación incluye: mayor tamaño y diversidad morfológica de las partes útiles y cambios fisiológicos como pérdida de latencia en las semillas, mayor velocidad y sincronía de la germinación; así como mayor vigor de las plántulas, entre otras características (Hawkes, 1983; Harlan, 1992; Evans, 1993). Algunos de estos cambios involucran la pérdida de adaptaciones para sobrevivir y reproducirse en ambientes silvestres y el desarrollo de adaptaciones que les permiten tener mejor desempeño en los ambientes creados por los humanos (Hawkes, 1983; Harlan, 1992; Frary y Doğanlar, 2003; Pujol Guillén *et al.*, 2015).

La domesticación es un proceso continuo. En sus niveles más avanzados las plantas alcanzan una total dependencia del hombre para sobrevivir y reproducirse (Harlan, 1992); sin embargo, aún en los niveles avanzados, la domesticación puede seguir operando generando nuevas variedades de acuerdo a variaciones ambientales, culturales, espaciales y temporales a las que las plantas pueden estar sometidas. En las áreas donde coexisten plantas domesticadas y sus parientes silvestres y la domesticación es un proceso dinámico debido a las interacciones reproductivas entre éstas. Pueden encontrarse plantas con diferentes grados de domesticación, los cuales parecen relacionarse con los grados de intensidad con los que opera la selección artificial o a la antigüedad con la que este proceso se ha llevado a cabo (Harlan, 1992; Gepts, 2004; Casas *et al.*, 2007; Lins-Neto *et al.*, 2014). Un sitio de particular interés para estudios de domesticación es el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, ubicado al sur de México, debido a que es uno de los centros de diversidad de cactáceas columnares más importantes de América (Arias *et al.*, 1997) y además es un área muy diversa culturalmente, con una historia de ocupación humana de más de 10,000 años (MacNeish, 1967). En la actualidad el Valle de Tehuacán-Cuicatlán está habitado por siete grupos étnicos indígenas que conservan prácticas tradicionales de manejo de las plantas (Casas *et al.*, 2001). En esta área se han registrado algunos de los restos más antiguos de la agricultura y domesticación de plantas del Continente Americano (MacNeish, 1967; 1992). Los estudios arqueológicos del Valle de Tehuacán (MacNeish, 1967) y de Guilá Naquitz, Oaxaca (Flannery, 1986) indican que desde la prehistoria los pueblos han usado diversas especies vegetales, destacando las cactáceas columnares, que se encuentran entre los elementos vegetales más importantes. Esto se debe a que en esta zona las

cactáceas columnares son abundantes y diversas, además de que la mayor parte de las especies producen frutos comestibles (Casas y Barbera, 2002).

En el Valle de Tehuacán Casas *et al.* (1999a, 2007) documentaron tres tipos de manejo en diferentes especies de cactáceas columnares: (1) recolección de frutos y otros recursos útiles de las poblaciones silvestres, esta actividad puede involucrar organización y regulaciones comunitarias y estrategias de cosecha; (2) *in situ* o manejo silvícola en sistemas agroforestales, donde al deforestar áreas silvestres para abrir campos de cultivo los campesinos dejan en pie o toleran a individuos con características convenientes en sus frutos como tamaño, color, sabor, cantidad de espinas, entre otras; (3) cultivo en huertos o solares, donde las cactáceas son propagadas vegetativamente o por semillas, este tipo de manejo implica selección artificial de acuerdo a las características de las plantas madre. Los tres tipos de manejo de cactáceas columnares tienen diferente intensidad de manejo, siendo las poblaciones cultivadas donde opera más intensamente la selección artificial.

Diversos estudios realizados con diferentes especies de cactáceas columnares han demostrado que el manejo *in situ* y el cultivo *ex situ* han determinado divergencias morfo-fisiológicas y genéticas significativas con respecto a las poblaciones silvestres y que el grado de diferenciación entre las poblaciones está asociado a la intensidad con la que la selección artificial está operando (Casas *et al.*, 2007). Las características de manejo favorecen la abundancia de fenotipos que producen frutos con mejores atributos desde el punto de vista humano, siendo más abundantes en las poblaciones manejadas *in situ* con respecto a las silvestres y más aún en las poblaciones cultivadas, en donde se encuentran fenotipos que están ausentes en las poblaciones silvestres (Casas *et al.*, 1999a). El grado de diferenciación entre poblaciones silvestres y manejadas también podría ser afectado debido a barreras al flujo génico; sin embargo, estudios de biología reproductiva en varias cactáceas columnares no encontraron barreras temporales o espaciales para el flujo de polen entre poblaciones silvestres y domesticadas (Casas *et al.*, 1999b; Cruz y Casas 2002; Oaxaca-Villa *et al.*, 2006; Ortiz *et al.*, 2010), por lo que Casas *et al.* (1999b) sugirieron que las divergencias podrían ser causadas por diferencias en el patrón germinativo y de establecimiento de plántulas silvestres y cultivadas en ambientes silvestres (xéricos) y antropogénicos (mésicos). Esta hipótesis surge de la observación de que, por un lado, existen diferencias en estos ambientes en cuanto a humedad, sombra y cantidad de materia orgánica y, por otro lado, también puede deberse a las adaptaciones progresivas de los individuos domesticados a ambientes antropogénicos (Guillén *et al.*, 2015). De esta manera, nuestros estudios hipotetizaron que las semillas y plántulas provenientes de poblaciones cultivadas germinaran y se establecieran exitosamente en ambientes antropogénicos pero no en los silvestres, debido a su susceptibilidad a la sequía. De acuerdo con esta hipótesis, realizamos estudios previos de jardín común (Guillén *et al.*, 2009; 2011; Rodríguez-Morales *et al.*, 2013) en los que comparamos el desempeño germinativo de

semillas silvestres y domesticadas bajo distintas condiciones de humedad. Asimismo, registramos diferencias en la susceptibilidad a la sequía asociadas a la intensidad de manejo y a la historia natural de las especies evaluadas.

En este estudio presentamos un panorama integral de los resultados de germinación de las cactáceas columnares *Stenocereus pruinosus* (Otto ex Pfeiff.) Buxb., *Stenocereus stellatus* (Pfeiff.) Riccob., *Polaskia chichipe* (Rol.-Goss.) Backeb., *Myrtillocactus schenckii* (J.A. Purpus) Britton & Rose, *Escontria chiotilla* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) Rose y *Polaskia chende* (Rol.-Goss.) A.C. Gibson & K.E. Horak, especies ubicadas en un gradiente de mayor a menor de intensidad de manejo. En éste, *S. pruinosus* es la especie más intensamente manejada, con cultivo intensivos y *E. chiotilla* y *P. chende* las menos intensamente manejadas, pues estas últimas especies no se cultivan ya que en ellas la reproducción vegetativa es difícil, y el crecimiento de sus plántulas y plantas juveniles es sumamente lento; sin embargo, son manejadas *in situ* en sistemas agroforestales. Finalmente discutimos el efecto de la selección artificial en la diferenciación morfológica y genética entre poblaciones silvestres y manejadas (*in situ* y cultivadas).

MATERIAL Y MÉTODOS

Área de estudio

Se estudiaron dos poblaciones silvestres y dos cultivadas (manejadas *in situ* en las dos especies que no tienen poblaciones cultivadas) de *S. pruinosus*, *S. stellatus*, *P. chiotilla*, *M. schenckii*, *P. chende* y *E. chiotilla* en San Luis Atolotitlán, Caltepec, Xochiltepec y Los Reyes Metzontla pertenecientes al municipio de Caltepec, y en San Rafael Coxcatlán. El clima de la zona que comprende dichas comunidades es árido y semiárido con temperatura y precipitación media anual de 18°C y 655 mm de lluvia según la estación climatológica de Caltepec (García, 1988). Frutos de *S. pruinosus*, *S. stellatus* y *E. chiotilla* de poblaciones silvestres, cultivadas y manejadas *in situ* fueron también colectados en el municipio de Coxcatlán, con temperatura y precipitación media anual de 24°C y 441 mm de lluvia (Casas *et al.*, 1999a). Ambos municipios en los que se hicieron las colectas pertenecen al estado de Puebla y a su vez están dentro del Valle de Tehuacán que se localiza al sureste del estado de Puebla y el noroeste del estado de Oaxaca (**Figura 1**). Estas especies forman parte de bosques tropicales deciduos y matorrales xerófilos frecuentemente como componentes dominantes de la vegetación y determinando asociaciones vegetales específicas (Valiente-Banuet *et al.*, 2000). *Stenocereus pruinosus*, *S. stellatus* y *E. chiotilla* forman parte de los bosques tropicales secos y están distribuidos principalmente en zonas aluviales, y junto con *Pachycereus hollianus* (F.A.C. Weber) Buxb. y *Pachycereus weberi* (J.M. Coult.) Backeb. son las especies dominantes (Casas *et al.*, 1999a). *Polaskia chende* y *P. chichipe* son componentes dominantes de asociaciones vegetales del matorral xerófilo por lo que a este tipo de vegetación se le ha denominado como “chichipera” y se encuentran sobre suelos de origen volcánico (Valiente-Banuet *et al.*, 2000). *Myrtillocactus schenckii* es

el elemento dominante de asociaciones vegetales llamadas “garambullales” (Blancas, 2009) y también establecidos en suelos de origen volcánico.

Colecta de frutos

Entre los meses de abril y mayo del 2009 se colectaron frutos maduros de 10 individuos seleccionados al azar en los diferentes tipos de población de cada especie. Para cada tipo de población los frutos fueron seleccionados de acuerdo a su masa, esto previo al establecimiento de un intervalo de peso basado en trabajos morfométricos previos realizados con las diferentes especies de estudio en los que se reporta la masa promedio de los frutos de poblaciones silvestres, cultivadas o manejadas *in situ* (Cruz y Casas, 2002; Arellano y Casas, 2003; Otero-Araniz *et al.*, 2003a; Blancas, 2009). Se separaron las semillas de los frutos y se almacenaron individualmente a temperatura ambiente ($20 \pm 2^\circ\text{C}$) en bolsas de papel hasta su utilización. Previo a los experimentos de germinación se hizo una mezcla de semillas de los diferentes frutos colectados para cada tipo de población de la que se seleccionaron lotes de 100 semillas y se pesaron.

Evaluación de porcentaje y velocidad de germinación de semillas

Se analizó el efecto de la humedad sobre la velocidad y porcentaje de germinación bajo diferentes tratamientos de potencial hídrico en cámaras de germinación (Environmental Growth Chambers). Los diferentes tratamientos de potencial hídrico se establecieron por medio de soluciones de Polietilenglicol (PEG 8000, Sigma) medido en megapascales (MPa). Las concentraciones de PEG 8000 fueron determinadas utilizando el programa Solute Potential and Molar-Molal-g Solute/g Water Interconversion (SPMM por sus siglas en inglés, Michael y Radcliffe, 1985). Utilizamos la siguientes concentraciones: 1) 0.0 (control, con agua destilada); 2) -0.2 MPa [0.021 M]; 3) -0.4 MPa [0.028 M]; 4) -0.6 MPa [0.033 M]; 5) -0.8 MPa [0.037 M]; y -1.0 MPa [0.041 M]. En cajas de Petri (100 x 15 mm) se vertieron 20 ml de solución con PEG y se colocaron 25 semillas sobre una gasa de tela con la finalidad de evitar que se sumergieran en la solución. Las cajas de Petri fueron selladas e incubadas en una cámara de germinación que se mantuvo a una temperatura constante de 25°C y un fotoperiodo neutro de 12 hr luz. Cada tratamiento estuvo compuesto por cuatro réplicas.

Antes de realizar el experimento, las semillas fueron desinfectadas, al ser sumergidas por 15 minutos en una solución de $\text{Na}(\text{ClO})_2$ al 70%. Las semillas se consideraban germinadas cuando se observaba la radícula. Cada 24 horas se evaluó la germinación y fue registrada por 40 días.

Análisis estadístico en la evaluación de la germinación

La germinación máxima fue definida como el porcentaje acumulativo de germinación después de 40 días a partir de la fecha en que las semillas fueron sembradas. El efecto del tipo de manejo y del potencial hídrico sobre la tasa de germinación (porcentaje de germinación por día) se evaluó por medio de un Análisis de

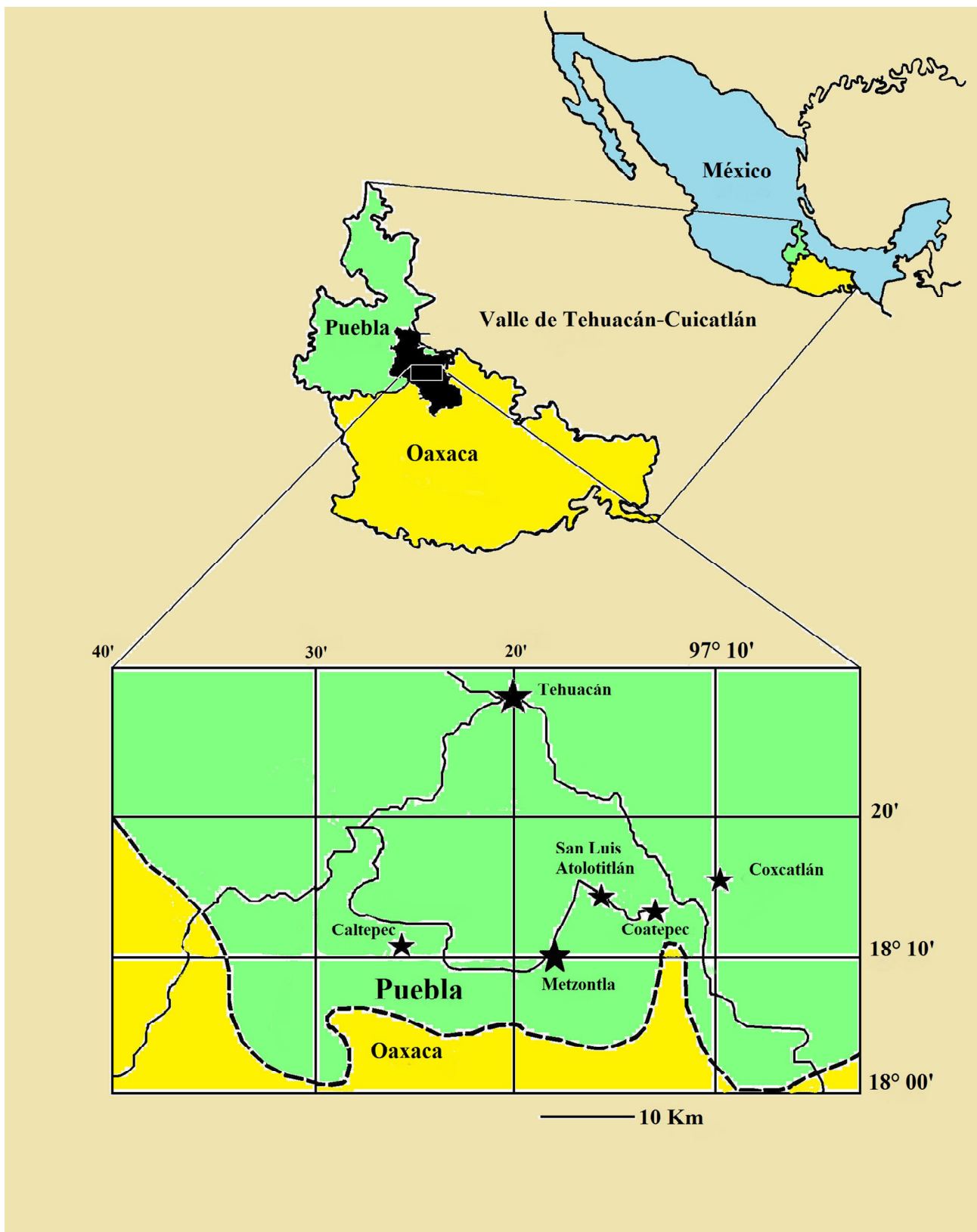


FIGURA 1. Área de estudio. Localización de los municipios donde se colectaron frutos de diferentes especies de cactáceas columnares distribuidas en la Reserva de la Biósfera del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México.

Devianza basado en un Modelo Lineal General (GLM, Crawley, 1993). En los modelos, la proporción acumulativa de semillas germinadas fue la variable dependiente, el tiempo (días a partir de la fecha en que las semillas fueron sembradas) fue la variable continua independiente, y el potencial hídrico (factor con 6 niveles) y el tipo de manejo (factor con 2 niveles) fueron las variables categóricas independientes. Utilizamos el error de tipo binomial y los datos se ajustaron a una función de tipo logística como se indica para variables dependientes proporcionales; en este tipo de error la devianza (equivalente a la varianza en los modelos con error de tipo normal) explicada por las variables independientes puede ser considerada como una aproximación al valor de X^2 (Crawley, 1993). La proporción acumulativa de semillas que germinaron (y) después de t días fue dada por el siguiente modelo:

$$y = e^{[(a+(b \cdot t)-(c \cdot t^2))]} / 1 + e^{[(a+(b \cdot t)-(c \cdot t^2))]}$$

Donde a es la ordenada al origen que indica el inicio de la germinación, b es la tasa de germinación inicial, c indica el incremento de la tasa de germinación (en este caso c adquiere valores negativos) o el decremento (en este caso c adquiere valores positivos) a través del tiempo. El efecto de los tratamientos de manejo y potencial hídrico sobre la tasa de germinación fue evaluada por la devianza explicada por la interacción de cada factor o ambos con el tiempo lineal o el cuadrático (t^2). Los análisis fueron realizados con el programa estadístico GLIM versión 3.77 (Royal Statistical Society, 1985).

RESULTADOS

Peso de los frutos y semillas

Los frutos y semillas de las poblaciones cultivadas y manejadas *in situ* de todas las especies, tuvieron un peso mayor respecto a los frutos y semillas de las poblaciones silvestres (Tabla 1).

TABLA 1. Peso (g) \pm S. D. de frutos y muestras de 100 semillas de poblaciones silvestres ($n = 6$), bajo manejo silvícola *in situ* y cultivadas de especies de cactáceas columnares estudiadas en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. ANOVA de una vía.

Especie	FRUTO (g)			SEMILLAS (g)		
	Silvestre	Cultivado		Silvestre	Cultivado	
<i>S. pruinosus</i>	61.30 \pm 11.90	135.36 \pm 13.30	$F_{(1,158)} = 1372.825^{***}$	0.1906 \pm 0.0043	0.2410 \pm 0.0263	$F_{(1,10)} = 21.353^{***}$
<i>S. stellatus</i>	37.02 \pm 1.12	54.62 \pm 1.55	$F_{(1,174)} = 77.206^{***}$	0.1530 \pm 0.0050	0.1900 \pm 0.0170	$F_{(1,58)} = 4.250^{**}$
<i>P. chichipe</i>	4.83 \pm 0.97	7.80 \pm 0.81	$F_{(1,158)} = 433.563^{***}$	0.0663 \pm 0.0053	0.0760 \pm 0.0017	$F_{(1,10)} = 17.339^{**}$
<i>M. schenckii</i>	1.00 \pm 0.01	1.14 \pm 0.21	$F_{(1,158)} = 22.281^{***}$	0.0408 \pm 0.0034	0.0541 \pm 0.0036	$F_{(1,10)} = 43.127^{***}$
	Silvestre	Silvícola		Silvestre	Silvícola	
<i>E. chiotilla</i>	7.14 \pm 1.35	14.34 \pm 2.72	$F_{(1,158)} = 448.221^{***}$	0.1490 \pm 0.0188	0.1971 \pm 0.0103	$F_{(1,10)} = 29.964^{***}$
<i>P. chende</i>	16.07 \pm 3.48	19.19 \pm 3.34	$F_{(1,158)} = 33.421^{***}$	0.0474 \pm 0.0004	0.0477 \pm 0.0009	$F_{(1,10)} = 0.381$ N.S

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

Tasa de germinación dentro de cada especie

En todas las especies se registró germinación dentro del gradiente de potencial hídrico que va de 0.0 a -0.8 MPa, *P. chende* fue la única especie que germinó en el tratamiento de menor potencial hídrico que se probó en este estudio (-1.0 MPa). Los modelos logísticos ajustados en todos los casos fueron significativos y explicaron más del 94% de la variación total del desempeño germinativo de las semillas a través del tiempo (Tabla 2). El tiempo explicó un alto porcentaje de la variación total en todas las especies (26% en *S. pruinosus*, 15.1% en *S. stellatus*, 45.2% en *P. chichipe*, 38.2 en *M. schenckii*, 45% en *E. chiotilla* y 56.5% en *P. chende*; Tabla 2). En todos los casos el tiempo cuadrático (Tiempo²) fue significativo, indicando que la tasa de germinación declinó conforme el tiempo fue avanzando. En todas las especies el efecto de los tratamientos de Potencial Hídrico en el inicio de la germinación fue altamente significativo, siendo *S. stellatus* en la especie en la que se explica el más alto porcentaje (66%) de la variación total (61% en *S. pruinosus*, 21% en *P. chichipe* y *P. chende*, 38% en *M. schenckii*, y 26.5% en *E. chiotilla*; Tabla 2). En general en todas las especies el inicio de

la germinación se retardó conforme el potencial hídrico decrecía y en todas las especies también hubo diferencias significativas entre los tipos de manejo al inicio de la germinación, así mismo la interacción Manejo * Potencial Hídrico fue significativa en todas las especies (Tabla 2).

Casi en todas las especies estudiadas las interacción Tiempo * Potencial hídrico fue significativa, y por otro lado la interacción Tiempo² * Potencial Hídrico sólo fue significativa en *P. chichipe* y en *P. chende* (Tabla 2) indicando que las pendientes y los puntos de inflexión de las curvas de la tasa de germinación variaron significativamente entre los diferentes tratamientos de potencial hídrico. En *S. pruinosus* y *S. stellatus* la tasa de germinación máxima fue alcanzada en el tratamiento control y las pendientes de germinación en esta especie decrecieron al disminuir el potencial hídrico (Figuras 2 y 3). En *P. chichipe*, *M. schenckii* y *E. chiotilla* tasa de germinación aumentó tanto en las semillas de poblaciones silvestres como manejadas en el tratamiento de -0.2 MPa y en general fue decreciendo al disminuir el potencial hídrico y en todos los casos cae drásticamente en el tratamiento de -0.8 MPa (Figuras 4-7). En *P. chende* se

TABLE 2. Análisis de devianza de la tasa de germinación en relación con el manejo, el potencial hídrico y el tiempo en cactáceas columnares bajo distintas intensidades de manejo (ordenadas de mayor a menor intensidad de manejo).

	Factor	Devianza ($\sim x^2$)	g.l	r²	P
<i>Stenocereus pruinosus</i>	Manejo	46.29	1	0.00774	<0.001
	Potencial Hídrico	3684.00	4	0.61607	<0.001
	Manejo* Potencial Hídrico	113.19	4	0.01892	<0.001
	Tiempo	1558.00	1	0.26054	<0.001
	Tiempo ²	373.10	1	0.06239	<0.001
	Tiempo*Manejo	15.40	1	0.00257	<0.001
	Tiempo * Potencial Hídrico	69.69	4	0.01165	<0.001
	Modelo	5859.67	16	0.97991	
	Residual	119.53	383	0.01998	
<i>Total</i>	5979.80	399			
<i>Stenocereus stellatus</i>	Manejo	236.31	1	0.095	<0.001
	Potencial Hídrico	1639.00	4	0.661	<0.001
	Manejo* Potencial Hídrico	20.91	4	0.008	<0.001
	Tiempo	376.70	1	0.151	<0.001
	Tiempo ²	118.24	1	0.047	<0.001
	Tiempo*Manejo	8.60	1	0.003	<0.01
	Modelo	2399.76	12	0.968	
	Residual	79.06	387	0.031	
	<i>Total</i>	2478.82	399		
<i>Polaskia chichipe</i>	Manejo	286.10	1	0.06443	0.001
	Potencial Hídrico	943.70	4	0.21252	<0.001
	Manejo* Potencial Hídrico	343.50	4	0.07735	<0.001
	Tiempo	2008.00	1	0.45221	<0.001
	Tiempo ²	389.90	1	0.08780	<0.001
	Tiempo*Manejo	162.51	1	0.03659	<0.001
	Tiempo * Potencial Hídrico	50.80	4	0.01144	<0.001
	Tiempo * Manejo *Potencial Hídrico	89.67	4	0.02019	<0.001
	Tiempo ² * Manejo	21.22	1	0.00477	<0.001
	Tiempo ² * Potencial Hídrico	10.27	4	0.00231	0.0361
	Tiempo ² * Manejo * Potencial Hídrico	16.76	4	0.00377	0.0022
	Modelo	4322.43	29	0.97343	
	Residual	117.62	370	0.02648	
<i>Total</i>	4440.40	399			
<i>Myrtillocactus schenckii</i>	Manejo	149.30	1	0.02944	<0.001
	Potencial Hídrico	1923.00	4	0.37920	<0.001
	Manejo* Potencial Hídrico	447.00	4	0.08814	<0.001
	Tiempo	1942.00	1	0.38294	<0.001
	Tiempo ²	393.30	1	0.07755	<0.001
	Tiempo*Manejo	31.10	1	0.00613	<0.001
	Tiempo * Potencial Hídrico	21.64	4	0.00426	<0.001
	Tiempo * Manejo *Potencial Hídrico	12.15	4	0.00239	0.0163
	Tiempo ² * Manejo	11.21	1	0.00221	<0.001
	Modelo	4930.7	21	0.97229	
	Residual	140.60	378	0.02772	
	<i>Total</i>	5071.20	399		

TABLA 2. Continuación.

	Factor	Devianza ($\sim x^2$)	g.l	r²	P
Escontria chiotilla	Manejo	137.97	1	0.02787	<0.001
	Potencial Hídrico	1316.00	4	0.26591	<0.001
	Manejo* Potencial Hídrico	338.70	4	0.06843	<0.001
	Tiempo	2225.00	1	0.44958	<0.001
	Tiempo ²	539.60	1	0.10903	<0.001
	Tiempo*Manejo	20.00	1	0.00404	<0.001
	Tiempo * Potencial Hídrico	13.90	4	0.00280	<0.050
	Tiempo * Manejo *Potencial Hídrico	25.60	4	0.00517	<0.001
	Tiempo ² * Manejo	35.85	1	0.00724	<0.001
	Model	4652.62	21	0.94011	
Residual	296.45	378			
<i>Total</i>		4949.00	399		
Polaskia chende	Manejo	167.30	1	0.01816	<0.001
	Potencial Hídrico	1958.00	5	0.21256	<0.001
	Manejo* Potencial Hídrico	246.70	5	0.02678	<0.001
	Tiempo	5206.00	1	0.56518	<0.001
	Tiempo ²	774.10	1	0.08403	<0.001
	Tiempo*Manejo	260.70	5	0.02830	<0.001
	Tiempo * Potencial Hídrico	272.30	6	0.02956	<0.001
	Tiempo ² * Potencial Hídrico	21.80	5	0.00236	<0.001
	Tiempo ² * Manejo * Potencial Hídrico	23.50	6	0.00255	<0.001
	Modelo	8930.40	35	0.96952	
Residual	280.87	444			
<i>Total</i>		9211.1	479		

mantiene altas tasas de germinación a lo largo del gradiente de potencial hídrico alcanzando hasta un 40% en el tratamiento de menor disponibilidad de humedad (-1.0 MPa; **Figura 7**).

Las interacción *Tiempo * Manejo* fue significativa en todas las especies excepto en *P. chende*, esto indica que en las especies en las que la interacción fue significativa hubo diferencias entre las pendientes de las curvas de germinación de semillas de poblaciones silvestres y cultivadas o manejadas *in situ* (**Tabla 2**). En casi todas las semillas de las poblaciones cultivadas o manejadas *in situ* tuvieron la mayor tasa de germinación respecto a las silvestres en el tratamiento control de potencial hídrico (0.0 MPa; **Figuras 2A-7A**) a excepción de *S. stellatus* donde a lo largo de todo el gradiente hídrico las semillas de plantas silvestres mostraron mayores tasas de germinación que las semillas de plantas cultivadas. En *S. pruinosus* se observa que al disminuir el potencial hídrico las semillas de las poblaciones silvestres mostraron mayor tasa de germinación que las de las poblaciones cultivadas (**Figura 2 B-E**).

En *M. schenckii* se registró que en el tratamiento -0.4 MPa de potencial hídrico las semillas de las poblaciones cultivadas tuvieron menor tasa de germinación que las semillas de poblaciones silvestres y que en los tratamientos de -0.6 y -0.8 MPa no germinaron (**Figura 5 C-E**). Las semillas de las poblaciones manejadas *in situ* de *P. chende* tuvieron menor tasa de germinación respecto a las de las poblaciones silvestres en los tratamientos -0.6, -0.8 y -1.0 MPa (**Figura 7 D-F**).

Las semillas de poblaciones cultivadas y manejadas *in situ* de *P. chichipe* y *E. chiotilla* respectivamente, tuvieron una menor tasa de germinación respecto a las semillas silvestres en el tratamiento de -0.8 MPa (**Figuras 5E y 6E**). En *P. chichipe*, *M. schenckii* y *E. chiotilla* la interacción *Tiempo² x Manejo* fue significativa, indicando que hubo diferencias entre los puntos de inflexión de las curvas de germinación de las poblaciones silvestres y cultivadas o manejadas *in situ* de estas especies (**Tabla 2, Figuras 4-6**). La interacción *Tiempo x Manejo x Potencial hídrico* fue significativa en casi todas las especies excepto en *S. pruinosus* y *S. stellatus* mientras que la interacción *Tiempo² x Manejo x Potencial hídrico* sólo fue significativa en *P. chichipe* y en *P. chende* (**Tabla 2**).

DISCUSIÓN

La domesticación es un proceso evolutivo dirigido principalmente por la selección de organismos con características morfo-fisiológicas convenientes para los humanos (Harlan, 1992). En las cactáceas columnares del Valle de Tehuacán-Cuicatlán el principal blanco de selección son sus frutos, la gente selecciona los frutos de mayor tamaño. Estudios morfométricos realizados previamente con diferentes especies de cactáceas columnares (Arellano y Casas, 2003; Blancas *et al.*, 2009; Casas 1999b; Cruz y Casas, 2002; Guillén *et al.*, 2011; Otero-Arnaiz *et al.*, 2003a; Parra *et al.*, 2010) han registrado una mayor abundancia de frutos de mayor tamaño en poblaciones cultivadas y manejadas *in situ*

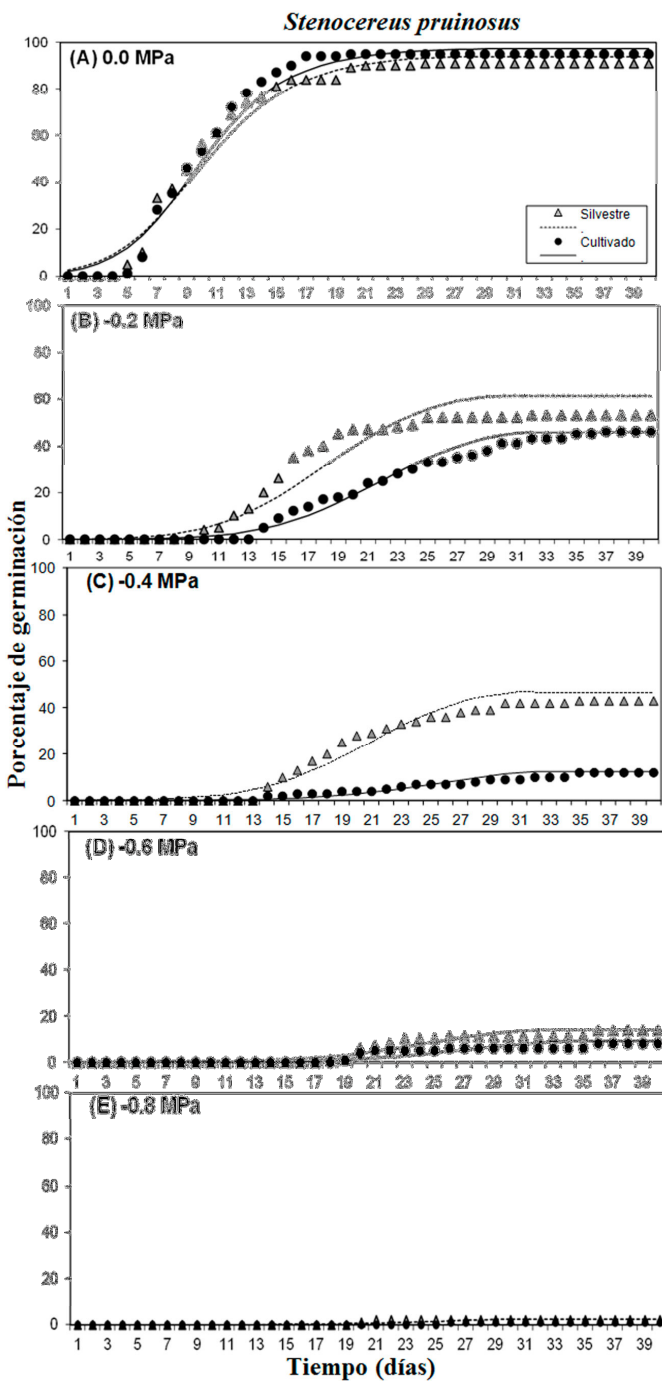


FIGURA 2. Modelos Log-lineales de germinación de semillas de poblaciones silvestres (▲) y cultivadas (●) de *Stenocereus pruinosus* (Otto ex Pfeiff.) Buxb. (Cactaceae) en diferentes tratamientos de potencial hídrico generados través de soluciones de PEG 8000.

respecto en comparación con poblaciones silvestres, esto coincide con nuestros resultados donde en todas las especies estudiadas encontramos que tanto los frutos como las semillas de las poblaciones manejadas son más grandes y tienen mayor masa respecto a los frutos y semillas provenientes de poblaciones silvestres, con excepción de *P. chende* la especie con menos

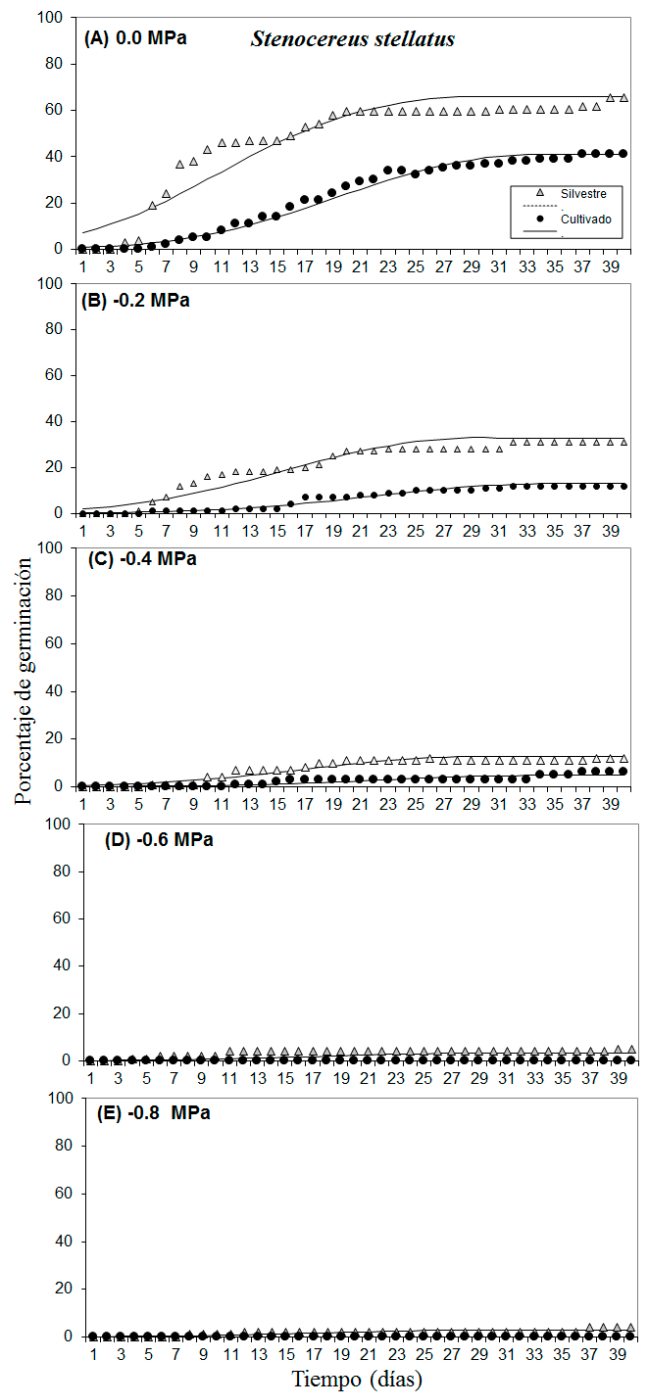


FIGURA 3. Modelos Log-lineales de germinación de semillas de poblaciones silvestres (▲) y cultivadas (●) de *Stenocereus stellatus* (Pfeiff.) Riccob. (Cactaceae) en diferentes tratamientos de potencial hídrico generados través de soluciones de PEG 8000.

intensidad de manejo donde no encontramos diferencias significativas en el tamaño de las semillas. Con estos resultados confirmamos que el tamaño de las semillas está relacionado con el tamaño de los frutos que a su vez se relaciona con la intensidad de selección artificial como se había sugerido en los diferentes estudios morfológicos previos. Las divergencias encontradas en

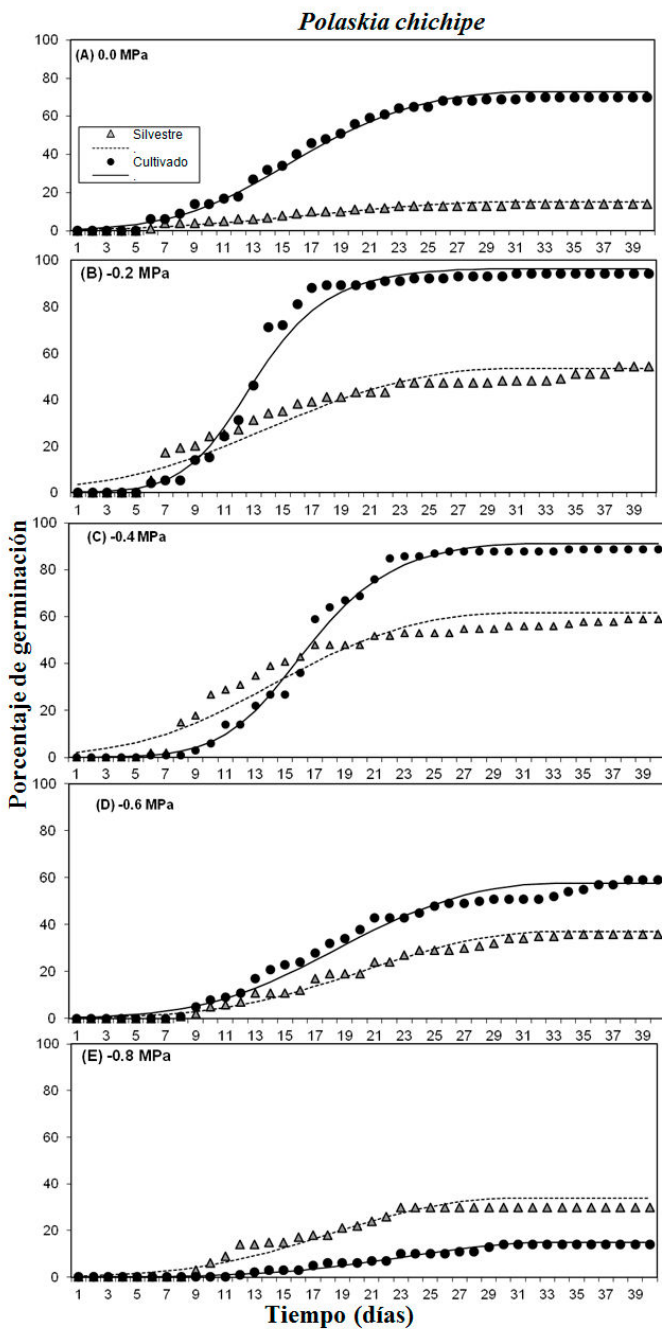


FIGURA 4. Modelos Log-lineales de germinación de semillas de poblaciones silvestres (\blacktriangle) y cultivadas (\bullet) de *Polaskia chichipe* (Rol.-Goss.) Backeb. (Cactaceae) en diferentes tratamientos de potencial hídrico generados través de soluciones de PEG 8000.

el patrón germinativo, también confirman el efecto indirecto que la selección artificial tiene un sobre la germinación como lo habían sugerido estudios previos realizados con *S. stellatus* (Rojas-Aréchiga et al., 2001) y *P. chichipe* (Otero-Arnaíz et al., 2003) bajo condiciones de alta disponibilidad de humedad. Al realizar experimentos de germinación bajo un diseño de jardín común en un gradiente de humedad nos permitió visualizar el efecto de la

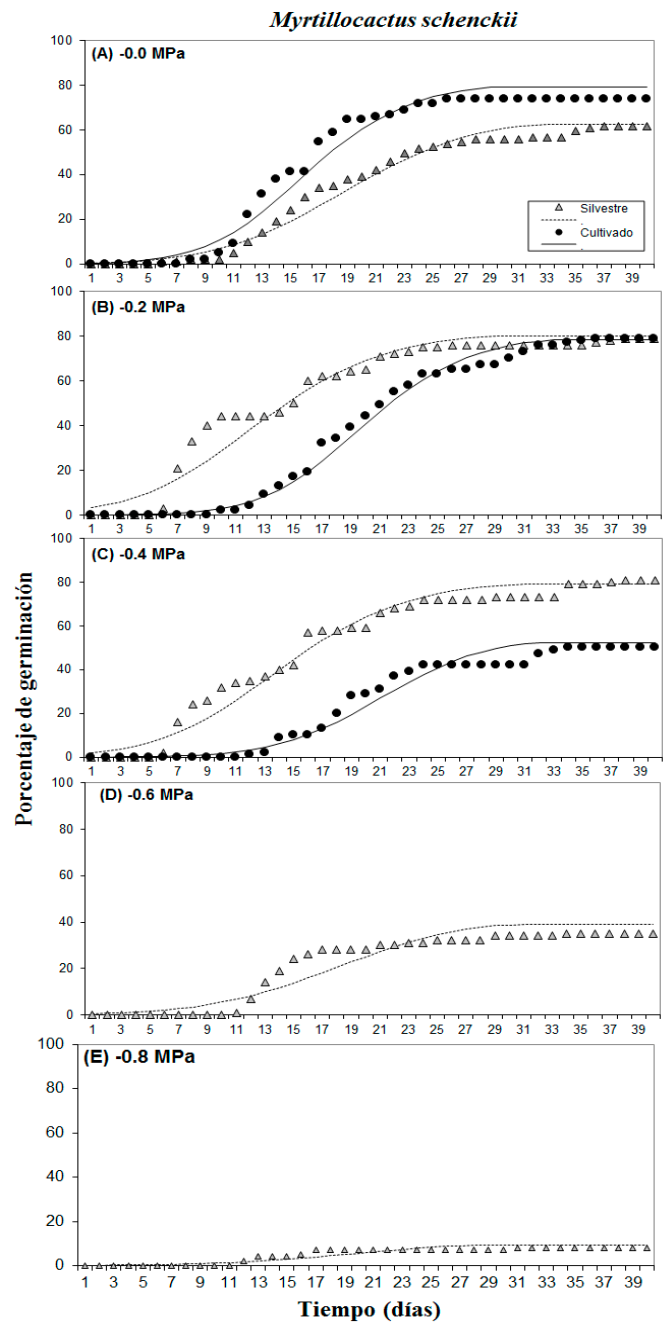


FIGURA 5. Modelos Log-lineales de germinación de semillas de poblaciones silvestres (\blacktriangle) y cultivadas (\bullet) de *Myrtillocactus schenckii* (J.A. Purpus) Britton & Rose (Cactaceae) en diferentes tratamientos de potencial hídrico generados través de soluciones de PEG 8000.

selección artificial actuando en varias especies con diferentes requerimientos de humedad, relacionados con la historia natural de cada especie (Guillén et al., 2011).

La adaptación de las plantas cultivadas a los ambientes antropogénicos parece ser evidente cuando se observa que bajo condiciones de alta disponibilidad de humedad las semillas de las poblaciones manejadas alcanzan una mayor tasa de germinación

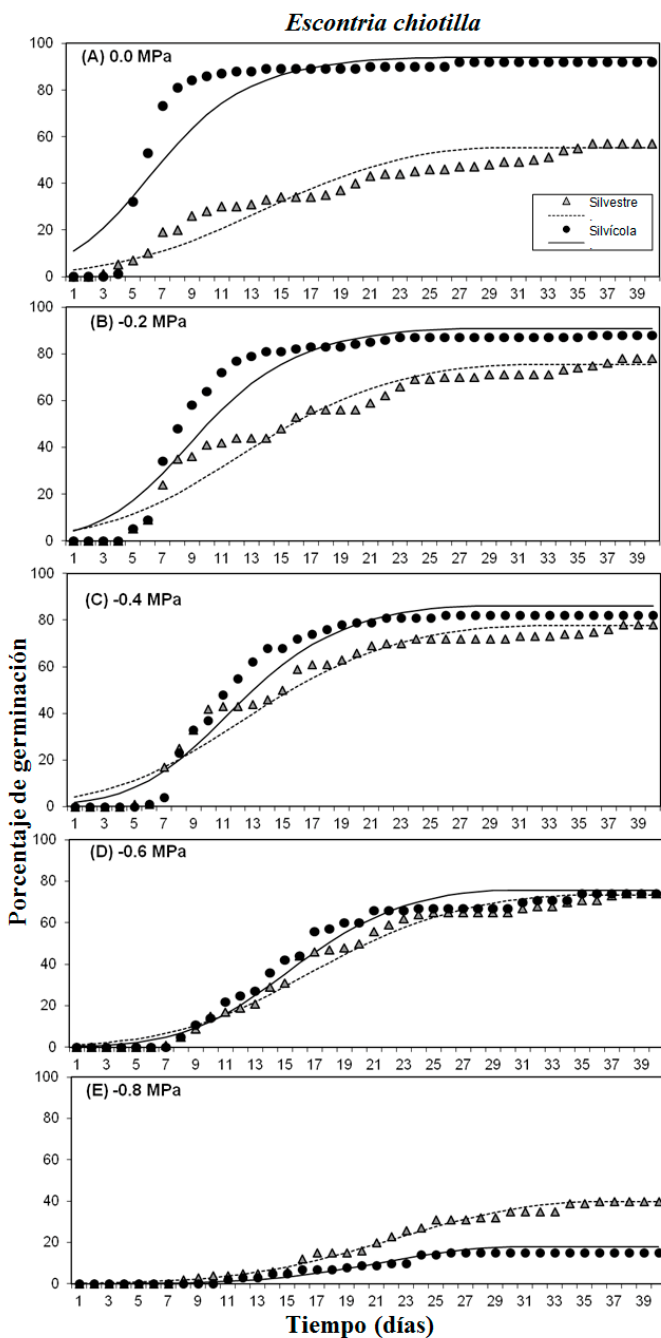


FIGURA 6. Modelos Log-lineales de germinación de semillas de poblaciones silvestres (\blacktriangle) y silvícolas (\bullet) de *Escontria chiotilla* (F.A.C. Weber ex K. Schum.) Rose (Cactaceae) en diferentes tratamientos de potencial hídrico generados través de soluciones de PEG 8000.

respecto a las silvestres, y más aún cuando la tasa de germinación disminuye abruptamente al estar en un ambiente con poca disponibilidad de humedad, mostrando así su bajo desempeño en condiciones de estrés hídrico o bien su susceptibilidad a la sequía.

En cada especie el punto crítico o de susceptibilidad para las semillas procedentes de poblaciones manejadas *in situ* o cultivadas fue diferente (-0.2 MPa en *S. pruinosus* y *S. stellatus*,

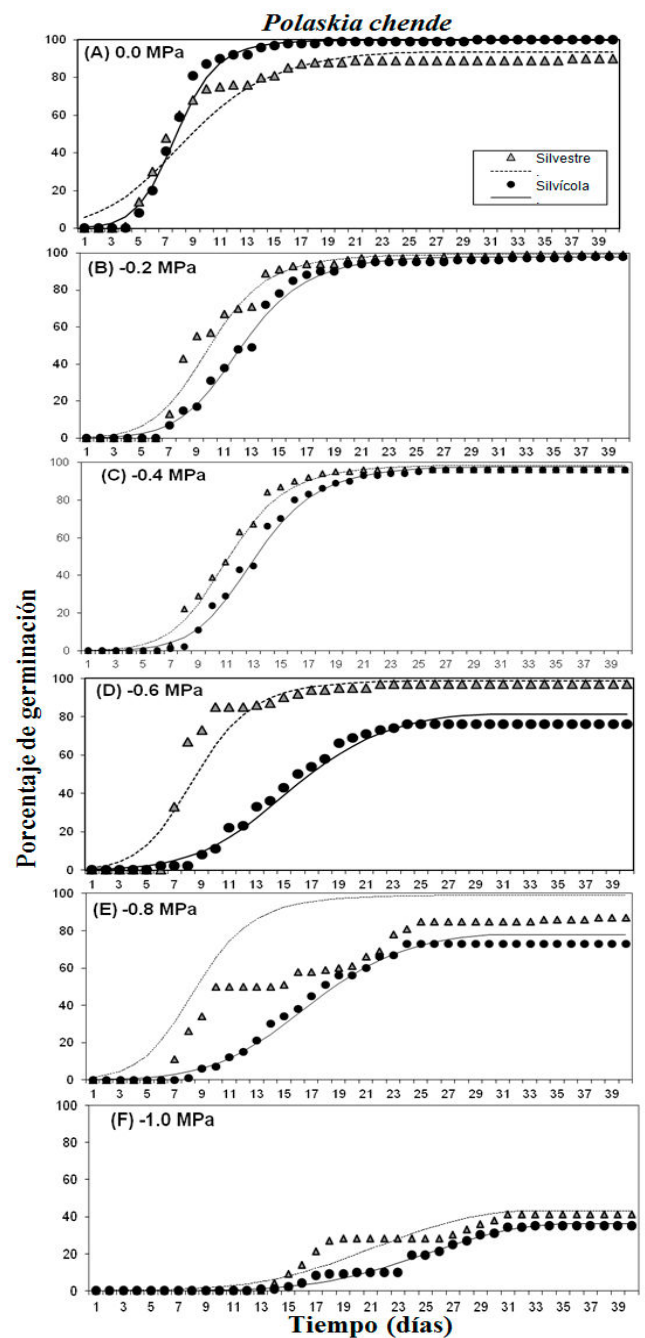


FIGURA 7. Modelos Log-lineales de germinación de semillas de poblaciones silvestres (\blacktriangle) y silvícolas (\bullet) de *Polaskia chende* (Rol.-Goss.) A.C. Gibson & K.E. Horak (Cactaceae) en diferentes tratamientos de potencial hídrico generados través de soluciones de PEG 8000.

-0.4 MPa en *M. schenckii*, -0.6 MPa en *P. chende* y -0.8 MPa en *E. chiotilla*). Las diferencias entre los puntos críticos están relacionados con la susceptibilidad que cada especie tiene a la baja disponibilidad de humedad (Guillén *et al.*, 2009; 2010) que a su vez está asociado con la historia natural de las especies. *Stenocereus pruinosus* y *S. stellatus* fueron las especies más susceptibles, ambas especies se distribuyen a la orilla de ríos sobre suelos profundos y

con mayor humedad respecto a los ambientes en los que se distribuyen las demás especies que crecen sobre cañadas rocosas con pendientes muy pronunciadas (Guillén *et al.*, 2009).

En este estudio, encontramos bajas tasas de germinación en *S. stellatus* y además que a lo largo de todo el gradiente de humedad las semillas cultivadas germinaron siempre en menor tasa que las semillas silvestres, estos resultados podrían deberse a que la especie entra en estado de latencia secundaria después de 10 meses de que ocurre la maduración de sus frutos (Álvarez-Espino *et al.*, 2014), es decir que requiere de condiciones muy específicas para poder germinar y quizá tales condiciones no se pudieron alcanzar en este estudio.

Las diferencias encontradas en el desempeño germinativo de semillas de poblaciones silvestres y manejadas en diferentes condiciones ambientales podrían ser uno de los factores que explicarían las divergencias morfo-fisiológicas, reproductivas y genéticas encontradas en estudios previos en especies donde la selección artificial opera continuamente y es evidente a pesar de ser contrarrestado por el continuo flujo génico entre las poblaciones.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM el apoyo a la realización de estudios doctorales de la primera autora. Asimismo, el apoyo del proyecto IN209214 del PAPIIT, UNAM y el del proyecto CB-2013-01-221800 del CONACYT, México. A Edgar Pérez-Negrón agradecemos su colaboración en el trabajo de campo.

LITERATURA CITADA

Álvarez-Espino R, Godínez-Álvarez H y De La Torre Almaráz. 2014. Seed banking in the columnar cactus *Stenocereus stellatus*: distribution, density and longevity of seeds. **Seed Science Research**, 24: 325-320.

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

Blancas, J., A. Casas, R. Lira, y J. Caballero. 2009. Traditional management and morphological patterns of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. **Economic Botany**, 63:375-387.

Casas, A., J. Caballero y A. Valiente-Banuet. 1999a. Use, management and domestication of columnar cacti in south central México: a historical perspective. **Journal of Ethnobiology**, 19:71-95.

Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez y P. Dávila. 1999b. Morphological variation and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. **American Journal of Botany**, 86: 522-533.

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

Casas, A., A. Valiente-Banuet, J.L. Viveros, J. Caballero, L. Cortés, P. Dávila, R. Lira y I. Rodríguez. 2001. Plant Resources of the Tehuacán-Cuicatán Valley, México. **Economic Botany**, 55:129-162.

Casas, A. y G. Barbera. 2002. Mesoamerican domestication and diffusion. En: **Cacti: Biology and Uses**. P. S. Nobel. California University Press. California.

Casas, A., J. Cruse-Sanders, E. Morales, A. Otero-Arnaiz y A. Valiente-Banuet. 2006. Maintenance of phenotypic and genotypic diversity in managed populations of *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) by indigenous peoples in Central Mexico. **Biodiversity and Conservation**, 15: 879-898.

Casas A, Otero-Arnaiz A, Pérez-Negrón E and Valiente-Banuet A. 2007. *In situ* management and domestication of plants in Mesoamerica. **Annals of Botany**, 100:1101-1115.

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

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

Colunga García-Marín P. y D. Zizumbo-Villareal. 1993. Evolución bajo agricultura tradicional y desarrollo sustentable. Páginas 123-164 en E. Leff y J. Carabias (coordinadores). **Cultura y manejo sustentable de los Recursos Naturales**. Volumen I. CIIH-UNAM. Miguel Ángel Porrúa. México, D.F.

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

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

Flannery, K.V. 1986. The research problem. En: K. V. Flannery (ed) **Guilá Naquitz**. Academic Press, New York, USA, pp 3-18.

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

Guillen, S., J. Benitez, M. Martínez-Ramos y A. Casas. 2009. Seed Germination of wild, *in situ*-managed, and cultivated populations of columnar cacti in the Tehuacán-Cuicatán Valley, Mexico. **Journal of Arid Environments**, 73: 407-413.

Guillén, S., T. Terrazas, E. De La Barrera y A. Casas. 2011. Germination differentiation patterns of wild and domesticated columnar cacti in a gradient of artificial selection intensity. **Genetic Resources and Crop Evolution**, 58: 409-423.

Guillén S, Casas A, Terrazas T, Vega E and Martínez-Palacios A. 2013. Differential survival and growth of wild and cultivated seedlings of columnar cacti: consequences of domestication. **American Journal of Botany**, 100: 2364-2379.

Guillén S, Terrazas T, Casas A. 2015. Effects of natural and artificial selection on survival of columnar cacti seedlings: the role of adaptation to xeric and mesic environments. **Ecology and Evolution**, 5: 1759-1773.

Gutterman, Y. 1993. **Seed Germination in Desert Plants: Adaptations of Desert Organisms**. Berlin: Springer-Verlag. 253 pp.

- Harlan J. R. 1992. Origins and processes of domestication. En: G.P Chapman (ed.), **Grass evolution and domestication**, 159-175. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Hawkes J. G. 1983. **The diversity of crop plants**. Harvard University Press, London, UK.
- MacNeish, R. S. 1967. A summary of the subsistence. En: Byers D.S. (ed). **The prehistory of the Tehuacán Valley**. Volume one: Environment and subsistence. University of Texas Press. Austin, 290-231.
- MacNeish, R.S. 1992. **The Origins of Agriculture and Settled Life**. University of Oklahoma Press, Norman OK, USA.
- Oaxaca-Villa, B., A. Casas y A. Valiente-Banuet. 2006. Reproductive Biology in wild and silvicultural managed populations of *Escontria chiotilla* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. **Genetic Resources and Crop Evolution**, 53: 277-287.
- Ortíz, F., K. E. Stoner, E. Pérez-Negrón y A. Casas. 2010. Pollination biology of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in wild and managed populations of the Tehuacán Valley, México. **Journal of Arid Environments**, 74: 897:904
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, C. Bartolo, E. Pérez-Negrón y A. Valiente-Banuet. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, Central México: Reproductive Biology. **American Journal of Botany**, 90: 593-602.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, y L. Hamrick. 2005a. Direct and indirect estimates of gene flow among wild and managed populations of *Polaskia chichipe*, an endemic columnar cactus in Central Mexico. **Molecular Ecology**, 14: 4313-4322.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, J.L. Hamrick y J. Cruse-Sanders. 2005b. Genetic variation and evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán Valley, central Mexico. **Molecular Ecology**, 14: 1603-1611.
- Parra, F., N. Pérez-Nasser, R. Lira, D. Pérez-Salicrup y A. Casas. 2008. Population genetics and process of domestication of *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley, México. **Journal of Arid Environments**, 72: 1997-2010.
- Parra, F., A. Casas, J.M. Peñaloza-Ramírez, A.C. Córtes-Palomec, V. Rocha-Ramírez y A. González-Rodríguez. 2010. Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico. **Annals of Botany**, 106: 483-496.
- Rojas-Aréchiga M., Casas A. y C. Vázquez-Yañes. 2001. Seed germination on wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central Mexico. **Journal of Arid Environments**, 49: 279-287.
- Tinoco, A., A. Casas, R. Luna y K. Oyama. 2005. Population genetics of *Escontria chiotilla* in wild and silvicultural managed populations in the Tehuacán Valley, Central México. **Genetic Resources and Crop Evolution**, 52: 525-538.
- Valiente-Banuet, A., A. Bolongaro-Crevenna, O. Briones, E. Ezcurra, M. Rosas, H. Nuñez, G. Barnard y E. Vázquez. 1991. Spatial relationships between cacti and nurse shrubs in a semi-arid environment in central Mexico. **Journal of Vegetation Science**, 2: 15-20.