



243826



BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

ORIGEN, VARIACIÓN Y TENDENCIAS EVOLUTIVAS DE HENEQUÉN (*Agave fourcroydes* LEM.)

SILVIA PATRICIA COLUNGA GARCÍA-MARÍN

TESIS PRESENTADA PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORA EN ECOLOGÍA



Centro
de
Ecología
UNAM

CENTRO DE ECOLOGÍA-UACPyP/CCH
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

MÉXICO, D.F.

1996

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A mis padres - Mario y Mague,

raíz

A mi compañero - Daniel,

y

A mis hijos - Daniel, Eduardo y Jerónimo...

futuro

de mis esperanzas.

A mi maestro, el Dr. Efraím Hernández-Xolocotzi.

Inolvidable ejemplo.

CONTENIDO

CAPÍTULO 1. Introducción.

CAPÍTULO 2. Estudios sobre el género *Agave* en Yucatán, México I. Pasado y presente de sus usos y diversidad del germoplasma.

CAPÍTULO 3. Estudios sobre el género *Agave* en Yucatán, México II. Valor nutritivo del pedúnculo de la inflorescencia y domesticación incipiente.

CAPÍTULO 4. Patrones de variación morfológica, diversidad y domesticación de las poblaciones silvestres y cultivadas de *Agave* en Yucatán, México.

CAPÍTULO 5. Variación morfológica, bajo condiciones homogéneas de crecimiento, del germoplasma de henequén (*Agave fourcroydes* Lem.) y su ancestro silvestre (*A. angustifolia* Haw.): diversidad y domesticación.

CAPÍTULO 6. Variación y relaciones filogenéticas de henequén *Agave fourcroydes* Lem. y su ancestro silvestre *A. angustifolia* Haw.: evidencia isoenzimática y morfológica.

CAPÍTULO 7. Discusión general.

AGRADECIMIENTOS

RESUMEN

ABSTRACT

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN

INTRODUCCIÓN

MARCO CONCEPTUAL

El presente trabajo se enmarca dentro de la línea de investigación "Diversidad y evolución de recursos fitogenéticos" que se desarrolla dentro del Departamento de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. (CICY). Esta línea de investigación tiene como objetivo general realizar investigación básica sobre diversidad y evolución de recursos fitogenéticos, que genere información necesaria para la conservación y aprovechamiento integral del germoplasma de especies útiles al hombre.

México, además de ser uno de los cinco países con mayor diversidad biológica en el mundo (Caldecott et al., 1996), forma parte de uno de los tres centros primarios de origen de agricultura y plantas domesticadas (Vavilov, 1926; Harlan, 1975). En Mesoamérica se desarrolló una de las diversidades más grandes de plantas cultivadas de gran trascendencia no sólo regional, sino mundial (Harlan, 1975). La riqueza etnobotánica actual de México, se refleja en la utilización de más de 5,000 plantas vasculares, la existencia de varias taxonomías tradicionales ricas y dinámicas, y la detallada percepción cultural y el manejo de sus recursos naturales por parte de los grupos étnicos y rurales que lo habitan (Bye, 1993).

Las condiciones ecológicas, productivas y culturales en las que se sigue desarrollando la agricultura tradicional en México, han propiciado que se conserve buena parte de la diversidad de especies cultivadas generadas en el pasado, así como la amplia base genética que le es

característica. Pero más importante aún, han permitido que continúe siendo el escenario dinámico del desarrollo de nuevos cultivos y de evolución continua de especies bajo sistemas tradicionales de aprovechamiento, caracterizándose estos procesos por el favorecimiento de altos niveles de variación, y el contacto genético con los parientes silvestres (Hernández-Xolocotzi, 1973, 1978, 1993).

Esta característica de nuestro país, de alta diversidad genética de las plantas cultivadas y la persistencia de sus ancestros silvestres, así como los riesgos que existen de erosión genética, han hecho que el Consejo Internacional de Recursos Fitogenéticos de la FAO lo considere como Prioridad 1 en materia de estudio y conservación de estos recursos (IBPGR, 1985).

Este mismo Consejo ha señalado que el conocimiento de la variabilidad dentro de los acervos de genes, y los factores naturales y sociales que sustentan esta variabilidad (es decir, los estudios ecogeográficos), son un prerrequisito para que la conservación *in situ* y *ex situ* sean seguras, eficientes y prácticas en términos de utilización del germoplasma. Los datos obtenidos de este tipo de investigación nos dan las bases para maximizar el muestreo de la diversidad genética, son útiles para localizar material genético significativo, y permiten establecer la relación con los parientes silvestres. La información resultante es esencial para diseñar las áreas y estrategias de conservación *in situ* y *ex situ*, así como para usarse en el monitoreo futuro de la evolución del cultivo (IBPGR, 1985).

Colunga-GarcíaMarín y Zizumbo-Villarreal (1993) discuten el poco conocimiento que se tiene de la variación

actual y de los procesos de evolución bajo la selección del hombre, de la mayoría de las plantas de origen mesoamericano que se encuentran dentro de los sistemas tradicionales de aprovechamiento de los recursos en las diferentes regiones de México. Estos autores destacan también la importancia que tiene el estudio etnobotánico de estos aspectos para definir líneas de investigación que aporten al desarrollo sustentable de estos recursos, toda vez que se ha encontrado que la racionalidad del aprovechamiento tradicional de los recursos naturales en mesoamérica está basado en la generación y mantenimiento de diversidad genética, así como en el aprovechamiento integral y sustentable de los recursos. Para el desarrollo de estas líneas de investigación, es importante tener en mente lo señalado por Sarukhán (1985) en el sentido de que la investigación etnobotánica debe ser una tarea que cubra todo el conocimiento acerca de las especies vegetales, desde los aspectos étnicos hasta la evaluación genética y hortícola de los materiales.

El origen y evolución de las plantas por medio de la selección del hombre, se encuentran enmarcados dentro de uno de los aspectos centrales de la vinculación sociedad-naturaleza: el proceso productivo mediante el cual el hombre se apropia de los recursos vegetales con el fin de satisfacer sus necesidades. Este proceso productivo puede analizarse, desde el punto de vista etnobotánico, a través de dos hilos conductores que constituyen dos procesos integrados: 1) las modificaciones que el hombre hace al medio en que crecen las plantas y en sus patrones de dispersión, con el fin de obtener los productos que le interesan, y 2) las modificaciones que el hombre propicia en las plantas que selecciona a

través de su propagación diferencial, y que llevan a una adecuación cada vez mayor de estas plantas a sus objetivos.

Las modificaciones al medio pueden ser de baja o alta intensidad, pasando por todo un gradiente que va de uno a otro extremo. Pueden ir desde la simple extracción de los elementos que le interesan al hombre, hasta las diferentes intensidades de cultivo o "manejo agrícola" que pueden encontrarse, entendiéndose por cultivo a cualquier cuidado o manipulación de las poblaciones vegetales y/o su ambiente, orientadas a la producción de satisfactores antropocéntricos. Estas diferentes intensidades pueden ir desde la manipulación del ecosistema natural sin cambio drástico del índice de diversidad, sino por la alteración de componentes selectivos a través de la tolerancia o fomento de ciertas poblaciones o especies deseadas, hasta la sustitución del ecosistema natural por uno artificial altamente especializado.

En general estas modificaciones al medio o "prácticas de manejo", o "prácticas de cultivo"- desde las incipientes hasta las altamente tecnificadas - buscan, en mayor o en menor medida, alguno o algunos de los siguientes objetivos: el mejorar las condiciones mecánicas del suelo, su enriquecimiento, la disminución de la competencia, la protección contra la depredación y el combate de plagas y enfermedades, la optimización de la humedad, y la manipulación de las condiciones de temperatura y fotoperiodo mediante la fecha de siembra. El logro de estos objetivos ha permitido que las especies utilizadas se desarrollen en lugares en donde antes no lo habían hecho, exponiéndolas a nuevas presiones de selección natural y permitiendo que obtengan germoplasma

adicional al ponerse en contacto con otros genotipos relacionados, produciéndose así nuevas variantes que pueden ser seleccionadas (Harlan, 1970). Tenemos entonces que la trascendencia evolutiva de las modificaciones que el hombre hace al medio radica en que le permiten ejercer su poder de selección sobre variantes que de otra forma no se habrían dado ni habrían podido sobrevivir, y en que una vez seleccionadas éstas, le da la posibilidad de preservarlas.

Así tenemos que niveles más intensos de manipulación del medio y de los patrones de dispersión de las plantas, permiten a su vez la selección de poblaciones vegetales cada vez más disímiles de sus poblaciones ancestrales, aunque esta diferenciación signifique una pérdida de su adecuación a las condiciones naturales. Encontramos por lo tanto, dentro de las poblaciones bajo selección del hombre, todo un gradiente de estadios evolutivos, desde las formas idénticas a las poblaciones silvestres, hasta las formas totalmente domesticadas. Sin embargo, como señaló Darwin (1859) algunas especies, por sus mismas características, "resistirán la domesticación y el cultivo variando muy ligeramente, quizás apenas más que en estado natural".

En términos de la teoría evolutiva, la "evolución por medio de la selección del hombre" es el proceso de cambio de la frecuencia génica de las poblaciones cultivadas. De forma análoga a la evolución de las especies por selección natural, los factores que le dan su dinámica son la producción de variabilidad genética y la selección de ésta, a través de su expresión fenotípica, dentro del contexto de un medio cambiante (Schwanitz, 1966; Dobzhansky, 1975).

La particularidad del proceso de origen y evolución de las especies bajo la selección del hombre, en relación a la evolución por selección natural, es precisamente el contexto en que se produce la variabilidad y la selección: la relación dinámica hombre-planta, la cual determina:

1. Que la producción de variabilidad esté influida fuertemente por las modificaciones que el hombre hace al medio en que se desarrollan las plantas y en sus patrones de dispersión.

2. Que las presiones de selección que se ejercen sobre la variación, sean, fundamentalmente, las presiones selectivas del hombre, de tal forma que su orientación, intensidad y racionalidad, estén determinadas por diversos factores económicos, tecnológicos y culturales.

3. Que las presiones de selección natural, a las cuales también están sujetas estas plantas, ocurran en el seno de un ambiente modificado por el hombre.

Tenemos por tanto que para comprender la dinámica de la evolución por medio de la selección del hombre es necesario analizar el contexto de la relación hombre-planta en que se produce el fenómeno, y cómo este contexto influye en la producción de variabilidad y en la selección de la variación (Hernández-Xolocotzi, 1970). Colunga-GarcíaMarín (1984) y Colunga-GarcíaMarín y Zizumbo-Villarreal (1993), discuten ampliamente la influencia de este contexto en los diversos aspectos implicados en el proceso de evolución bajo la selección del hombre, así como la aportación original de Darwin (1859) al entendimiento de esta influencia y al papel de las características biológicas de las poblaciones seleccionadas en su proceso evolutivo. Estos autores señalan que los aspectos del proceso de apropiación humana de

un recurso vegetal, que tienen un impacto fundamental en su evolución biológica, son: a) la manipulación que el hombre hace al medio en que crecen las plantas ya sus patrones de dispersión, b) la importancia económica y cultural que tiene para la sociedad que se lo apropia, c) los procesos de transformación y consumo de los que es objeto, y d) el destino de los productos obtenidos de él.

Una planta domesticada según Harlan (1975), es aquella que "ha sido alterada genéticamente de su estado silvestre y ha llegado a estar en el mismo ámbito que el hombre. Puesto que la domesticación es un proceso evolutivo, se encontrarán todos los grados de asociación animal o vegetal con el hombre, y un rango de diferenciación morfológica que va, desde las formas idénticas a las razas silvestres, a las razas totalmente domesticadas. Una planta o animal totalmente domesticado es completamente dependiente del hombre para sobrevivir. Por lo tanto, la domesticación implica un cambio en la adaptación ecológica, y ésta usualmente se encuentra asociada a la diferenciación morfológica".

Es importante recalcar que el proceso de evolución por medio de la selección del hombre no culmina con su domesticación, como señaló Darwin (1859) "no se ha registrado un solo caso de un organismo variable que haya cesado de variar sometido a cultivo. Las plantas cultivadas más antiguas, tales como el trigo, producen todavía nuevas variedades, los animales domésticos más antiguos son capaces de modificación y perfeccionamiento rápidos".

Las tendencias evolutivas ocurridas en el proceso de evolución de una especie por medio de la selección del hombre, pueden entenderse a través del estudio actual de su diferenciación

morfológica, fisiológica y ecológica con respecto al ancestro silvestre. Para el entendimiento de sus relaciones filogenéticas, sin embargo, requerimos del análisis de características lo más cercanas posible al ADN.

De acuerdo con Doebley (1989), el valor más significativo del análisis isoenzimático en desentrañar la evolución de las plantas manejadas por el hombre es que las isoenzimas no se encuentran bajo selección humana directa, y por lo tanto nos dan una medida de la relación entre estas poblaciones y sus parientes silvestres que no ha sido severamente alterada por el proceso de selección humana. Las isoenzimas proporcionan una medida de esta relación que es independiente de la morfología. Esto es crítico porque en particular las especies domesticadas tienen desviaciones típicamente tan grandes de sus parientes silvestres, que la morfología puede ser una medida incierta de la afinidad evolutiva. Debido a que la domesticación es un evento relativamente reciente (los últimos 10,000 años), se espera que las plantas domesticadas muestren poca diferenciación genética de sus progenitores. Esto es verdad a pesar de las diferencias a menudo tan grandes en la morfología gruesa entre el domesticado y su progenitor, debido a que la selección artificial es posible que este actuando fundamentalmente solo en un pequeño conjunto de genes que en algunas especies se ha encontrado que controlan las características morfológicas de interés antropocéntrico, dejando la mayor parte del genoma restante a un ritmo de evolución mucho más lento (Doebley, 1992).

Con un análisis isoenzimático se pueden probar fácilmente dos expectativas que se cumplirán generalmente si la forma silvestre en cuestión es ancestral

al domesticado: 1) el domesticado cae dentro del rango de variación de su supuesto progenitor, y 2) el cultivo posee un subconjunto de la diversidad alélica encontrada dentro de su progenitor (Doebley, 1989).

Otra área en la que el análisis isoenzimático ha hecho una contribución importante se relaciona con el grado de flujo genético recíproco entre las plantas manejadas por el hombre y sus parientes silvestres. Los estudios isoenzimáticos han proporcionado evidencias de que existe introgresión entre estas poblaciones y sus parientes silvestres (Doebley, 1992).

El asunto de si cuellos de botella durante el proceso de evolución bajo la selección del hombre, han ocasionado una reducción en la variación genética de los cultivos, puede ser abordado también con datos isoenzimáticos. Estos datos han dado fuerte evidencia de que las especies domesticadas han reducido sus niveles de variación en comparación con sus progenitores probables (Brown, 1978; Ellstrand y Marshall, 1985; Doebley, 1989). Esta reducción puede ser el legado del proceso de domesticación debido al efecto del fundador, ya que sólo una pequeña parte del pool genético silvestre es llevado a cultivo (Ladizinsky, 1985). Parece una suposición razonable el asumir que los primeros agricultores experimentaron únicamente con una pequeña fracción de la variación presente dentro de las especies progenitoras de las plantas domesticadas. Por esta razón, es de esperarse una pérdida significativa de la variación genética después de 5 o 10 milenios desde que se inició el proceso de evolución bajo la selección del hombre de la mayoría de las plantas que se encuentran domesticadas hoy en día.

Sin embargo, en el seno de los sistemas tradicionales de aprovechamiento de los recursos vegetales, encontramos una racionalidad productiva que busca generar cultivos altamente diversos y con amplia base genética. En relación con esta racionalidad se propician de forma consciente la introgresión con los parientes silvestres, el entrecruzamiento entre las diferentes razas locales, y la introducción de variantes de regiones geográficas distantes (Bye, 1993; Colunga-GarcíaMarín y Zizumbo-Villarreal, 1993), balanceándose probablemente de este modo la esperada pérdida de variación genética. Para algunas especies, se han encontrado niveles equivalentes de diversidad entre el cultivo y su progenitor (Holwerda et al., 1986; Gepts y Clegg, 1989; Keim et al., 1989; Escalante et al., 1994).

Finalmente, tenemos que los estudios isoenzimáticos también proveen de indicaciones preliminares de que la variación genética puede estar distribuida de forma diferente en las plantas domesticadas que en sus parientes silvestres. Generalmente existe menos variación dentro de las razas domesticadas y relativamente más variación entre estas categorías, mientras que en las poblaciones de sus progenitores silvestres suele ser al revés (Doebley, 1989). Estos resultados se deben a que la selección humana está dirigida a obtener variantes que se distinguen claramente unas de otras, y que estén adaptadas a diferentes requerimientos humanos y agroecológicos, mientras que en las poblaciones silvestres la selección natural generalmente mantiene altos niveles de variación genética dentro de las poblaciones, en comparación con la variación entre poblaciones.

ANTECEDENTES

La Península de Yucatán es asiento de una de las subáreas culturales más importantes de Mesoamérica. Debido a sus particularidades ecológicas, principalmente de tipo edáfico, en ella se desarrollaron razas y variedades específicas de las principales especies cultivadas en Mesoamérica, como son el maíz, los frijoles, las calabazas y los chiles. Ahí fueron domesticadas plantas de importancia mundial como el henequén y el cacao, y de gran valor potencial como la chaya. Actualmente es una de las áreas mesoamericanas con mayor continuidad cultural y mayor persistencia de agricultura tradicional, en el seno de la cual puede encontrarse una gran variedad de especies cultivadas tanto de origen americano como no-americano (Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1992).

El henequén, *Agave fourcroydes* Lem., es una especie cultivada conocida mundialmente por su fibra. Al parecer fue domesticada por los mayas desde tiempos prehispánicos (de Landa, 1978), a partir de la especie silvestre *A. angustifolia* Haw. (Engelmann, 1875), la cual presenta dentro de la Península de Yucatán, un rango de variación morfológica asociado a su distribución geográfica (Orellana et al., 1985). *A. angustifolia*, es la especie de este género con la distribución más amplia. Se le encuentra desde Sonora a Costa Rica por la costa del océano Pacífico y desde ahí a Tamaulipas por la costa del Atlántico, en alturas que van desde el nivel del mar hasta los 1,500 m. A lo largo de su distribución pueden encontrarse tanto poblaciones silvestres como cultivadas, usadas principalmente por su fibra, como alimento y para la elaboración de bebidas alcohólicas (Gentry, 1982).

Durante el periodo prehispánico, la producción de henequén fue al parecer muy importante en la Península de Yucatán, y no sólo a nivel de autoconsumo. Aparentemente existía una producción destinada a la elaboración de implementos para actividades sociales de gran escala, como la navegación, la construcción de obras monumentales y el comercio. Incluso, fue posiblemente un producto de exportación a otros pueblos mesoamericanos (Ruz, 1981).

La producción de henequén siguió siendo importante como fuente de fibra dura durante el periodo de colonización española, principalmente para uso en cables de navegación. Su mercado internacional se fue ampliando paulatinamente hasta que en la segunda mitad del siglo XX se inició una gran demanda de henequén por parte del sector agrícola de los EUA para la elaboración de hilo de engavillar. Esta gran demanda transformó el campo yucateco en grandes plantaciones de henequén y lo convirtió de 1870 a 1901, en el único abastecedor mundial de fibra dura natural (Hasson, 1984). Para ese entonces el henequén era el segundo producto de exportación del país después de la plata, y el estado de Yucatán el más rico de la República.

Posteriormente, la competencia en el mercado mundial con la fibra de sisal (*A. sisalana* Perrine, especie extraída en 1836 de México y cultivada exitosamente en las colonias inglesas de Africa y en Brasil), el inicio de la producción de fibras sintéticas y problemas político-económicos en los ejidos henequeneros establecidos después de la Revolución Mexicana, llevaron a un gran retroceso del cultivo (García y de Sicilia, 1984). Actualmente sus áreas de producción se ven cada vez más reducidas.

El replanteamiento de la economía mundial a favor de la conservación de los recursos bióticos y su diversidad genética, así como a favor de la disminución de la contaminación por plásticos y otros productos dañinos al hombre y al ambiente, precisa de la caracterización y conservación de los recursos genéticos disponibles actualmente a nivel mundial para hacer de ellos un uso racional. El henequén sigue siendo una de las fibras largas duras naturales de mayor calidad e importancia mundial, además de ser un cultivo altamente productivo en áreas ecológicas limitantes por la escasez de agua y suelo. Tiene además alto potencial de uso como fuente de productos naturales, como esteroides y detergentes a partir de sus sapogeninas (Cruz et al. 1985), celulosa química a partir de su fibra (Cazaurang et al. 1990) y posiblemente principios activos para la industria farmacéutica y la industria agropecuaria (Shoeb et al., 1987; Reddy y Reddy, 1987; Dharmshaktu et al., 1987; Shaktu y Menon, 1983). Estas características hacen del henequén un cultivo de alta prioridad no sólo regional y nacional, sino también internacional.

La Península de Yucatán es su centro de origen y diversidad. Fuera de ella, sólo en algunas regiones de Tamaulipas y Cuba ha sido exitosamente cultivado, a partir de germoplasma yucateco. Su presunto ancestro silvestre *A. angustifolia* Haw., ha probado ser útil como material parental en la producción del Híbrido 11648, el cual es hasta ahora el único híbrido comercial existente. Este híbrido se cultiva ampliamente en África, pero en Yucatán no ha podido ser introducido debido a su susceptibilidad al hongo *Phytophthora*.

Desde el punto de vista teórico y metodológico, henequén es un sistema

que nos brinda la oportunidad de trabajar los siguientes aspectos: 1) la diversificación y evolución de una especie en su centro mismo de origen y diversidad, con la circunstancia especial de que su área de dispersión ha permanecido restringida prácticamente a la original, 2) estudiar los problemas de diversificación y evolución de un cultivo llevado de un sistema agrícola tradicional, a un sistema agrícola de plantación comercial, y del cual, además, aún existen poblaciones abundantes del probable ancestro silvestre, 3) estudiar el origen, variación y tendencias evolutivas de una especie perenne, sobre las cuales existen escasos estudios (ver Colunga-GarcíaMarín, 1984; Casas, 1992).

OBJETIVOS GENERALES

1. Aportar evidencias en torno al origen y evolución del henequén bajo el proceso de selección del hombre.
2. Caracterizar la diversidad del germoplasma disponible de este cultivo y de las poblaciones silvestres de las que pudo originarse.
3. Aportar información básica para una estrategia de conservación y aprovechamiento integral del germoplasma silvestre y cultivado.

HIPÓTESIS

1. Existe en la Península de Yucatán una diferenciación a nivel de ecotipos, de las poblaciones actuales del supuesto ancestro silvestre *A. angustifolia*.
2. Las variantes de henequén presentes hoy en día, representan diferentes grados de diferenciación genética del silvestre.

3. Las diferencias morfológicas y genéticas entre las variedades de henequén cultivadas hoy en día, y las poblaciones actuales de su ancestro silvestre, están asociadas con las características de uso y manejo del que han sido objeto.

METODOLOGÍA

Con el fin de cumplir con los objetivos planteados, y aportar evidencias para discutir las hipótesis, se siguió una metodología que en términos generales abarcó la recopilación de tres tipos de evidencia: la etnobotánica, la morfológica y la isoenzimática (como un estimador de la variación genética). La metodología seguida para recopilar cada uno de estos tres tipos de evidencia, se describe con detalle en cada uno de los capítulos de la tesis. A continuación se presentan las preguntas que guiaron la metodología en cada una de estas partes.

I EVIDENCIA ETNOBOTANICA (Capítulos 2 y 3).

i) Variación, uso y manejo agrícola: antecedentes históricos y situación actual.

-¿Cuál es la historia de uso y cultivo del henequén en la Península de Yucatán?

-¿Cuál ha sido la diversidad manejada?

-¿Cuáles han sido las presiones de selección ejercidas sobre el henequén?

-¿Cuáles son los móviles que ha tenido el hombre para ejercerlas, en relación a sus procesos de transformación y uso, a su manejo agrícola y comercialización?

-¿Cuál ha sido la intensidad de las prácticas de manejo agrícola y selección de este recurso?

-¿Cuáles son los métodos de manejo agronómico de que se dispone y cuál es

su posible influencia en la producción de variabilidad genética?

-¿Cuáles han sido los procedimientos de selección usados y su posible repercusión en la evolución del cultivo?

- ¿Cuál ha sido la relación que ha mantenido el hombre con el supuesto ancestro silvestre?

- ¿De qué forma las condiciones socio-económicas y culturales de la región en que se da el aprovechamiento del recurso, han influido en la atención que se le presta y en los móviles y presiones de selección?

II EVIDENCIA MORFOLOGICA (Capítulos 4 y 5).

i) Variación morfológica bajo condiciones naturales de crecimiento.

- ¿Cuál es actualmente la variación morfológica de henequén y su supuesto ancestro silvestre?

- ¿Existen discontinuidades significativas entre el patrón de variación morfológica de ambas?

- ¿Cuáles son las diferencias morfológicas más importantes entre ellas?

- ¿Qué tendencias morfológicas relacionadas a domesticación pueden encontrarse en henequén?

-¿Cuál es la relación entre estas diferencias y tendencias, y la historia de uso y cultivo del henequén en la Península?

ii) Variación morfológica bajo condiciones homogéneas de crecimiento.

- ¿Las preguntas anteriores, tienen la misma respuesta analizando el patrón de variación morfológica bajo condiciones homogéneas de crecimiento?

- ¿Cuáles son las diferencias en el patrón de variación morfológica que pueden

encontrarse entre estos dos tipos de condiciones de crecimiento?

- ¿A qué factores pueden estar asociadas estas diferencias?

III EVIDENCIA ISOENZIMÁTICA (Capítulo 6).

i) Variación y relaciones filogenéticas.

-¿Cuáles son los niveles actuales de variación genética del henequén y su supuesto ancestro silvestre?

- ¿Cuáles son las relaciones filogenéticas del germoplasma de henequén aún disponible en la Península de Yucatán y las poblaciones de *A. angustifolia* que crecen en ella?

- ¿Cuál es la relación entre los resultados obtenidos con la evidencia isoenzimática y la evidencia morfológica?

-¿Cuáles son los cambios genéticos que sufrió el henequén en el proceso de evolución bajo selección del hombre?

-¿Cuál es la relación entre estos cambios y su historia de uso y cultivo en la Península?

BIBLIOGRAFÍA

- Brown, A.H.D. 1978. Isozymes, plant population, genetic structure and genetic conservation. *Theoretical and Applied Genetics* 52: 145-157.
- Bye, R. 1993. The role of humans in the diversification of plants in Mexico. *En: Biological Diversity of Mexico: origins and distribution*. T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Oxford University Press. New York. NY: 707- 731.
- Caldecott, J.O., M.D. Jenkins, T.H. Johnson y B. Groombridge. 1996. 1996. Priorities for conserving global species richness and endemism. *Biodiversity and Conservation* 5: 699-727.
- Casas, A. 1992. Etnobotánica y procesos de domesticación en *Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex A.DC.) Benth. Tesis de Maestro en Ciencias. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Cazaurang M.N., S.R. Peraza y C.A. Cruz. 1990. Dissolving-grade pulps from Henequen fibers. *Cellulose Chemistry Technology*. 24: 629-638.
- Colunga-GarcíaMarín, P. 1984. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío Guajuatense. Tesis de Maestría en Ciencias Agrícolas con especialidad en Botánica. Colegio de Postgraduados Chapingo, Estado de México.
- y F. May-Pat. 1992. El sistema milpero y sus recursos genéticos. *En: La modernización de la milpa en Yucatán: utopía o realidad*. D. Zizumbo V., CH. Ramussen, L.M. Arias R. y S. Terán C. (eds.) CICY-DANIDA. Mérida, Yucatán, México: 97-134.
- y D. Zizumbo-Villarreal. 1993. Evolución bajo agricultura tradicional y desarrollo sustentable. *En: Cultura y manejo sustentable de los recursos naturales*. CIIH-UNAM. Miguel Angel Porrúa. México:123-163.
- Cruz, R., C., R. Orellana y M.L. Robert. 1985. *Agave* research progress in Yucatan. *Desert Plants* 7(2): 71-73, 80, 89-92.
- Dharmshaktu, N.S., P.K. Prabhakaran, y P.K. M. Menon. 1978. Laboratory study on the mosquito larvicidal properties of leaf and seed extract of the plant *Agave americana*. *Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 90(2): 79-82.
- Darwin, C. 1859. El origen de las especies. Universidad Nacional Autónoma de México. México. (1969). Tomo I.
- de Landa, D. 1566. Relación de las cosas de Yucatán. Editorial Porrúa, S. A. México. (1978).
- Doebley, J. 1989. Isozymic evidence and the evolution of crop plants. *En: Isozymes in Plant Biology*. D.E. Soltis y P.S. Soltis (eds.). Advances in Plant Sciences Series. Volume 4. T.R. Dudley, General Editor. Dioscorides Press. Portland, OR: 165-191.
- 1992. Molecular Systematics and Crop Evolution. *En: Molecular Systematics of Plants*. P. Soltis, D.E. Soltis and J. Doyle (eds.). Chapman and Hall. New York, NY: 202-222.
- Dobzhansky, T. 1975. Genética del proceso evolutivo. Editorial Extemporáneos. México.

- Ellstrand, N.C. y D. L. Marshall. 1985. The impact of domestication on distribution of allozyme variation with and among cultivars of radish, *Raphanus sativus* L. *Theoretical and Applied Genetics*. 69: 393-398.
- Engelmann, G. 1875. Notes on *Agave*. Transactions of the St. Louis Academy of Science 3: 291-322.
- Escalante, A. M., G. Coello, L. E. Eguiarte y D. Piñero. 1994. Genetic structure and mating systems in wild and cultivated populations of beans *Phaseolus coccineus* and *P. vulgaris* (Fabaceae). *American Journal of Botany*. 81: 1096-1103.
- García de F. y A. de Sicilia. 1984. El mercado mundial de las fibras duras. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, México.
- Gentry, H. S. 1982. *Agaves of continental North America*. University of Arizona Press, Tucson, Az.
- Gepts, P., y Clegg, M.T. 1989. Genetic diversity in pearl millet (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) at the DNA sequence level. *Journal of Heredity* 80: 203-208.
- Harlan, J.R. 1970. Evolution of cultivated plants. *En*: Frankel, O.H. y E. Bennet (eds.) Genetic resources in plants, their exploration and conservation. Blackwell Scientific Publishers. Oxford.
- Harlan, J.R. 1975. *Crops and man*. Crop Science Society of America, Madison, WI.
- Hasson, L. 1984. El desarrollo de la producción de fibras duras. *En*: A. García de F. y A. de Sicilia. El mercado mundial de las fibras duras. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, México: 11-20.
- Hernández-Xolocotzi, E. 1970. Exploración etnobotánica y su metodología. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, Estado de México.
- 1973. Genetic Resources of primitive varieties of mesoamerica: *Zea* spp., *Phaseolus* spp., *Capsicum* spp., and *Cucurbita* spp. *En*: Survey of crop genetic resources in their centers of diversity. FAO. Roma: 76-115.
- 1978. Exploración etnobotánica para la obtención de plasma germinal para México. *En*: Recursos genéticos disponibles a México. T. Cervantes (ed.). Sociedad Mexicana de Fito-genética, Chapingo, México: 3-12.
- 1993. Aspects of plant domestication: a personal view. *En*: Biological Diversity of Mexico: origins and distribution. T.P. Ramammorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Oxford University Press. Oxford: 733-753.
- Holwerda, B.C., Jana, S. y Crosby, W.L. 1986. Chloroplast and mitochondrial DNA variation in *Hordeum vulgare* and *Hordeum spontaneum*. *Genetics* 114, 1271-1291.
- IBPGR. 1985. Ecogeographical surveying and in situ conservation of crop relatives. IBPGR Secretariat. Roma.
- Keim, P., R.C. Shoemaker y R.G. Palmer. 1989. Restriction fragment length polymorphism diversity in soybean. *Theoretical and Applied Genetics*. 77:786-792.

- Ladizinsky, G. 1985. Founder effect in crop-plant evolution. *Economic Botany* 39: 191-199.
- Orellana, R., L. Villers, V. Franco, y L. Ojeda. 1985. Algunos aspectos ecológicos de los Agaves de la Península de Yucatán. En: C. Cruz, L. del Castillo, M. Robert and R. N. Ondarza [eds.], *Biología y aprovechamiento integral del Henequén y otros Agaves*, 39-54. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán.
- Reddy, V.K. y S.M. Reddy. 1987. Screening of indigenous plants for their antifungal principle. *Pesticides* 21:17-18.
- Ruz, A. 1981. *El Pueblo Maya*. Savat Editores. México.
- Sarukhán, J. 1985. Ecological and social overviews of ethnobotanical research. *Economic Botany* 39(4): 431-435.
- Shaktu, N.S.D. y P.K. Menon. 1983. Larvicidal property of three species of genus *Agave* (Fam: Amaryllidaceae). *Journal of Communicable Diseases* 15:135-137.
- Shoeb, H.A., A.A. Hassan, y M.A. El Askalany. 1984. The molluscicidal properties of some Agavaceae, *Agave kerchovei* and *Agave angustifolia* (sabbar afrangi) on *Lymnaea* snails. *Assiut Veterinary Medical Journal* 13(25):349-354.
- Schwanitz, F. 1966. *The origin of cultivated plants*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Vavilov, N.I. 1926. Studies on the origins of cultivated plants. *Bulletin of Applied Botany, Genetics, and Plant Breeding* 16:139-248.

CAPÍTULO 2

ESTUDIOS SOBRE EL GÉNERO *Agave* EN YUCATÁN, MÉXICO I. PASADO Y PRESENTE DE SUS USOS Y DIVERSIDAD DEL GERMOPLASMA.

AGAVE STUDIES IN YUCATAN, MEXICO. I. PAST AND PRESENT GERMPLASM DIVERSITY AND USES¹

PATRICIA COLUNGA-GARCÍA MARÍN AND FILOGONIO MAY-PAT

Colunga-GarcíaMarín, Patricia and Filogonio May-Pat (*Centro de Investigacion Cientifica de Yucatan, A.C. Apartado Postal 87, Cordemex. Merida, Yucatan. 97301 Mexico*). AGAVE STUDIES IN YUCATAN, MEXICO. I. PAST AND PRESENT GERMPLASM DIVERSITY AND USES. *Economic Botany* 47(3):312-327. 1993. *Henequén (Agave fourcroydes)* is believed to have been domesticated by the Maya from *Agave angustifolia* and has been of great economical and cultural relevance in the Mexican State of Yucatan since pre-Hispanic times. Although at the beginning of this century, the recorded diversity included eight cultivated variants, our ethnobotanical exploration reveals only three, one of them in very small populations. Three wild variants with different fiber quality and possibly three ecotypes were found in our study. The documented use of agaves in the Peninsula of Yucatan is as a source of fiber. However, ethnobotanical exploration revealed that wild and cultivated variants have over 40 traditional uses. Medicinal use is the most diverse, followed by its use in construction, as utensils, and for textiles. The most frequent uses are as fiber, fuel, construction material, and medicine. One of the most interesting uses of these species is as food; this may have been important in the domestication of the plant.

Estudios sobre Agave en Yucatan, Mexico. I. Usos y diversidad pasada y presente de su germoplasma. Presumiblemente domesticado por los mayas a partir de *Agave angustifolia* Haw., el henequén (*Agave fourcroydes* Lem.) ha mantenido gran relevancia economica y cultural en el estado mexicano de Yucatan. De acuerdo a la exploracion etnobotanica realizada, la diversidad registrada a principios de siglo, de ocho variantes cultivadas, ha sido reducida a tres, una de ellas en poblaciones muy pequenas. Para la especie silvestre, la exploracion revelo tres variantes distintas en calidad de fibra y tres posibles ecotipos. Su uso pasado y presente mas documentado es el de fibra. Sin embargo, la exploracion etnobotanica indico que actualmente tanto las variantes cultivadas como las silvestres, reciben mas que 40 formas de uso tradicional. El uso mas diverso es el medicinal, seguido de los de construccion, utensilio y textil. Sus usos mas frecuentes son los de fibra, combustible, construccion y finalmente del medicinal. Uno de sus usos mas interesantes es el alimenticio, ya que este pudo haber tenido importancia en fases historicamente incipientes de su evolucion bajo seleccion del hombre.

Key Words: germplasm; Agave; fiber; henequén; sisal; ethnobotany; Agavaceae.

Historically, the genus *Agave* has been of great economic and social importance for the people of Middle America and Arid America. The genus ranges throughout the Southwest of the United States, Mexico, Central America and the Antilles and, according to Gentry (1982), includes 136 species. Middle America, where it has been used by humans as a source of food, drink and fiber for at least 9000 years (Callen 1965), is the center of its greatest diversity in use and cultivation.

Henequén (*Agave fourcroydes*), is a cultivated species known worldwide for its fiber. It was apparently domesticated from the wild species, *A.*

angustifolia, (Engelmann 1875) by the Maya of the Peninsula of Yucatan during pre-Hispanic times (de Landa 1978). In this area, henequén is still of great economic and cultural importance. Outside of the Peninsula, only in Cuba and in the Mexican state of Tamaulipas, could henequén cultivation be described as an important crop. Its first cultivation in these areas was based on Yucatan germplasm.

During the pre-Hispanic period, henequén production was important, not only for family consumption but for use in navigation, the building of monuments, and commerce. It may have been exported to other Middle American groups (Ruz 1981).

¹ Received 22 September 1992; accepted 5 May 1993.

During the colonial period the importance of henequén persisted as a source of hard fiber used primarily for navigation ropes. The international market for henequén gradually expanded, and during the late nineteenth Century there was such a great demand for henequén that its cultivation transformed the fields of Yucatan into great plantations of henequén. This great demand was favored by the invention in 1895 of a fiber-extracting machine for rasping and cleaning henequén and later by the invention of the grain harvesting combine. In 1880, binder twine was adapted to this machine for the harvest of wheat (García-Quintanilla 1985; Peniche-Rivero 1985). The State of Yucatan was the first area in the world to dramatically increase the production and exploitation of hard fibers, and it was the only world supplier from 1870 to 1901 (Hasson 1984).

By the end of this period, the international market was dominated by sisal, the fiber of *Agave sisalana*. This species was originally cultivated in the State of Yucatan, although to a considerably lesser extent than henequén, because of its poor adaptation to the limitations of the agroecology of Northern Yucatan: mainly its extremely rocky soils and low annual rainfall (500–1000 mm). In 1836, sisal was taken from the port of Sisal, Yucatan, via Florida, U.S.A., to be cultivated in the United States of America and the English colonies in Africa, and later to Brazil where it currently has very low production costs. The fiber obtained from both species, *A. sisalana* and *A. fourcroydes*, is known as sisal hemp in English. In Spanish, they are distinguished as *sisal* and *henequén* (a word of Caribbean origin). In Mayan they are referred to as *yaax ki* (greenish henequén) and *sacki* (whitish henequén). At the beginning of the 1970s, the production of synthetic fibers decreased the market for all natural fibers. Because of its high production costs, henequén has been losing in competition with synthetics and other natural fibers. Although during an early period, henequén from Yucatan dominated the world market, by 1980 it represented only 11% of the world production of natural hard fibers, and was fourth in importance after *A. sisalana* (49.5%), *Musa textilis* Nee (abaca) (16.7%), and *Cocos nucifera* L. (coir) (15.9%) (García and de Sicilia 1984). Given this international situation, the State of Yucatan has had to adjust its henequén production policies. In 1982, henequén production represented 30% of Yucatan's

agricultural production, and 30% of the economically active population worked in henequén production. Accordingly, the decline of henequén production has a strong economic and social impact on this State.

Given this situation, policies of the State of Yucatan with respect to henequén have focused mainly on: (1) reducing the production area; (2) reducing production costs, and (3) searching for new uses with high added value. In order to reduce production costs, an attempt has been made to improve cultivation systems with new techniques, to limit cultivation to agro-ecological areas with maximum productivity, and to genetically improve the crops.

In order to find new alternative uses, several avenues have been explored, including the use of: leaf juice to obtain steroid precursors; long and short fibers to obtain chemical cellulose materials; and pulp waste from fiber extraction to improve the quality of soil, and for cattle feed.

Henequén is a high quality natural hard fiber, it is well adapted to the extremely rocky soils and low annual rainfall of northern Yucatan, and grows with little care. These factors as well as the necessity to increase its productivity and to diversify its use, lend importance to the study of its germplasm diversity and traditional uses and that of its putative wild ancestor in the Peninsula of Yucatan, its center of origin and diversity. This paper presents the results of an ethnobotanical exploration of the germplasm diversity of both cultivated and wild agaves in the State of Yucatan, and the documentation of their traditional uses and cultivation.

METHODS

The ethnobotanical investigation was based on the methods proposed by Hernández-Xolocotzi (1970). Ethnohistorical sources and related works were reviewed for historical background, as were historic agronomical and statistical works. Taxonomic works of the genus *Agave* were also reviewed, the Gray and Kew Indices, the Mexican herbaria MEXU (National Herbarium, Universidad Nacional Autónoma de México); XAL (Instituto de Ecología Herbarium) and CICY (Centro de Investigación Científica de Yucatan Herbarium) as well as the local germplasm collections.

Thirty-two localities distributed throughout the henequén producing zone and including other areas where agaves are used for household con-

sumption or for arts and crafts, were studied between 1985 and 1987 (Fig. 1). These localities were visited repeatedly, and the *ejidatarios* (those peasants in charge of *ejidos*—communal agricultural lands), small private henequén producers, artisans, midwives, and other peasants were interviewed, both in their homes and on their plantations. Approximately 300 botanical specimens were collected in these localities and along the coast between Sisal and Dzilam de Bravo, where wild agave populations may also be found. Part of this material has been deposited in the CICY and XAL herbaria; the living specimens are grown under uniform conditions in the Regional Botanical Garden of the Centro de Investigacion Cientifica de Yucatan (CICY).

RESULTS

THE ECONOMIC VARIANTS: HISTORY, DISTRIBUTION AND CULTIVATION

Direct archaeological evidence of the diversity of agaves used in the Peninsula of Yucatan during the pre-Hispanic period is not available. Most of the pre-Hispanic codices were burnt by Fray Diego de Landa, bishop of Yucatan from 1572 to 1579. The Dresden, Tro-Cortesian and Perez Codices are extant, but they provide no relevant information on this matter (Lee 1985).

The Colonial Period

In common with most of the plants cultivated in the Peninsula of Yucatan, no sources providing direct evidence of diversity and use are found until the sixteenth century in Fray Diego de Landa writing in 1566 (de Landa 1978), the Historical-Geographical Relations of the Government of Yucatan written from 1579 to 1581 (de la Garza et al. 1983), and the colonial dictionaries of the Yucatecan-Mayan language (Alvarez 1980). Transliteration of Mayan terms varies in the different sources.

De Landa's 1566 reference on henequén or *ki*, cultivated agave, only mentions that it was cultivated in house-gardens, and was of much better quality than the wild species (de Landa 1978). *The Relations of Yucatan* (1579–1581) refers to the uses of agave but mentions nothing of the variants that may have existed (de la Garza et al. 1983). However, the colonial dictionaries mention *ci* or henequén and *yaaxci*, greenish henequén, according to Alvarez (1980), who pro-

vides evidence for the existence of at least two variants during this period: *sac ki* or whitish henequén and *yaax ki* (greenish henequén). These two are now the most abundant. It is possible that *sac ki* or whitish henequén is referred to only as *ci* in the dictionaries because it was the most abundant variant and that commonly known as henequén. However, it was probably necessary to add the adjective *yaax* or greenish to the other variant to make clear the difference with the more common, *ci*. Nevertheless, because these sources provide no further description of the plants, we cannot rule out the possibility that *yaxci* was used to refer to *A. sisalana*, a species which receives the same name in Mayan.

The Post-Colonial Period

From 1814 to 1914 henequén was cultivated in plantations for export. It was not until then that statistical and agronomic manuals made detailed descriptions of the variants of cultivated agaves. These manuals describe the cultivation of the wild species or *chelem*, and of seven variants: *yaax'ki*, *sac ki*, *chucum ki*, *bab ki*, *kitam ki*, *xtuk ki* and *xix ki*. The descriptions of these variants distinguish among them in terms of their morphologic features, environmental adaptations, and (Table 1) characteristics of their fiber. However, the descriptions of different authors are not fully in accord, and in certain cases are contradictory (Barba 1895–1896; Bolio 1914; de Echánove 1814; Espinosa 1860; Regil and Péon 1853). Although archaeological evidence is lacking it may be assumed that at least these seven variants were worked and developed by the Mayans before the arrival of the Spaniards. Certain variants may have disappeared or were not mentioned: *xtuk ki*, is mentioned only by Barba (1895–1896) who states that in his time it was scarcely known. In 1914, Bolio says that the variants mentioned were present in almost all plantations, and that none of these grew only one type. The work of Espinosa (1860) contains the most detailed description of the distribution of the variants during that period: *chelem* was a wild variant which grew abundantly on coast lands, where its experimental cultivation was initiated. *Yaxqui* was cultivated in fertile rock-free lands, such as those used for sugar cane in the eastern Yucatan. This variant was used mainly for making hammocks. *Sacqui* was grown on rocky lands and on coastal sand lands. It was the variant cultivated in the greatest quantities for

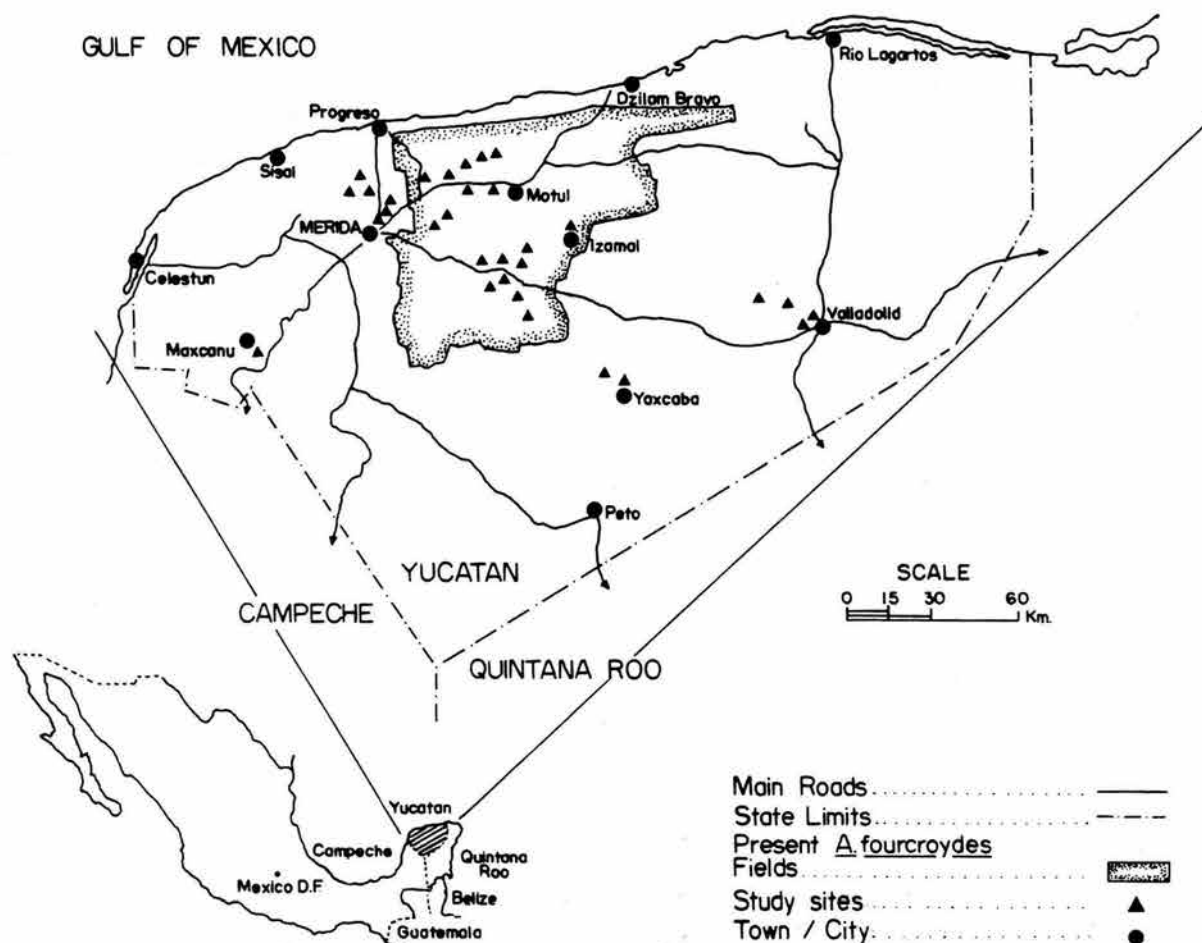


Fig. 1. Ethnobotanical study sites.

export. *Chucumqui* was grown on the same type of land and it is considered by him to be similar to *sacqui*. The only difference mentioned is that the fiber of *chucumqui* was thicker and less flexible. Espinosa mentions that *babqui* produced twice as many leaves, but these were thinner and produced less fiber than *sacqui*. However, the filaments were of better quality. Finally, he describes *quitamqui* as a variant with short and thin leaves which produce little filament. Barba (1895–1896) makes reference to the scientific names of the variants but does not cite their authors. As shown in Table 2, the same common name has been used sometimes for taxonomically distinct agaves. Barba mentions that E. MacKinney (a Yucatecan botanist) identified the variants *tchelem* as *A. silvestris*, *yax-ci* as *A. sisalana*, *sac-ci* as *A. americana*, *chucum-ci* as *A. purpurea*, *bab-ci* as *A. angustifolia*, and *citam-ci* as *A. minima*.

During this same period (from the beginning

TABLE 1. VARIANTS OF YUCATAN CULTIVATED AGAVES AND FIBER CHARACTERISTICS IN STATISTICAL AND AGRONOMIC MANUALS 1814–1914.

Mayan name	de Echánove 1814	Regil and Peón 1853	Espinosa 1860	Barba 1895–1896	Bolio 1914
<i>Chelem</i>	X	X	X ¹	X ¹	X ^{4.8.8}
<i>Yaax ki</i>	X	X ^{1.2.2}	X ^{2.2.3}	X ²	X ^{5.4.2}
<i>Sac ki</i>	X	X ^{2.2.1}	X ^{3.1.2}	X ³	X ^{6.2.1}
<i>Chucum ki</i>			X ^{4.3.1}	X ⁴	X ^{7.3.3}
<i>Bab ki</i>			X ⁵	X ⁵	X ^{2.7.5}
<i>Kitam ki</i>			X ⁶	X ⁶	X ^{1.6.2}
<i>Xtuk ki</i>				X ⁷	
<i>Xix ki</i>					X ^{8.1.4}

^{1–8} The first number indicates the slenderness of the fiber, the second refers to the quantity, the third to the length. The number, considered in a progressive scale from 1 (best) to 8 (worst), represents the relative value that each author gives to each variant in comparison with the others.

TABLE 2. AGAVE VARIANTS REPORTED IN THE PENINSULA OF YUCATAN, AND THEIR MAYAN NAMES AS TRANSLITERATED BY VARIOUS AUTHORS

Species	Engelmann 1875	Barba 1895-1896	Trelease 1920	Souza-Novelo 1940	Gentry 1982
<i>A. angustifolia</i> Haw.		<i>Bab-ci</i>		<i>Bab-ki</i>	*
<i>A. americana</i> L.		<i>Sac-ci</i>			
<i>A. decipiens</i> Baker					*
<i>A. fourcroydes</i> Lem.			<i>Sac-ci</i>	<i>Sak-ki</i>	
<i>A. ixtli</i> Karw.			<i>Bab-ci</i> <i>Chelem</i> <i>Chucum-ci</i> <i>Citam-ci</i> <i>Pita-ci</i> <i>Xix-ki</i> <i>Xtuc-ci</i>		
<i>A. minima</i> Dutra?		<i>Citam-ci</i>		<i>Kitam-ki</i>	
<i>A. purpurea</i> Souza-Novelo?		<i>Chucum-ci</i>		<i>Chucum-ki</i>	
<i>A. rigida</i> Mill.	<i>Chelem</i>	<i>Tchelem</i>			
<i>A. rigida</i> Mill. var. <i>longifolia</i> Engelmann	<i>Sacci</i>				
<i>A. rigida</i> Mill. var. <i>sisalana</i> Engelmann	<i>Yaxci</i>				
<i>A. silvestris</i> Dutra?				<i>Ch'elem-ki</i>	
<i>A. sisalana</i> Perrine		<i>Yax-ci</i>	<i>Yaxci</i>	<i>Ya'ax-ki</i>	
<i>A. viridis</i> Souza-Novelo				False <i>Ya'axki</i>	

? Author uncertain.

* No variants reported from Peninsula of Yucatan.

of nineteenth to the beginning of the twentieth century), American researchers developed a strong interest in the cultivation and use of he-nequén in Yucatan because the U.S.A. was the most important purchaser and there was interest in cultivating it in their own country.

In 1834 H. Perrine wrote a letter (Perrine 1838) to the American Secretary of State in which he describes *yashqui* and *sacqui* as two variants of *A. sisalana*. He described *sacqui* as the variant with most abundant fiber, although of lesser quality than *yashqui*. In this letter he also mentioned that even though these two were the most valuable for cultivation, there were other wild agave variants in the woods and plains of Yucatan such as *chelem* and *chulul-qui* which deserved to be taken to Florida. In 1836, H. Perrine took *A. sisalana* to Florida. In a document published by The U.S. House of Representatives, Schott (1870) almost literally transcribed Espinosa's (1860) description of the existing variants during that period and also widely described different aspects of their cultivation. He did not provide any identification of them.

In a U.S. Department of Agriculture document, Edwards (1924) mentions three variants

of *A. fourcroydes* which were the principal cultigens. The most abundant was *sac-ci*, followed by *chucunci* and *qitan-ci*. Other variants cultivated were *bab-ci*, *chelen-ci* and *xix-ci*. The taxonomic works of the genus *Agave* also report infra-specific diversity in the Peninsula, assigning the variants to different taxonomic groups (Table 2).

Based on the works of Perrine (1838) and on the works and collections of Schott (1870), Engelmann (1875) described *A. rigida* Mill., and assigns *chelem* to this species. He considered *sac-ci* as *A. rigida* var. *longifolia* Engelmann, and *yaxci* as a possible variant of this species: *A. rigida* var. *sisalana* Engelmann. He noted the other variants cited by Schott (1870), and considered *chelem* to be an ancestor of *sacci* and *yaxci*. Trelease (1920) judged *A. ixtli* to include the variants *bab-ci*, *chelem*, *chucum-ci*, *citam-ci*, *pita-ci*, *xix-ci* and *xtuc-ci*. He considered *sac-ci* or *sacqui* to be *A. fourcroydes* and *yaxci* or *yaxqui* to be *A. sisalana*. He also reported that the latter occurs in thorny forms which he calls *f. armata*, which can be as thorny as *A. fourcroydes* and *A. ixtli*. He further reported *A. sisalana* as a Chiapas cultigen and described *A. decipiens* as a

plant introduced to Southern Florida, presumably native to Yucatan.

The Yucatecan botanist Souza-Novelo (1940) provided the most important direct source of information from the first half of this century. Thanks to him, we have the most complete botanical description of six of the eight agave variants mentioned in the past century, plus another variant which had not been referred to before. His works also provide data regarding the importance and agronomic characteristics of the variants considered. He described the characteristics of these variants and the species to which they are assigned as follows:

Bab-ki or *A. angustifolia* was a cultivated species yielding finer fiber than that of *sak-ki*, as strong as *sak-ki*, with a pearl-white color, but with lower yield.

Sak-ki or *A. fourcroydes*, was the most extensively cultivated agave in Yucatan, and was the primary source of henequén fiber. Its principal use was in the manufacture of binder twine, and he reports that it produced 25 to 39 kilograms of fiber per 1000 leaves.

Kitam-ki or *A. minima* was described as a cultivated plant which could yield twice as much fiber as *sak-ki*; the fine fiber is described as very thin, silky, strong, and white.

Chukum-ki or *A. purpurea* (Souza-Novelo did not designate the author) produced fiber yielding approximately the same as *sak-ki*, but of poorer quality, because of its coarse and viscid fiber. The presence of small reddish spots on its leaves similar to those of *chukum* (*Pithecellobium albicans* Benth.) is characteristic of this variant of henequén.

Ch'elem-ki or *A. silvestris*, grew naturally on the coasts. According to Souza-Novelo it produced a greater number of fruits than other variants, and when cultivated, the plant yielded approximately half as much fiber as *sak-ki*. However, by the time his report was written, it was no longer cultivated.

Ya'ax-ki or *A. sisalana* originated, according to Souza-Novelo, in the eastern Yucatan. Its fiber is described as silkier and more marketable than that of *sak-ki*. Souza-Novelo suggested that it should be cultivated in the rich lands of the state because, unlike other cultivated agaves, its yield does not diminish when it is planted in fertile lands. He also noted that it was considered to be of little value in Yucatan.

False *ya'ax-ki* or *A. viridis* Souza-Novelo is

described only by Souza-Novelo. He notes that it is very similar to *sak-ki*, but the color of its leaves is greener. Its fiber has the same characteristics as *sak-ki*, so producers mix them both. This variant differs from *A. sisalana* by the teeth on the edges of its leaves.

Finally, Gentry (1982) wrote the most recent review on the genus *Agave*. He acknowledges only two species from the Peninsula of Yucatan: *A. fourcroydes* and *A. angustifolia* (this one with 20 synonyms). He lists *A. decipiens* as a species to which certain collections from Yucatan belong, but it is actually known only in the south of Florida. He considers *A. sisalana* not a native of Yucatan, but of Chiapas, because he found no collections from Yucatan, nor any indication that it was cultivated there. He does not consider any of the other cultivated variants described by the above authors.

Among the herbaria examined, only the CICY has collections showing variation of cultivated fiber agaves in the Peninsula, where *A. fourcroydes* or *sac-ki* (Orellana 69), *A. minima* or *kitam ki* (Orellana 99), and *A. viridis* or *yaax ki* (Orellana 52) are recorded. *Agave ixtli* (Ojeda 13) and *A. angustifolia* (Orellana 98) are wild species which are also documented from Yucatan. *Agave ixtli* is an *A. angustifolia* synonym in agreement with Gentry (1982). The live plant collections of CORDEMEX S.A. de C.V. and of the Mochocha Experimental Field of the Center of Forestry, Agricultural and Cattle Investigations of Yucatan (CIFAP-YUC) were established around 1975. The three variants identified in the herbaria are present in these collections. Nevertheless, the collection records lack botanical identification and collection data. At CIFAP-YUC, the samples of *yaax-ci* are not identified by their common name.

VARIANTS CURRENTLY USED

Our ethnobotanical exploration reveals the presence of only four of the eight cultivated agave variants registered at the beginning of this century. A brief description of their morphology and productivity is given below. Leaf margins of the first three are shown in Fig. 2. All herbarium vouchers cited are deposited in the CICY herbarium.

Sac-Ki

The most extensively cultivated variant is *sac ki* or whitish henequén (Colunga 304). In 1814

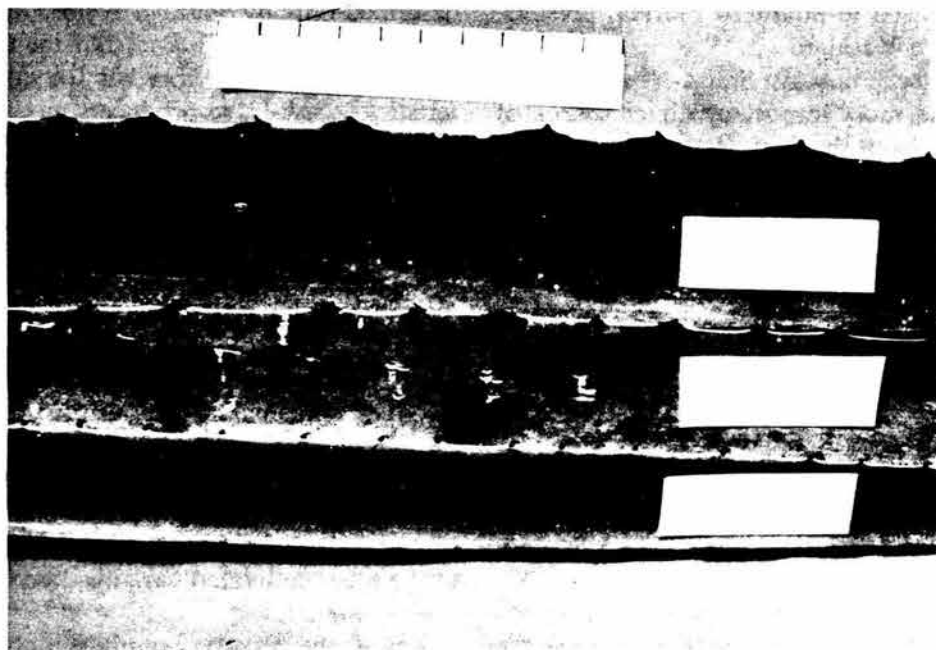


Fig. 2. Henequén variants currently cultivated in Yucatan.

it was considered the most adequate for cordage because of its high yields of long, thick, and heavy fiber. For this reason, this variant has dominated production since the last century. Its only disadvantage according to modern producers, is its low production of suckers, which are important to establish new plantations. This variant corresponds to Gentry's (1982) *A. fourcroydes*, as it has been identified in Orellana collections deposited at CICY herbarium and has been cited by Estrada-Loera (1988). It is mainly distinguished by its glaucous sheen.

Yaax Ki

The second most abundant variant is *yaax ki* or greenish henequén (*Colunga 303*). This variant is very similar to *sac-ki*, but its leaves are wider and more succulent, the green color is darker, and lateral thorns are slightly bigger, both at the base and along the length of the leaves. Its fiber is finer. Although *yaax ki* produces a greater quantity of waste pulp than fiber in comparison to *sac ki*, this feature makes *yaax ki* more resistant to droughts. This variant corresponds to the *A. viridis* described by Souza-Novelo (1940), as it has been identified in Orellana collections at CICY and cited by Estrada-Loera (1988). *Yaax ki* is different from *A. sisalana*, also described by Perrine (1838) with this common name. *Agave sisalana* was not found in any plantation or house-

garden cultivated for commercial production in Yucatan, neither was it found as wild populations.

Kitam Ki

The third most abundant variant has been referred to as *kitam ki* or *jabali henequén* (*Colunga 362*) in the collections made over the past 20 years. This variant is considerably different from those previously described: it has a shorter life cycle, its stem is between one half and a third of the length of that of *yaax ki* and *sac ki*, its leaves are shorter and narrower, with a glaucous color, and show a typical reddish-purple color on its margins. The lateral thorns of leaves are more abundant, have a hook-like shape and a reddish color, while the lateral thorns of the other variants are straight and dark brown. It yields less fiber, but this fiber is much softer, and it produces a greater number of suckers. It should be noted that the farmers who provided information on this plant did not assign a name to it, although some of them cultivated it. Those who did not cultivate this variant mistook it for the wild species *A. angustifolia*. Previous collections of this plant were designated *kitam ki*, and were identified as *A. minima* (probably only by association with the common name). Dutra (1909) was said by Trelease (1920) to have first described *A. minima* but according to Estrada-Loera (1988), pro-

vided no diagnosis. Nevertheless, it may have been described before Dutra (1909), because Barba (1895–1896) had recorded this name—without the author. We note, however, that this binomial is not registered in the Gray Herbarium Index nor in the Index Kewensis, and we have been unable to find the original diagnosis. Souza-Novelo (1940) briefly describes *A. minima*, and he considered the author to be Dutra, as did Trelease (1920). As noted by Estrada-Loera (1988), Souza-Novelo's description is not in accordance with the material we are referring to here, nor with the botanical material collected by Orellana and deposited in the CORDEMEX and CIFAP-YUC collections under this common name *kitam ki*. The characteristics of *kitam ki* are very different from those of *A. fourcroydes* and *A. viridis*. Estrada-Loera (1988) judges that it is evident that *kitam ki* characteristics correspond quite well with Souza-Novelo's (1940) *A. purpurea* or *chucum ki*. Because of its reddish color on the edge of the leaf, we concur, although the characteristics of its fiber and life cycle are not in agreement with this description.

Souza-Novelo (1940) does not mention the author for *A. purpurea* but in the Gray Herbarium Index and the Index Kewensis Souza-Novelo is regarded as the author. As in the case of *A. minima*, it seems to have been described before, because Barba (1895–1896) had reported this species (without mentioning the author).

Xix Ki

The fourth variant is *xix ki* (*Colunga* 305), also known as *chac ki* or *chucum ki* by some farmers. It is very similar to *sac ki*. Its most outstanding feature is the presence of brown spots on the leaves, which according to these farmers, are always present regardless of growth conditions. They are said to become apparent during the first years of the plant's life, and that they also affect its fiber, which shows the brown spots in the area corresponding to the spots on the surface of the leaf. The information provided by farmers on what plants belong to this variant was inconsistent. According to our observations, there are no clear differences between this variant and *sac ki*. Therefore, we consider that it belongs to *A. fourcroydes*. The wild species called *chelem* by the Maya shows a gradient in morphological variation, previously reported by Orellana et al. (1985). This variant includes small forms which grow on the coastal dunes (*Colunga* 151), me-

dium size forms from the tropical subdeciduous forest (*Colunga* 206), and larger forms which grow in the tropical deciduous forest in the south of the State of Yucatan (*Colunga* 161).

That these three forms correspond to Gentry's (1982) description of *A. angustifolia* has been pointed out by Colunga collections at CICY and Estrada-Loera (1988). The tropical subdeciduous and deciduous forest populations are wild variants valued by the peasants for the fiber they produce. These plants are appropriate for products that would be in contact with the human body for a considerable period of time such as hammocks, *mecapales* (head bands used to support backpacks), knapsacks and sandals. The agronomic manuals from the late nineteenth century indicate that the wild species was then cultivated and, according to some informants, there was a plantation 25 years ago which produced fiber for cloth. All current references regarding the uses of this plant refer to it as gathered from wild populations. Gathering used to be organized in groups and took several days. At the present time gathering is carried out individually by certain artisans who recognize three variants among the tropical deciduous forest populations according to the quality of their fibers: yellowish chelem (*Colunga* 289), greenish chelem (*Colunga* 282), and whitish chelem (*May* 505). The fiber of whitish chelem is most similar to cultivated agaves, especially to *kitam ki*. Yellowish chelem is the least useful because its fiber can be easily broken. Greenish chelem shows intermediate characteristics.

DISTRIBUTION, ABUNDANCE AND CULTIVATION

These aspects are in close relationship with the land where they are cultivated, namely: ejidos, private property parcels, and house-gardens. *Yaax ki*, *kitam ki* and *xix ki* can be found in ejidal lands as a consequence of the lack of control the ejidatario has on the productive process. According to the technical regulations outlined by the bank (BANRURAL) providing credit to the farmers, the material to be planted should be selected, and exclusively *sac ki*. However, the propagation material is frequently scarce, and cultivation practices are carried out carelessly. Therefore, it is not infrequent to find farmers planting any type of material they can find, occasionally including the wild species (*A. angus-*

tifolia). The only variants that are harvested in ejido lands are *sac ki* and *yaax ki*, because the leaves of *kitam ki* and *chelem*, do not fulfill the requirements established by CORDEMEX, the state dependant company which was in charge of processing the fiber until 1990. In contrast, reproductive materials are carefully selected to be planted in private property parcels. *Sac ki* predominates in these lands, but other variants may be planted for other reasons: If the parcel owner is beginning or extending his area of cultivation, he will buy or obtain propagation material according to his economic means and may have to plant material which he knows is not best for his purposes. Later he will be able to substitute this material for *sac ki*. On the other hand, the parcel owner may be interested in cultivating variants other than *sac ki*. We have found parcel owners cultivating *yaax ki* and *kitam ki* because they like the quality of their fiber and growth characteristics. Finally, the owners of house-garden plantations are generally weavers or people who sell the leaves to the weavers. Because these producers are interested in the different quality of various fibers, appropriate for different products, they sometimes plant *yaax ki* and *kitam ki*, but seldom *xix ki*.

PAST USES

The use of agaves in the Yucatan Peninsula during pre-Hispanic times is documented in several figures of the Dresden and Tro-Cortesian Codices, presumably done in the thirteenth and fifteenth centuries respectively (Lee 1985). In a review of the relationship between the Maya and henequén, Irigoyen (1950) reproduced some of these figures. They show several human figures, fishing, hunting, or carrying bags, using cordage or nets which the author asserts were made from agave fibers. In addition, this book has a reproduction of an illustration of the "god F," from the Tro-Cortesian Codex, where the god is holding in his hand what is probably a bundle of agave fibers.

Physical evidence of these uses is cited by Thompson ([1899] in Gentry 1982), and Camara-Zavala (1977). Thompson examined many broken figures of pre-Hispanic origin made of stucco, concluding that the molds had been made of henequén. Camara-Zavala inspected a piece of carbonized cloth, obtained from the Sacred Well of Chichen Itza, which he believed was made of henequén fiber.

The Chilam Balam de Chumayel, a book probably based upon hieroglyphs written by Mayan priests in the sixteenth century, mentions sandals made of henequén fiber (Barrera-Vázquez and Rendón 1984). The *Relation of Merida of Don Martin de Palomar* (de la Garza et al. 1983) describes that "from the root of this tree, the Indians make wine mixed with bee's honey and the roots of other trees, but the first root is the most important." Another very interesting reference from the sixteenth century is Rogerio de Bodeham's chronicle *Voyage to the Gulf of Mexico*, written in 1564 (cited by Irigoyen 1950). Here de Bodeham says that "around Merida and in other parts of New Spain, there grows a certain plant called 'maguey' which produces wine, vinegar, syrup, sugar and hemp cord, ropes and the shoes the Indians use are obtained from its leaves." The book also says that "at the tip of each leaf of this singular plant, grow sharp spines as awls which they use to pierce everything." Because of the common name this chronicler used for the plant, we are not sure whether he was referring to *A. americana* L., a species that is not native to the State of Yucatan and is very common in Central Mexico. In 1564, *A. americana* may have been known and cultivated in the Peninsula. At the present time this plant is found in the house gardens of many towns in the area. However, because native agaves are also used to prepare fermented beverages today, we believe that Rogerio de Bodeham may have referred to these native agaves, but called them "maguey" (a word of Caribbean origin) because this term was popularly used among the Spanish for all agaves. However, there is no other reference about its traditional use to obtain vinegar, syrup, and sugar. The Spanish-Mayan dictionary of Motul (Alvarez 1980) written in the sixteenth century, describes how the juice of the leaves that have not yet diverged from the shoot apex was used to cure fresh wounds. Most of the later sources that mention the traditional use of agaves describe only fiber uses (e.g., Barrera-Marín, Barrera-Vázquez, and López-Franco 1976; Roys 1931). Several exceptions which describe the medicinal uses of this plant are cited by Mendieta and del Amo (1981 [Anonymous 1949; Martínez 1934; Ossado 1834; Souza-Novelo 1942]). These works mention the use of young leaves from the area around the shoot apices of henequén, roasted, and applied topically to cure wounds, and the use of the juice of fresh leaves, also applied

TABLE 3. PAST USES OF NATIVE AGAVES FROM YUCATAN.¹

Use category	Inflorescence peduncle	Leaf	Stem	Root
Drinks				wine, vinegar
Food			syrup, sugar	
Medicinal		wounds (yl), "spasmodic disease" (lj), excretory system diseases, diabetes, skin infections, snake bite (yl), diuretic, gonorrhoea		snake bite, kidney cancer
Textile		cloth (f)		
Utensils		cords for nets (f), figure molds (f), sandals (f), ropes (f), awls (sp)		

¹ Information based on Alvarez (1980), Barrera-Vázquez and Rendón (1984), Cámara-Zavala (1977), de la Garza et al. (1983), Irigoyen (1950), Mendieta and del Amo (1981) and Thompson ([1899] cited by Gentry 1982).

f = fiber; lj = leaf juice; sp = leaf spine; yl = young leaf near the shoot apex.

topically, to cure "spasmodic disease." They cite uses of *A. ixtli* (synonym of *A. angustifolia* according to Gentry 1982): cooked root to treat kidney cancer; cooked leaves to treat diabetes, gonorrhoea, excretory system diseases and as a diuretic; crushed fresh leaves applied topically to cure skin infections; young leaves and roots applied topically for snake bite.

To summarize (Table 3), the most widely documented uses of this plant, from pre-Hispanic times to the present, are those of its fiber. Medicinal uses are also important, but are more frequent in contemporary literature. There are some references on its use to prepare fermented drinks, vinegar, syrup and sugar. None of the references distinguish among the uses of different cultivated variants, and except in the case of certain medicinal applications, no distinction is made between the wild plants and cultivated variants.

CONTEMPORARY USES

Our ethnobotanical exploration showed that all morphological structures of cultivated agaves are used throughout the State of Yucatan (Fig. 3 and Table 4). However, we found more intensive use within the henequén producing zone because of its abundance and prevalence in the farmers' every day life. Because *sac ki* is the most abundant, it is generally the form most used. Its fiber is preferred for commercial use, while *yaax ki* and *kitam ki* are valued more for domestic arts. Wild populations of *A. angustifolia*, both populations from the tropical subdeciduous and deciduous forests are used for their fiber and "whit-

ish *chelem*" is the most prized. All *A. angustifolia* populations can be employed for other purposes as described below, but those which are cultivated are more commonly used because of their availability.

Inflorescence peduncles (*boob* in Mayan) are used fresh for human consumption and medicine or dried as fuel and as a building material. When the fresh peduncle emerges and measures 50–70 cm, it may be cooked in water with or without sugar, in hot ashes, or pit-cooked. After being cooked, it may be fried and mixed with eggs or with some other foods, as would be any vegetable, or it may be mixed in ground corn to prepare tortillas. The peduncle is not often used for food, rather it is considered as an alternative in times when food supplies run short, especially in the henequén-producing zone of the State of Yucatan. In 1987, of all the people who knew about this form of utilization, only two elders had used it in their infancy or youth. Field verification of the use as food was made with one of these elder informants. Inflorescence peduncles between 39 and 62 cm in length were tested, the longer were sweeter and more palatable (Fig. 4 and 5).

In order to prepare a fermented beverage, the peduncle is cut when about 2 m long (before it grows panicle branches), cooked, and then mixed with fermented cooked corn. The mix is cooked again with bee's honey, left to ferment, and finally filtered. The water used to cook the peduncle may be used to treat liver and renal diseases. In 1987, only one elder had personally used it as a fermented beverage in his youth.

TABLE 4. PRESENT USES OF NATIVE AGAVES FROM YUCATAN.

Use category	Inflorescence peduncle	Leaf	Stem	Root
Bleach		cloths (lj)		
Construction	kitchen roofs, chicken coops, fences	building material (wp), temporary roofs		
Drink	fermented		crude juice	
Fire wood	cooking		cooking	
Food	a vegetable, mixed in cornmeal	pit-cooked	pit-cooked	
Medicine	liver disease, kidney diseases	rheumatic pain, scabies (lj), dandruff (lj), disinfect newborns' navel (lj), skin eruptions (f) (sl), reduce pain from spine laceration (sp), stop bleeding and reduce pain (sl)	tooth extraction (rs)	dysentery, regulate menstrual cycles, intestinal parasites (srt)
Textile		hammocks (f), bags (f), "mecapales" (f), fabrics (f)		
Utensils	poles	cover underground ovens, foundation for vegetable cultivation, tie roof and tamales, ropes (f), needles (sp), nails (sp), brushes (lb)	flower pots	

f = fiber; lb = leaf base; lj = leaf juice; rs = resin; sl = sucker leaves; srt = sucker root; wp = waste pulp.

When the inflorescence peduncle is fully developed and dry, it may be used as fuel, as a building material for structures which do not have to last more than 10 years (such as chicken coops, fences, roofs of kitchens, and the like), or as poles for collecting tree fruits. These uses are especially important in the case of variants cultivated in the henequén-producing zone because these areas lack natural vegetation needed to satisfy such needs. In these zones, the stalks have some commercial importance.

The leaf, fresh and entire, is used to cover underground ovens, as a foundation for elevated beds (*kanches* in Mayan) in vegetable gardens, and to make roofs in temporary constructions. When baked directly over fire and cut in strips it is used to secure the roofs of houses (Fig. 6) and to tie tamales on November 2nd, *El día de los muertos*. The entire leaf baked over fire is applied topically in order to treat rheumatic pain.

When the peduncle is about to emerge and all leaves have been harvested, the plant has only the bases of the leaves attached to the stem. The fresh stems with the leaf bases are pit-cooked,

the sections chewed for their juice and the fiber spat out. This use is infrequent. Dry leaf bases are used as brushes to wash clothes. This manner of washing clothes is widely used in Yucatan. The waste pulp obtained after extracting the fiber from the leaf is used as building material, mixed with a natural cement called *sascab* in Mayan. The juice obtained after extracting the fiber is used to bleach clothes, to treat scabies and dandruff, and as a disinfectant for the navels of newborn infants.

Long and short fibers find wide uses when twisted into ropes. They are also used for textiles such as hammocks, bags, and *mecapales* and until the beginning of this century, fabrics. For fabrics, henequén variants producing soft fibers and the wild species *A. angustifolia* were favorites (Fig. 7). Bags (*panwok* in Mayan) woven of this fiber are used locally to carry the seeds to planting sites, and are used to treat heat related skin eruptions. The affected person is bathed in water in which the bag is cooked with salt. Then the person is struck nine times with the same bag.

Leaf spines are used as needles, nails, and to

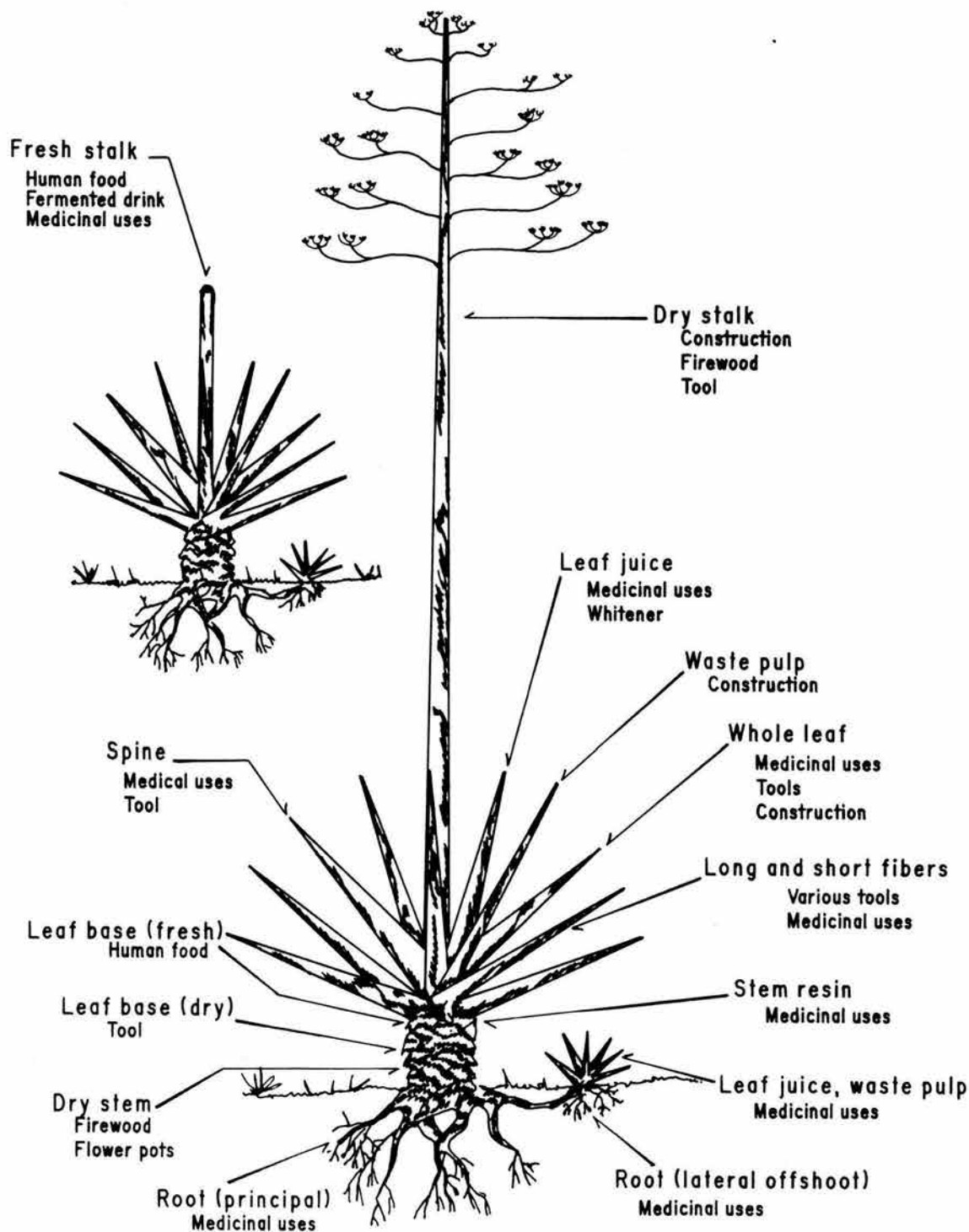


Fig. 3. Contemporary uses of *Agave angustifolia* and *A. fourcroydes* in Yucatan.

soothe the pain caused by spine pricks. The spine which hurt the person is heated on the fire, and is applied at the site where the person was pricked.

Stems are used for consumption by humans, as firewood, utensils, and have medicinal applications. In order to prepare a crude juice for

consumption (*aguamiel*), the peduncles, when they have grown to about 30 cm in length are cut, and the internal part of the stem is scraped. The stem is then covered, and on the following day small quantities of juice, considered an occasional treat, may be obtained for one day.



Fig. 4. Flower peduncle being prepared for cooking in earthen pit.

The fresh stems with the leaf bases attached are pit-cooked and eaten as described above. As in other food and beverage uses, these are best known in the henequén-producing zone. The dry stems, may be used as fire wood (Fig. 8) or as plantpots. The resin, secreted from the stem when the flower peduncle is about to emerge, can be applied to tooth cavities as part of an effort to break and extract the damaged tooth.

Roots are used to treat dysentery and regulate menstrual cycles. For these purposes the juice which is obtained by cooking and squeezing the roots is mixed with bee's honey and administered orally.

Sucker shoots, the juice and waste pulp from fresh leaves are applied locally to stop bleeding and to soothe pain from wounds. This is one of the most widely known medicinal uses. The leaves, cooked and ground, are applied locally to treat skin eruptions. The juice obtained after cooking and squeezing the roots is used as a treatment against intestinal parasites.



Fig. 5. Flower peduncle ready to be eaten after being pit-cooked.



Fig. 6. Fresh leaves baked directly over fire and cut in strips to be used to tie the roof thatch of houses.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

The diversity of agaves cultivated in Yucatan is gradually being lost as a consequence of the intensification of *sac ki* (*A. fourcroydes*) cultivation. *Sac ki* cultivation for cordage fiber began in the early nineteenth century. Until the beginning of the twentieth century, eight agave variants were cultivated. However, by 1940, only six variants were cultivated, and by the end of the 1980s, only three, one of these three only in very small populations. In the past there occurred artificial selection for different types of fiber and adaptation to different soil and precipitation conditions. This resulted in variants with different morphological characteristics and life cycles. Later, that variant which yields best in the rocky lands of the northern Yucatan and is most appropriate for cordage use predominated. The variants now grown (Table 3) are *sac ki* (*A. fourcroydes*), *yaax ki* (*A. viridis*) and *kitam ki*. The two latter variants lack complete and valid taxonomic descriptions. The evolutionary relationships among these three variants, and between the wild types and each cultivated variant will be treated in a separate paper.

Although *A. sisalana* is mentioned as a variant grown during the last century, it is no longer cultivated. Gentry (1982) did not consider this variant to be a native of the Peninsula of Yucatan, arguing that there are no collections from the area, and that it is not cultivated in the zone. However, the original description (Perrine 1838) was made based on Yucatecan plants, and later Engelmann (1875) also described this variant based on the Schott collections made in Yucatan. Additionally, several nineteenth century sources



Fig. 7. Mayan weaving a hammock of *Agave angustifolia* fiber.



Fig. 8. Dry shoots used as fuel in preparation of tortillas.

mention that this plant was actually cultivated, although to a lesser extent than *sac ki*. The colonial dictionaries (Alvarez 1980) probably referred to this species when they used the word *yaxci*. A detailed analysis of the evidence for Gentry's conclusion of *A. sisalana*'s possible origin from Chiapas is needed because if this were so, it must have been introduced to the Peninsula before the last century or maybe before the sixteenth century.

The differences found among the currently cultivated variants, relative to fiber quality, growth characteristics and environmental adaptation, suggest that an assessment of their potential for genetic improvement, and for their use in new products will prove valuable.

The variant most favored for cordage production during this century is *sac ki*. Our exploration revealed three different variants of wild species as regards quality of fiber, in addition to three possible ecotypes. It would be interesting to evaluate the importance of using this material in a program of genetic improvement. *Agave angustifolia* proved to be useful as a progenitor in the production of the 11648 hybrid, a backcross of (*A. amaniensis* Trelease & Nowell \times *A. angustifolia*) \times *A. amaniensis* (Lock 1962). This hybrid is of great economic importance in Africa, but it is not well adapted to the agro-ecological conditions of the Yucatan Peninsula.

We found that both cultivated and wild agaves have been used in more than 40 different ways. The most diverse usage category is in medicine, followed by construction, utensils, and textiles (Tables 3 and 4). Although ethnohistorical sources report few uses, we believe that there were many more which were not recorded or otherwise lost.

The most frequent of contemporary uses are as fiber for cords and textiles, stems and stalks for fuel, stalks as construction material, and various structures for medicinal purposes. One of the most interesting uses found was for human food. This may have been important in the evolution of this species during the early prehistoric phases of its use (Colunga-GarcíaMarín and Zizumbo-Villareal 1986), as has occurred with other agaves in Middle America (Callen 1965). Afterwards, when agriculture developed with such annual species as corn, squash and beans, henequén may have been used only as an emergency or famine food (as occurs now). The many different uses of henequén found in our study, suggest that there are others which have not been explored yet by agroindustry. The variety of medicinal uses which open the possibility of finding active components of interest for the chemical industry, in addition to saponins which are currently used. Molluscicidal properties of *A. angustifolia* have been reported (Shoeb, Hassan, and El Askalany 1984) and antifungal and larvicidal properties have been reported for other species (Reddy and Reddy 1987; Dharmshaktu, Prabhakaran, and Menon 1987; Shaktu and Menon 1983). The sugar content of the stem and inflorescence peduncle, now a food and beverage source, may have further potential. These structures, which are wasted as they rot or are burnt when the leaves are used, may provide raw materials for new economic purposes.

ACKNOWLEDGMENTS

This paper is part of the first author's doctoral thesis in the Center of Ecology of the National Autonomous University of Mexico (UNAM). We thank Roger Orellana Lanza for having introduced us to the agave

problems of the Peninsula of Yucatan, and for the basic literature provided on the topic; Daniel Zizumbo Villarreal for his valuable suggestions on the field work and information analysis; the late Efraim Hernández Xolocotzi for his comments on the development of the investigation, Enrique Estrada Loera for his help in the search of taxonomic literature; Lamberto Sulub Yah for his help in carrying out the field work; Silvia Teran for her help in consulting the sixteenth century sources; Robert Bye for his valuable contribution in the critical revision of the final manuscript; Ingrid Olmsted, and Tere Villarreal for translating the paper into English.

LITERATURE CITED

- Alvarez, C.** 1980. Diccionario etnolingüístico del idioma Maya Yucateco colonial. Vol. 1: Mundo físico. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Anonymous.** 1949. Plantas Medicinales de Yucatán. Unpublished original manuscript deposited at the library of the Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, Veracruz, México.
- Barba, R.** 1895–1896. El henequén en Yucatán. Boletín de la Sociedad Agrícola Mexicana. Nos. 19 and 20.
- Barrera-Marín, A., A. Barrera-Vázquez, and R. M. López-Franco.** 1976. Nomenclatura etnobotánica Maya. Una interpretación taxonómica. Instituto Nacional de Antropología e Historia. SEP. Colección Científica 36, México, D.F.
- Barrera-Vázquez A., and S. Rendón.** 1984. El libro de los libros de Chilam Balam. Fondo de Cultura Económica-Secretaría de Educación Pública. Lecturas Mexicanas 38. México, D.F. (Written in 1948.)
- Bolio, A. J. A.** 1914. Manual práctico del henequén, su cultivo y explotación. Empresa Editorial Católica, S.A. Mérida, Yucatán.
- Callen, E. O.** 1965. Food habitats of some pre-Columbian Mexican Indians. *Economic Botany* 19: 335–343.
- Cámara-Zavala, G.** 1977. Historia de la industria henequenera hasta 1919. Pages 657–725 in L. H. Hoyos-Villanueva, R. Irigoyen-Rosado, R. Ruz-Menéndez, and H. Lara y Lara, eds., *Enciclopedia Yucatanense*. Vol. III. Edición Oficial del Gobierno de Yucatán. México, D.F.
- Colunga-GarcíaMarín, P., and D. Zizumbo-Villarreal.** 1986. Diversidad y uso alimenticio del henequén: implicaciones para su proceso evolutivo y perspectivas de aprovechamiento. *Boletín de la Escuela de Antropología de la Universidad de Yucatán*. 13(77): 30–41.
- de Echánove, P. A.** 1814. Cuadro estadístico de Yucatán en 1814. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística*: 40–79.
- de la Garza, M., A. L. Izquierdo, M. del C. León, and T. Figueroa.** 1983. Relaciones histórico-geográficas de la Gobernación de Yucatán. Vols. I and II. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- de Landa, D.** 1788. *Relación de las cosas de Editorial Porrúa, S.A. México.* (Written in 1566.)
- Dharmshaktu, N. S., P. K. Prabhakaran, and P. K. M. Menon.** 1987. Laboratory study on the mosquito larvicidal properties of leaf and seed extract of the plant *Agave americana*. *Journal of Tropical Medicine and Hygiene* 90(2):79–82.
- Dutra, G.** 1909. Cultura do Sisal ou Henequen. *Boletim de Agricultura, Sao Paulo* 10(3):165–195.
- Edwards, H. T.** 1924. Production of henequen fiber in Yucatan and Campeche. United States Department of Agriculture. Department Bulletin No. 1278. Washington, DC.
- Engelmann, G.** 1875. Notes on *Agave*. *Transactions of the St. Louis Academy of Science* 3:291–322.
- Espinosa, J. D.** 1860. Manual de mayordomos de las fincas rústicas de Yucatán. Imprenta del autor. Mérida, Yucatán.
- Estrada-Loera, E.** 1988. Nomenclatura de los agaves nativos de Yucatán. Documento interno. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Mérida, Yucatán, México. 15 pp.
- García de F., A., and A. de Sicilia.** 1984. El mercado mundial de las fibras duras. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Mérida, Yucatán.
- García-Quintanilla, A.** 1985. Reflexiones sobre la historia de la producción henequenera en Yucatán. Pages 269–278 in C. Cruz, L. del Castillo, M. Robert, and R. N. Ondarza, eds., *Biología y aprovechamiento integral del henequén y otros agaves*. Centro de Investigación Científica de Yucatán. A. C. Mérida, Yucatán.
- Gentry, H. S.** 1982. *Agaves of continental North America*. The University of Arizona Press, Tucson, AZ.
- Hasson, L.** 1984. El desarrollo de la producción de fibras duras. Pages 11–20 in A. García de F., and A. de Sicilia, eds., *El mercado mundial de las fibras duras*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Mérida, Yucatán.
- Hernández-Xolocotzi, E.** 1970. Exploración etnobotánica y su metodología. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, Estado de México.
- Irigoyen, R.** 1950. Los Mayas y el henequén. Ediciones Zamná. Mérida, Yucatán.
- Lee, T. A., Jr.** 1985. Los códices Mayas. Universidad Autónoma de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
- Lock, G. W.** 1962. Sisal. Twenty-five years' Sisal research. Longmans, Green and Co. Ltd., London.
- Martínez, M.** 1934. *Plantas Medicinales de México*. Ediciones Botas, México.
- Mendieta, R. M., and del Amo S.** 1981. *Plantas medicinales del estado de Yucatán*. Compañía Editorial Continental SA de CV (CECSA). México, D.F.
- Orellana, R., L. Villers, V. Franco, and L. Ojeda.** 1985. Algunos aspectos ecológicos de los Agaves de la Península de Yucatán. Pages 39–54 in C. Cruz,

- L. del Castillo, M. Robert, and R. N. Ondarza, eds., *Biología y aprovechamiento integral del Henequén y otros Agaves*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Mérida, Yucatán.
- Ossado, R.** 1834. *El libro del judío o medicina doméstica, descripción de las virtudes de las yerbas medicinales de Yucatán, versión, estudio y notas adicionales de Dorothy Andrews Hearth de Zapata*. Mérida, Yucatán, México.
- Peniche-Rivero, P.** 1985. Evolución histórica de la producción de henequén en Yucatán. Pages 1–26 in C. Cruz, L. del Castillo, M. Robert, and R. N. Ondarza, eds., *Biología y aprovechamiento integral del Henequén y otros Agaves*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Mérida, Yucatán.
- Perrine, H.** 1838. Senate Document No. 300. 25th. Congress. 2d. Session. Washington, DC.
- Reddy, V. K., and S. M. Reddy.** 1987. Screening of indigenous plants for their antifungal principle. *Pesticides*. 21:17–18.
- Regil, J. M., and A. M. Peón.** 1853. Estadística de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística*. Vol. 3:237–338.
- Roys, R. L.** 1931. *The ethnobotany of the Maya*. The Tulane University of Louisiana, Middle American Research Series, Publication No. 2. New Orleans, LA.
- Ruz, A.** 1981. *El Pueblo Maya*. Salvat Editores. México.
- Schott, A. C. V.** 1870. The Jenequen or Sisal hemp. Pages 257–267 in H. Capron, ed., *Report of the Commissioner of Agriculture for the year 1869*. Executive documents printed by order of the House of Representatives during the second session of the forty-first Congress. Government Printing Office, Washington, DC.
- Shaktu, N. S. D., and P. K. M. Menon.** 1983. Larvicidal property of three species of genus *Agave* (Fam: Amaryllidaceae). *Journal of Communicable Diseases* 15:135–137.
- Shoeb, H. A., A. A. Hassan, and M. A. El Askalany.** 1984. The molluscicidal properties of some Agavaceae *Agave kerchovei* and *Agave angustifolia* (sabbar afrangi) on *Lymnaea* snails. *Assiut Veterinary Medical Journal* 13(25):349–354.
- Souza-Novelo, N.** 1940. Henequén, Ki. Colaboración del Instituto Técnico Agrícola Henequenero. Mérida, Yucatán.
- Souza-Novelo, N.** 1942. *Plantas Medicinales de Yucatán*. Unpublished original manuscript deposited at the library of the Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México.
- Thompson, E. H.** 1899. Sisal grass in Mexico. U.S.A. State Dept. Consular Rep. No. 607:1–14.
- Trelease, W.** 1920. Amaryllidaceae. Amaryllis Family. Pages 105–142 in P. C. Standley. *Trees and shrubs of Mexico*. Contributions from The United States National Herbarium. Vol. 23. Part 1. Smithsonian Press, Washington, DC.

CAPÍTULO 3

ESTUDIOS SOBRE EL GÉNERO *Agave* EN YUCATÁN, MÉXICO II. VALOR NUTRITIVO DEL PEDÚNCULO DE LA INFLORESCENCIA Y DOMESTICACIÓN INCIPIENTE.

AGAVE STUDIES IN YUCATAN, MEXICO. II. NUTRITIONAL VALUE OF THE INFLORESCENCE PEDUNCLE AND INCIPIENT DOMESTICATION¹

PATRICIA COLUNGA-GARCÍA-MARÍN, JULIAN COELLO-COELLO,
LIDA ESPEJO-PENICHE, AND LILIA FUENTE-MORENO

Colunga-GarcíaMarín, Patricia, Julian Coello-Coello (*Centro de Investigacion Cientifica de Yucatan, A.C. Apartado Postal 87 Cordemex. 97310 Merida, Yucatan, Mexico*), **Lida Espejo-Peniche, and Lilia Fuente-Moreno.** AGAVE STUDIES IN YUCATAN, MEXICO II. NUTRITIONAL VALUE OF THE INFLORESCENCE PEDUNCLE AND INCIPIENT DOMESTICATION. *Economic Botany* 47(3):328-334. 1993. Recent ethnobotanical exploration of henequén (*Agave fourcroydes*) in the Peninsula of Yucatan, Mexico, finds that inflorescence peduncles are used as emergency food and in the preparation of a fermented drink. Bromatological analysis and determination of total carbohydrates were made for the two length classes (ca. 3.30 m and ca. 0.60 m) which are consumed. The analysis of both the cultivated plant and its putative wild ancestor (*Agave angustifolia*) suggests that utilization of the inflorescence peduncles as food may have been involved in the initial stages of the history of its evolution under artificial selection, because the wild and the cultivated plants have similar palatability. The subsequent agricultural prevalence of annual crop species in the region was possibly responsible for the abandonment of henequén in the local diet. No significant differences are observed between the bromatological and total carbohydrate values of domesticated and wild plants. The preference for small inflorescence peduncles as a vegetable is a consequence of its significantly minor content of raw fiber and its larger content of total carbohydrates. As a fermented drink, longer peduncles are preferred because they provide more substrate material and because fiber can be eliminated by filtering. This agricultural by-product, almost totally wasted, has potential value as a source of carbohydrates and raw fiber.

Estudios sobre Agave en Yucatan, Mexico II. Valor nutricional del pedunculo de la inflorescencia y domesticacion incipiente. La exploracion etnobotanica reciente de henequén (*Agave fourcroydes*) en Yucatan, Mexico, indico el uso del pedunculo floral como alimento humano de emergencia y para elaborar una bebida fermentada. El analisis bromatológico y de carbohidratos totales en las dos longitudes que es consumido (alrededor de 3.30 m y 0.60 m), tanto del cultivado como del presunto ancestro silvestre (*Agave angustifolia*), indicaron que su uso alimenticio pudo estar involucrado en las fases historicas iniciales de su evolucion bajo seleccion artificial, ya que el silvestre presenta características agradables al gusto semejantes a las del cultivado. La posterior prevalencia de especies anuales en la agricultura de la region, posiblemente dejo atras la importancia de henequén en la dieta del area, por lo que no se detectan diferencias significativas entre el domesticado y el silvestre en relacion a su valor bromatologico y azucares totales. La preferencia actual del pedunculo pequeno como verdura de debe a su significativo menor contenido de fibra cruda y mayor contenido de carbohidratos totales. Como bebida fermentada, se prefiere la talla grande, pues asi se dispone de mas material y, como es colada, la fibra no se consume. Este esquilmo agricola, casi totalmente desaprovechado, tiene valor potencial como fuente de carbohidratos y fibra cruda.

Key Words: *Agave*; agavaceae; domestication; food; bromatological analysis; total carbohydrates.

Native to the Peninsula of Yucatan, henequén (*Agave fourcroydes* Lem.) has had considerable social and economic importance because of the

utilization of its fiber. *Agave angustifolia* Haw., the only wild species of agave in the area, is probably its wild progenitor (Engelmann, 1875).

Unlike other Mesoamerican agaves which are known to have been sources of food since pre-hispanic times (sap, stems, and inflorescence pe-

¹ Received 22 September 1992; accepted 5 May 1993.

duncles), utilization of the native agaves of the Peninsula of Yucatan as food had not been explored and reported until recently (Colunga-GarcíaMarín and Zizumbo-Villarreal 1986). According to the most complete available archaeological record for the Mesoamerican cultural area, that of the excavations in the Tehuacan Valley, Mesoamerican people have been using agaves for at least 9000 years. The oldest utilization, documented through coprolites, is as food. Agaves were eaten pit-cooked, much in the same fashion as several of them are now consumed in central and northern Mexico. The parts of the agave that are prepared and eaten include the stems, the leaf bases which are attached to the latter and the inflorescence peduncles (Callen 1965). *Agave angustifolia* is one of the several native taxa that grow wild in the Tehuacan Valley, although it has not been possible to identify to species the remains found in the coprolites.

Attempts to establish the antiquity, or the forms of utilization of agaves in the Maya area (except as fiber), have been hindered by the scarcity of archaeological plant remains.

However, three types of evidence, linguistic analysis, historical documents and ethnobotany, suggest its utilization as food since early times: (1) The linguistic analysis of Barrera-Vázquez (1941) shows that for all the Mayan groups, from the Huastec region down to northern Yucatan state, the morpheme *ki* translates to: sweetness, fermented drink, and agave. (2) The chronicle of Rogerio de Bodeham, *Voyage to the Gulf of Mexico*, written in 1564 (quoted by Irigoyen 1950) states that "Around Merida and in other parts of New Spain grows a certain plant called 'maguay' that produces wine, vinegar, syrup, sugar and from whose leaves are obtained hemp, ropes, and the shoes used by them." (3) In some places with sufficient population density of the wild species *A. angustifolia* (as in Oaxaca, Sonora, and Chihuahua) the inflorescence peduncle, as well as the stem, are currently used for human food and for the preparation of traditional distilled alcoholic beverages of those states (*mezcal*, *bacanora* and *tesguino*) (Bye, Burgess, and Mares-Trias 1975; Gentry 1982).

The first two lines of evidence may be interpreted (Barrera-Vázquez 1941), as prehispanic diffusion from central Mexico to the Maya area of the "pulque" agaves which yield large amounts of sweet sap or *aguamiel*, which, upon fermentation, becomes the drink, *pulque*. Despite the

plausibility of such interpretation, they may also mean that native agaves were also used for food and beverages, and perhaps since early stages of agricultural development of the Mayan area the utilization of the native wild agave was oriented towards its use as food, as well as a source of fiber. This last interpretation would be analogous to what is shown by the archaeological findings in the Valley of Tehuacan where the use of agave as food became secondary once the annual cultivated plants, such as maize, beans, and squash increased in importance.

Henequén has been traditionally used until recent times as human food in periods of scarcity, and for the elaboration of a fermented drink. Inflorescence peduncles of henequén are partly wasted today. When a plantation reaches maturity and plants begin flowering, the peduncles are cut because it is thought that the pollen and the nectar exuded by the flowers causes the staining of leaves and fiber. Some of these cut peduncles are used as fuel and building material, but most of them are left to rot in the fields. A fully mature plantation (around 15 years old), with a density of 3000 plants per hectare (average for the zone), produces about 30 tons per hectare of maximum length peduncles: each such peduncle measures about 3.5 m in length and weighs approximately 10 kg. Given that not all of the plants flower simultaneously, these 30 tons/ha are produced in a three year period by a mature plantation.

In this paper the nutritional value of the inflorescence peduncles of henequén and its putative wild progenitor (*A. angustifolia*) is discussed in terms of: (1) the possible importance of its use as food in the initial phase of its exploitation and evolution as a cultivated plant and (2) its potential utilization as an agricultural by-product.

METHODS

A bromatological analysis (protein, fat, ash and fiber) as well as determinations of dry matter and total carbohydrate percentages were made of inflorescence peduncles of both species in both developmental stages in which they are consumed.

SAMPLING

One developmental stage sampled, "long peduncles," includes inflorescence peduncles close to full expansion of the lateral panicles: *A. fourcroydes* 2.73–4.22 m in length; *A. angustifolia*

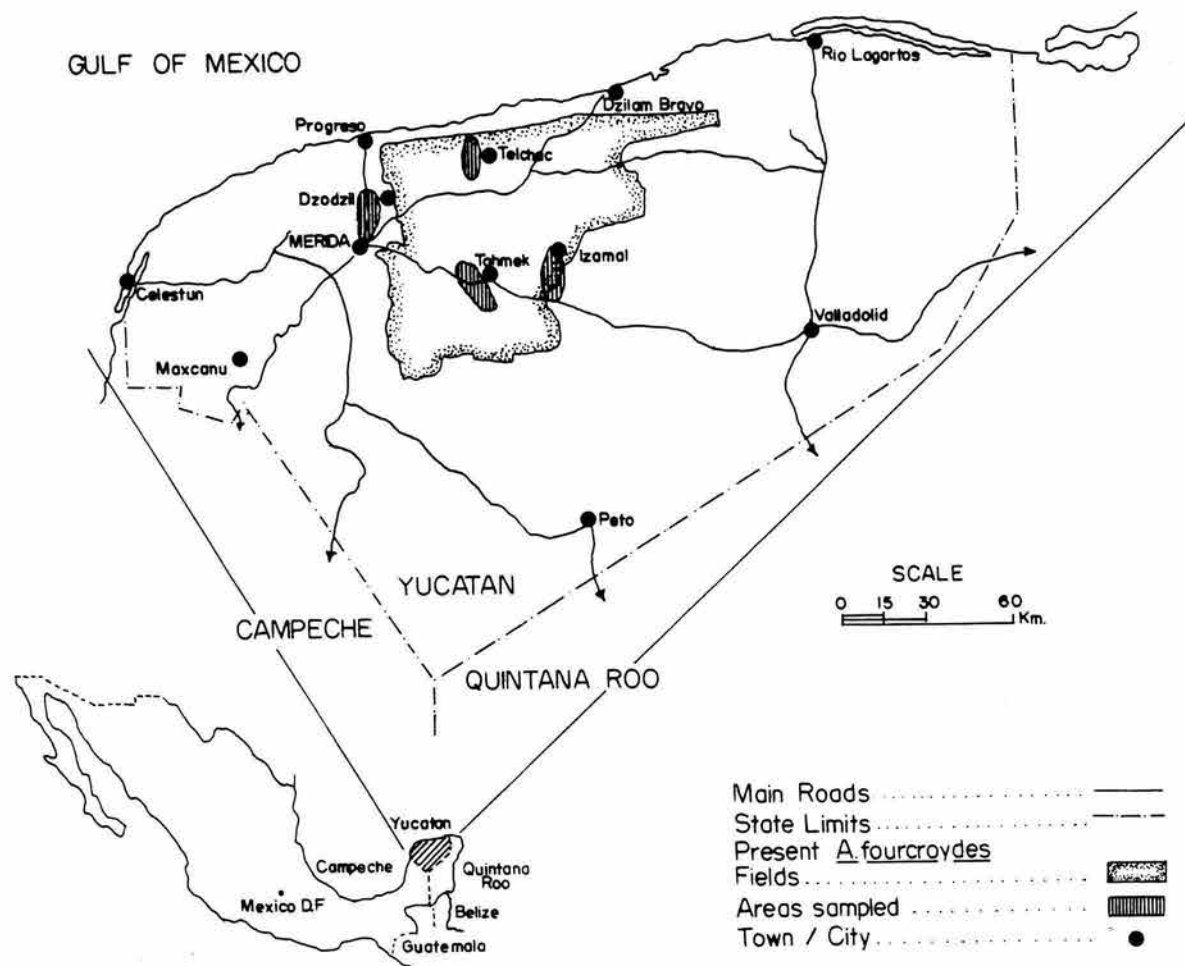


Fig. 1. Areas sampled for the bromatological and total carbohydrates analyses of the inflorescence peduncles of *Agave angustifolia* and *Agave fourcroydes*.

2.45–3.40 m in length. The other developmental stage sampled, “short peduncles,” were, for both species, peduncles of incipient emergence, 0.40–0.66 m in length.

The long peduncles of henequén (*Colunga 304*, CICY) were sampled from four areas located on the four cardinal directions of the present henequén-producing zone: Dzodzil, Telchac, Ixamal and Tahmek. For the bromatological analysis three plants were sampled at random from one plantation in each area; for dry matter and carbohydrate analysis one plant was sampled per area. The remaining samples (short peduncles of henequén and long and short peduncles of *A. angustifolia*) were taken from Dzodzil and Telchac. For the bromatological analysis, three plants were sampled at random from one plantation at each area; for dry matter and total carbohydrates, one plant was sampled per area. The samples of

A. angustifolia were from populations growing in the tropical deciduous forest (*Colunga 206*, CICY) (Fig. 1).

For the long peduncles of henequén, analyses were made separately on the basal, middle and top portions. Samples for analyses of the short peduncles of henequén, and both the short and long peduncles of *A. angustifolia*, included all three portions combined.

The samples of long peduncles of henequén used for the bromatological analysis were collected between November 21 and December 4, 1986. The remaining samples between August 20 and September 6, 1987. The determinations of total carbohydrates and dry matter were made on samples collected between June 29 and August 15, 1989. The peduncle emergence of henequén is somewhat dependent on the early onset of the rainy season. Thus it is frequent that

most plants initiate peduncle growth during June and conclude with the expansion of the lateral panicles during November.

Once collected in the field, the samples were immediately placed on ice, and later stored in a cold room at 4°–6°C. The samples for bromatological analysis and for dry matter determination were removed from the cold room to be dried, ground and stored over silica gel in a dry and cool place while they were processed. For total sugar determination the samples were frozen.

ANALYSIS TECHNIQUES

Analyses were made in duplicate, following techniques described by Meloan and Pomeranz (1980). For dry matter, the samples were vacuum dried at 60°C, to constant weight. Fresh and frozen samples for total carbohydrates were macerated in a mortar with distilled water, centrifuged and washed twice. Resulting supernatants were pooled. Carbohydrates were determined by the phenol/concentrated sulfuric acid method. Dilutions of 1:100 were made and 0.2 ml aliquots were read at 490 nm in a spectrophotometer. The values reported were the average of three readings. Final concentrations were determined against a glucose standard.

Protein was determined from dry and ground samples by the Kjeldahl method. Ethereal extract or fat was determined from dried ground samples after 8 h ethyl ether Soxhlet extraction.

To determine raw fiber, the dried, ground and fat-free sample was placed in a 1.25% H₂SO₄ solution for 30 min, washed with distilled water until neutralized. The procedure was then repeated with NaOH.

For determination of ash, the dried and ground sample was calcined for 4 h in a preheated oven at 600°C. Total calcination was enhanced by the addition of a few drops of hydrogen peroxide after the first 2 h.

STATISTICAL ANALYSIS

Two sets of analyses were carried out: (1) to measure differences among the three segments of the long peduncles of henequén and among the areas sampled; (2) to determine the differences among the four classes of peduncles analyzed (short and long peduncles of wild and cultivated plants). For the second group of analyses only the long peduncles of *A. fourcroydes* from

Dzodzil and Telchac were used so as to standardize the information throughout the samples.

In the first case a two-way analysis of variance for balanced designs was carried out for each of the measured variables. When there were replications, the interaction between factors was tested. Because the residuals of the fiber variable were not normally distributed, and $n < 5$ a two-way analysis of variance was applied to the rank scores of the original values. In the second group of analyses, a one-way analysis of variance for balanced designs was made for each one of the variables studied. Because the residuals of the variables, fat and fiber, were not normally distributed, and $n < 5$, the one-way analysis of variance was applied to the rank scores (SAS Institute Inc. 1988).

In order to determine the differences between the factor levels, the Ryan-Einot-Gabriel-Welsch multiple F-test (REGWF) was used for the parametric analysis (SAS Institute Inc. 1988). For the non-parametric analysis, the Wilcoxon rank sum test employing the *t* approximation for the significance level was used. Alpha significance levels were adjusted to account for the six simultaneous inferences made for each experiment (Miller 1981). All the analyses were carried on with procedures included in the Statistical Analysis System Release 6.03 (SAS Institute Inc. 1988).

RESULTS

Analysis of variance indicated no significant differences among the areas sampled for all of the variables studied (Table 1). Analysis of the basal, middle and top portions indicated that the top portion contains significantly less fiber, but more protein and ash than the middle and basal portions which do not significantly differ from each other. Fat and dry matter levels were the same for all segments, while total carbohydrate levels were less in the middle, compared to the base and apex of the peduncles. Basal and apical segments did not differ from each other (Table 1). None of the variables showed interaction between geographic area and peduncle segment.

Analysis of variance for both the wild and the domesticated species indicated that long peduncles contained larger amounts of dry matter and raw fiber when compared to the short ones of the same species. However, the short peduncles have larger amounts of total carbohydrates. For *A. angustifolia*, the short peduncles also have a larg-

TABLE 1. BROMATOLOGICAL AND TOTAL CARBOHYDRATE VALUES^a OF *AGAVE FOURCROYDES* LEM. INFLORESCENCE PEDUNCLES OF 3.30 M AVERAGE LENGTH, BY PEDUNCLE PORTION AND AREA SAMPLED IN YUCATAN, MEXICO.

Area	Segment	Dry matter ^b	Total carbohydrates ^b	Protein ^c	Fat ^c	Fiber ^c	Ash ^c
Dzodzil	basal	14.40	37.92	4.52	7.23	45.78	1.23
	middle	13.80	28.40	6.09	8.69	41.20	2.00
	top	11.56	30.11	16.96	7.80	3.24	5.55
	average	13.25	32.14	9.19	7.91	30.08	2.93
Telchac	basal	17.62	37.32	3.40	9.83	37.44	1.32
	middle	16.87	23.01	4.48	9.53	37.90	2.24
	top	9.86	36.48	12.32	10.08	1.22	5.76
	average	14.78	32.27	6.74	9.81	25.52	3.11
Tahmek	basal	20.00	34.67	3.56	7.89	46.17	2.07
	middle	17.70	22.16	5.11	8.11	41.13	2.18
	top	12.09	34.50	14.45	9.56	2.64	5.40
	average	16.60	30.44	7.71	8.52	29.98	3.22
Izamal	basal	15.51	35.37	4.26	8.06	42.07	1.20
	middle	15.87	27.67	5.39	8.95	41.26	1.97
	top	13.73	34.52	10.86	11.53	3.66	5.10
	average	15.04	32.52	6.84	9.51	29.00	2.76
Average for all areas	basal	16.88	36.32	3.93	8.25	42.86	1.46
	middle	16.06	25.31	5.27	8.82	40.37	2.10
	top	11.81	33.90	13.65	9.74	2.69	5.45
	average	14.92	31.84	7.62	8.94	28.64	3.00

^a All values presented as percentage of dry matter.

^b Data reported are the average of two replica taken from the same sample from one plant.

^c Data represent the average of three plants per area, with two replica per plant.

er amount of ash than the long ones of the same species. For the same species, no significant differences were found in the content of protein and fats between short and long peduncles. For both peduncle sizes sampled, the analysis failed to show significant differences between the wild species and the domesticated species (Table 2).

DISCUSSION

The results obtained indicate that the bromatological and total carbohydrate values of the *A. fourcroydes* peduncles were similar at all the areas sampled. In contrast, differences between short and long peduncles from both species reveal clearly why the short peduncle is preferred both as a vegetable and to augment corn dough volume. The short peduncle contains less fiber and more total carbohydrates and hence increased palatability and sweetness. However, the long peduncles are preferred for the preparation of a fermented drink since these provide greater amounts of substrate material. The fiber is eliminated by filtering.

These results also suggest the potential utilization of total carbohydrates and fiber of *A. fourcroydes* peduncles as agricultural by-products. If peduncles were used in this way, it would be more profitable to use the long rather than the short peduncles because they provide more raw material. Given that the long peduncles of *A. fourcroydes* contain an average of 7% total carbohydrates and 4% of raw fiber (when calculated on a wet basis) and that one hectare of 15 year old henequén field yields 10 tons of peduncles per year during three years, 0.7 tons of total carbohydrates and 0.4 tons of raw fiber could be produced per hectare per year. The analysis by segments of the *A. fourcroydes* long peduncles clearly indicates that at this developmental stage active growth precedes extension of panicles. The top portion notably differs from the middle and basal portions because it is at the apex where protein, ash and water content concentrate. In the lower peduncle (middle and basal portions) more fiber is found. In an eventual exploitation of its carbohydrates and fiber, it would be worth-

TABLE 2. BROMATOLOGICAL AND TOTAL CARBOHYDRATE VALUES^a OF THE INFLORESCENCE PEDUNCLES OF *AGAVE FOURCROYDES* (0.60 M AVERAGE LENGTH) AND *A. ANGUSTIFOLIA* (0.60 M AND 3.30 M AVERAGE LENGTH) FROM TWO SAMPLED AREAS IN YUCATAN, MEXICO.

Area	Dry matter ^b	Total carbohydrates ^b	Protein ^c	Lipids ^c	Fibre ^c	Ash ^c
A. Short peduncle of <i>A. fourcroydes</i> , average length 0.60 m						
Dzodzil	12.75	58.51	9.76	9.32	2.56	4.13
Telchac	13.37	56.41	8.92	8.67	1.71	4.40
Average	13.06	57.46	9.34	9.00	2.14	4.27
B. Long peduncle of <i>A. angustifolia</i> , average length 3.30 m						
Dzodzil	17.23	25.02	10.50	8.22	21.28	4.75
Telchac	17.06	20.85	7.83	8.62	29.67	4.31
Average	17.14	22.94	9.16	8.42	25.48	4.53
C. Short peduncle of <i>A. angustifolia</i> , average length 0.60 m						
Dzodzil	12.32	48.76	12.81	9.03	0.98	5.65
Telchac	13.05	52.62	11.29	8.44	2.77	7.77
Average	12.69	50.69	12.05	8.74	1.88	6.71

^a All values presented as percentage of dry matter.

^b Data reported are the average of two replica taken from the same sample from one plant.

^c Data represent the average of three plants per area, with two replica per plant.

while to use the total peduncle, given that the amount of fiber decreases at the apex only and that the carbohydrate content decreases only in the middle portion.

Lastly, the results, when comparing wild and cultivated samples (Table 2), suggest that the fa-

vorable characteristics of the *A. angustifolia* peduncles, that is, total carbohydrate level similar to domesticated *A. fourcroydes*, probably provided incentive for its use as food during the early cultivation stages. Although it is not now shown in the characteristics of either species, their subsequent cultivation and evolution under human selection could have involved direct selection for use as food. The adoption of annual-crop agriculture may have been responsible for the abandonment of henequén as a source of food. Consequently its evolution under human selection was based exclusively on its selection as a fiber plant.

Nevertheless, its utilization as food still prevails as a source of carbohydrates in periods of acute scarcity of food. For this emergency use, henequén is preferred over the wild species because of its gigantism, which confers the domesticated plant with larger, more attractive peduncles which are also present in larger number and with greater availability than those of the wild plant. In the case of total carbohydrates and dry matter, the results reported here should be considered as provisional because of the small sample size (only two plants) and because carbohydrate production in henequén with respect to the wild plants could be enhanced by its gigantism, or by the more favorable conditions in which it is grown.

Comparison of the food value of the henequén peduncles with maize (Cravioto et al. 1951) (Table 3), shows that the former contain lower percentages of proteins and fats as well as of total carbohydrates. This, of course, is indicative of the low dietetic value of the henequén peduncles

TABLE 3. BROMATOLOGICAL AND TOTAL CARBOHYDRATE VALUES^a OF SWEET SAP (AGUAMIEL) OF *AGAVE AMERICANA* L., SHORT AND LONG PEDUNCLES OF *AGAVE FOURCROYDES*, STEM PITH OF BONETE (*JACARATIA MEXICANA*) AND MAIZE (*ZEA MAYS*). BASED UPON 100 G FRESH WEIGHT.

	Sweet sap or aguamiel ¹	Short peduncle ² average length = 0.60 m	Long peduncle ² average length = 3.30 m	Stem pith of bonete ¹	Maize corn ¹
Water g	94.00	86.94	85.09	91.4	13.8
Ash g	0.40	0.55	0.45	1.7	1.2
Fat g	0.00	1.17	1.31	0.41	4.81
Protein g	0.30	1.21	1.18	1.75	8.3
Raw fiber g	0.00	0.28	4.14	2.34	2.34
Total carbohydrates g	6.65 ³	6.86	4.69	not reported	73.0

¹ Cravioto et al. 1951.

² Original data.

³ Sánchez-Marroquín 1979.

which is well below that of basic foodstuffs. The stem pith of the *bonete* (*Jacaratia mexicana* A.D.C., Caricaceae) has also traditionally been used in the area as an emergency food in periods of scarcity. It is mixed with corn to increase the volume of the dough. The comparison of the food value of henequén to that of *bonete* shows that both have similar content of protein. Thus, they are equivalent as emergency foodstuffs. Cravioto et al. (1951) do not report the value for total carbohydrates of *bonete* hence further comparisons cannot be made. Finally, the comparison (Table 3) of the food value of both sizes of the henequén peduncles with that of aguamiel (Cravioto et al. 1951; Sánchez-Marroquin 1979) indicates both foodstuffs have similar content of total carbohydrates, but the peduncle has nearly three times as much protein.

CONCLUSIONS

The palatability of *A. angustifolia* peduncles, as well as the current use of the henequén peduncles, suggests that use as food may have been involved in the initial stages of their cultivation and artificial selection. However, bromatological and total carbohydrate values, which might indicate such selection, have not been observed to distinguish between the wild and domesticated species. The absence of a difference between the two taxa could be the result of the abandonment of peduncle use as a regular food. As the food value of *A. angustifolia* ceased to be relevant as a direction of human selection its subsequent evolution probably proceeded based only on its use as a fiber plant.

ACKNOWLEDGMENTS

This paper is part of the doctoral thesis of the first author at the Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Analysis for protein was carried out at the Laboratorio de Agrología de la Facultad de Química, Universidad Autónoma de Yucatán. We thank Filogonio May Pat and Lamberto Sulub Yah, for their aid in the collection of the

field samples, Robert Bye for his valuable criticism in reviewing the manuscript, Exequiel Ezcurra for his advice in the statistical analysis and Sergio Zárate and Ingrid Olmsted for the English translation of the manuscript.

LITERATURE CITED

- Barrera-Vázquez, A.** 1941. El pulque entre los mayas. Cuadernos Mayas No. 3.
- Bye, R. A., Jr., D. Burgess, and A. Mares-Trias.** 1975. Ethnobotany of the Western Tarahumara of Chihuahua, Mexico. I. Notes on the genus *Agave*. Botanical Museum Leaflets, Harvard University 24: 85-112.
- Callen, E. O.** 1965. Food habitats of some pre-Columbian Mexican Indians. Economic Botany 19: 335-343.
- Colunga-GarcíaMarín, P., and D. Zizumbo-Villarreal.** 1986. Diversidad y uso alimenticio del henequén: implicaciones para su proceso evolutivo y perspectivas de aprovechamiento. Boletín de la Escuela de Antropología de la Universidad de Yucatán 13(77): 30-41.
- Cravioto, R. O., G. Massieu, H. J. Guzmán-Guzmán, and J. Calvo-de la Torre.** 1951. Composición de alimentos mexicanos. Ciencia 11(5-6):129-155.
- de Landa, D.** 1978. Relación de las Cosas de Yucatán. Editorial Porrúa, S. A. México. 1978. (Escrita en 1566.)
- Engelmann, G.** 1875. Notes on *Agave*. Transactions of the St. Louis Academy of Science 3:291-322.
- Gentry, H. S.** 1982. Agaves of continental North America. The University of Arizona Press, Tucson, AZ.
- Irigoyen, R.** 1950. Los mayas y el henequén. Editorial Zamná. Mérida, Yucatán.
- Meloan, C. E., and Y. Pomeranz.** 1980. Food analysis laboratory experiments. The AVI Publishing Company Inc., Westport, CT.
- Miller, R. G., Jr.** 1981. Simultaneous statistical inference. Springer-Verlag, New York.
- Sánchez-Marroquin, A.** 1979. Agaves de México en la Industria Alimentaria. Centro de Estudios Económicos y Sociales del Tercer Mundo, México.
- SAS Institute Inc.** 1988. SAS/STAT® User's guide, release 6.03 edition. SAS Institute Inc., Cary, NC.

CAPÍTULO 4

PATRONES DE VARIACIÓN MORFOLÓGICA, DIVERSIDAD Y
DOMESTICACIÓN DE LAS POBLACIONES SILVESTRES Y CULTIVADAS DE
Agave EN YUCATÁN, MÉXICO.



PATTERNS OF MORPHOLOGICAL VARIATION, DIVERSITY, AND DOMESTICATION OF WILD AND CULTIVATED POPULATIONS OF *AGAVE* IN YUCATAN, MEXICO¹

PATRICIA COLUNGA-GARCÍA MARÍN,² ENRIQUE ESTRADA-LOERA, AND
FILOGONIO MAY-PAT

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Apartado Postal 87 Cordemex, 97310 Mérida, Yucatán, México

This work presents a statistical and numerical analysis of the patterns of morphological variation of the cultivated variants of henequén (*Agave fourcroydes* Lem.) presently found in the Mexican state of Yucatan and of the wild populations of *A. angustifolia* Haw., its putative progenitor. This is the first step in the study of the intrageneric genetic diversity and evolutionary relationships. The study indicated that: (1) There exists a significant discontinuation in morphological variation corresponding to the cultivated variants of traditionally recognized henequén: *Sac Ki*, *Yaax Ki*, and *Kitam Ki*, and to three possible ecotypes of *A. angustifolia* Haw.: Coastal Dunes, Tropical Deciduous Forest, and Tropical Subdeciduous Forest. (2) *Sac Ki* and *Yaax Ki* differ from wild populations in four syndromes of domestication: gigantism, greater fibrosity, less thorniness, and less reproductive capacity. The lower coefficient of variation of their characteristics compared with the wild populations suggests less genetic diversity. This fact, and the disappearance of four out of the seven variants existing early in this century, indicate a dramatic genetic erosion of this crop. (3) *Kitam Ki* is the cultivated variant more similar to wild ones. Differences with them suggest recent introduction and an artificial selection process with different direction and intensity than the other cultivated variants. (4) A tendency from more to less is observed for characteristics indicating degree of domestication: *Sac Ki*, *Yaax Ki*, and *Kitam Ki*. (5) The differences among the possible wild ecotypes may be associated with the soil conditions and precipitation.

Key words: Agavaceae; *Agave*; domestication; genetic erosion; germplasm; henequén; morphological variation; sisal.

Henequén (*Agave fourcroydes* Lem.) is a cultivated species known worldwide for its fiber. In English, both henequén and *A. sisalana* are frequently referred to by the name sisal. Henequén was presumably domesticated from the wild species *A. angustifolia* Haw. (Engelmann, 1875) by the Maya of the Yucatan Peninsula during pre-Hispanic times. Since that time, henequén has been of great economic and social importance in the area. The genetic diversity of this crop before the arrival of the Spaniards is not known. No archaeological studies exist that could provide information regarding this point. The codices written by the ancient Maya were burned by Fray Diego de Landa during the Spanish colonization. Fray Diego de Landa's manuscript only mentions that henequén was cultivated in gardens and was of better quality than the wild species (de Landa, 1566).

It was not until 1814–1914, the period in which an intensive cultivation of henequén was initiated and developed for cordage exportation, that we find references to henequén diversity. Statistical reports and agronomic manuals from that period mention the cultivation of the wild species as well as seven varieties of henequén: *Yaax Ki*, *Sac Ki*, *Chucum Ki*, *Bab Ki*, *Kitam Ki*, *Xtuk Ki*, and

Xix Ki. All are referred to as having distinct morphological characteristics, environmental adaptation, and type, quantity, and length of fiber. The assigned characteristics, however, were sometimes different among authors (de Echánove, 1814; Regil and Peón, 1853; Espinosa, 1860; Barba, 1895–1896; Bolio, 1914).

The ethnobotanical exploration carried out between 1985 and 1987, in 32 localities of the Mexican state of Yucatan, indicated that henequén diversity had dramatically decreased from the beginning of this century. Only three of the seven varieties previously described were found (Colunga-GarcíaMarín and May-Pat, 1993), *Sac Ki* (Sk), or white henequén, was the predominant variety encountered. This variety is identified by its bluish green color (mainly 7.5 Green Yellow 7/2 or 6/2 of the Munsell color charts for plant tissues (Munsell Color, 1977)) and its fiber, which is longer, thicker, and heavier than other varieties, thus yielding more. An analysis of literature from the last century indicates that this variety was favored in the development of intensive henequén plantations because its fiber was the most suitable for the cord-making industry. Producers were explicitly encouraged to eliminate all other varieties, initiating the erosion of germplasm that is apparent today. The genetic erosion has been so dramatic because the plant is exclusively vegetatively propagated by shoots arising from the rhizomes. The second most abundant variety found in the recent survey was *Yaax Ki* (Yk), or green henequén, characterized by its darker green color (mainly 7.5 Green Yellow 6/4 or 5/4 of the Munsell color charts for plant tissues (Munsell Color, 1977)), followed by an unnamed variety, subsequently called *Kitam Ki* (Kk), or wild boar hene-

¹ Manuscript received 20 July 1995; revision accepted 2 February 1996.

The authors thank Daniel Piñero Dalmau, Exequiel Ezqurra, Luis Eguarte Fruns, Robert Bye, Daniel ZizumboVillarreal, Roger Ashburner, Neil O. Anderson, and an anonymous referee for their valuable contributions to the critical review of the manuscript. This paper forms part of the doctoral thesis that the first author is developing at the Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

² Author for correspondence.

quén by Colunga-GarcíaMarín and May-Pat (1993). This last variety has a distinctive red color at the edge of leaves (mainly 2.5 Red 7/4 or 6/4 of the Munsell color charts for plant tissues [Munsell Color, 1977]).

Yk and Kk differ morphologically from Sk mainly in the size and shape of the thorns, but also in fiber quality and adaptation to the environment. Yk is more resistant to drought and Kk has a shorter life cycle and a higher shoot production. A fourth variety was registered, *Xix Ki*, but information obtained from farmers was contradictory and, therefore, it was not possible to establish representative populations. Sk corresponds clearly to Gentry's (1982) *A. fourcroydes*. Yk and Kk are lacking complete and valid taxonomic descriptions, so, in this work, they are referred to by their horticultural Maya names. Yk also corresponds clearly with the *A. viridis* described by Souza-Novelo (1940), but this species does not have a valid taxonomic description. Estrada-Loera (1988) suggested that Kk corresponds to the description of *A. purpurea* by Souza-Novelo (1940) because of its reddish color on the edge of the leaf, although the characteristics of its fiber and life cycle are not in agreement with this description (Colunga-GarcíaMarín and May-Pat, 1993).

Today, henequén is the only *Agave* species cultivated in the Yucatan Peninsula. Its cultivation is carried out on both private and communal land. In both cases, Sk is the preferred variant. The persistence of Yk and Kk on communal lands is probably due to carelessness when selecting material for planting, or due to scarcity of Sk shoots. On the private plantations, however, this persistence is usually due to the farmer's specific interest. This interest may be in developmental characteristics, fiber quality, or its value in the manufacture of handicraft products that require softer fibers (Colunga-GarcíaMarín and May-Pat, 1993).

Agave angustifolia, the possible wild ancestor of henequén, is the only wild species of *Agave* in the Yucatan Peninsula, and is the most widely distributed *Agave* species. On the Pacific coast, it can be found from Sonora to Costa Rica, and from Costa Rica to Tamaulipas on the Atlantic coast. It is found at altitudes ranging from sea level to 1500 m, and in habitats as diverse as the Sonora Desert, with an average annual rainfall of only 250 mm, to the pine forests of the Mexican state of Michoacán, with an average of 1600 mm per year (Gentry, 1982).

In the Yucatan Peninsula, *A. angustifolia* exhibits a gradient in morphological variation (Orellana et al., 1985). It includes the smaller type of the coastal dunes (D), the intermediate found in the tropical deciduous forest (DF), and the larger situated in the tropical subdeciduous forest (SF). The DF and SF populations are particularly prized by farmers because their fine fiber is suitable for the manufacture of products that are in contact with the skin for long periods (Colunga-GarcíaMarín and May-Pat, 1993). In the SF areas the artisans recognize three variants according to the quality of the fiber, Chelém Yellow (CHY), Green (CHG), and White (CHW). Due to its morphology and the quality of the fiber, the latter is considered to be the most similar to the cultivated variant Sk. *Agave angustifolia* reproduces both sexually and vegetatively (shoots produced from the rhizome or bulbils that grow from the axillary buds of the inflorescence).

This work presents a numerical and statistical analysis of the patterns of morphological variation of the cultivated variants of henequén presently found in the Mexican state of Yucatan and of the wild populations of *A. angustifolia*, its putative progenitor. This is the first step in the study of the intrageneric genetic diversity and evolutionary relationships. The aim of this analysis was to: (a) statistically define if there are any existing discontinuities in the pattern of variation in both the wild and cultivated populations, (b) analyze the clustering pattern of these populations, (c) establish the most important morphological characteristics which contribute to the differences among variants, and (d) detect morphological trends related to domestication in cultivated populations.

The analysis of the morphological variation in cultivated plants and their wild progenitors was initiated by Anderson (1949). Different aims have been attended, mainly the recognition of wild and cultivated variants, to hypothesized evolutionary relationships and introgressive hybridization between them, and to identified domestication trends in the cultivated plants. The techniques applied have subsequently evolved with the development of multivariate analysis techniques.

Different aspects of the methodology followed in this work have been previously used (Anderson, 1949; Castillo-Morales, 1969; Schilling and Heiser, 1976; Pickersgill, Heiser, and McNeill, 1979; Wilson and Heiser, 1979; Bretting, 1981; Smith, Goodman, and Lester, 1981; Colunga-GarcíaMarín, 1984; Bedigian, Smyth, and Harlan, 1986; Colunga-GarcíaMarín, Hernández-Xolocotzi, and Castillo-Morales, 1986; Martin and Adams, 1987; Potter and Doyle, 1992; Sánchez and Goodman, 1992; Soleri and Smith, 1995). These authors have based their works, as we do, on the assumption that domestication is usually associated with morphological differences. This fact has been explained by Harlan (1975) when he says that a domesticated plant "is a plant which has been genetically altered from its wild state and which has come to occupy the same environment as man. As domestication is an evolutive process, we may find all the grades of animal or vegetable association with man and a series of morphological differences which range from forms identical to the wild species to species completely domesticated. A completely domesticated plant or animal is totally dependent on man for its survival. Therefore, domestication implies a change in the ecological adaptation, and this is usually associated with morphological differences."

MATERIALS AND METHODS

Data collection—During 1987–1988, an area of ≈ 28000 km² was sampled. This area included a large part of the state of Yucatan (Fig. 1). Five areas were sampled within the vegetative strip of the D, five more corresponding to the remaining areas of DF within the present zone of henequén production, and five within the areas of SF. The area where the farmers identified the three variants of *A. angustifolia* according to the quality of their fiber was also included.

The average collecting areas was 450000 m² for the D, DF, and SF populations, and 71000 m² for the cultivated populations Sk and Yk. Within these areas, a total of ten individuals were collected when possible. They were homogeneously distributed, with a distance of at least 200 m between each individual. In the case of the wild plants, this was done to avoid collecting plants belonging to the same clone. With Kk,

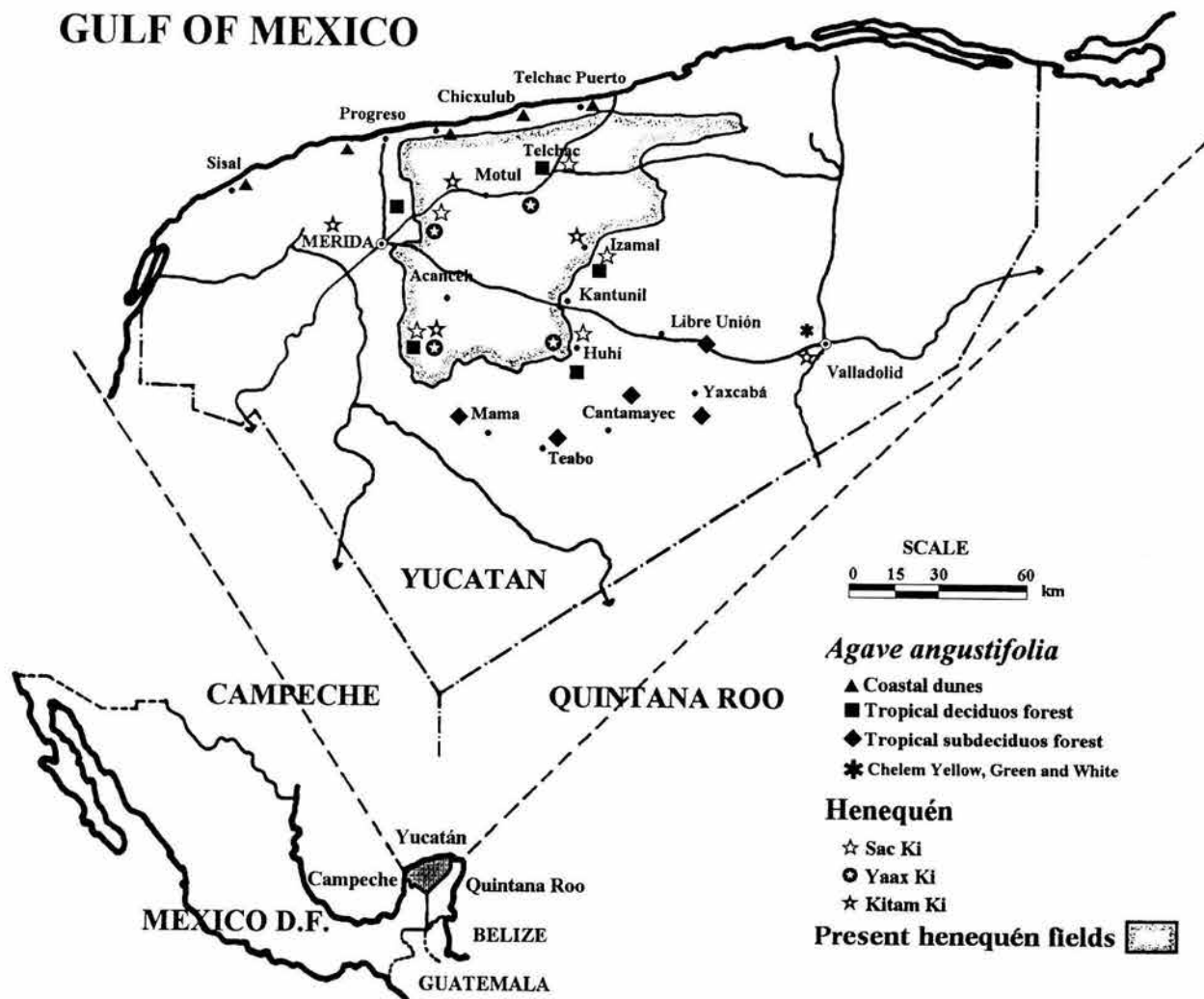


Fig. 1. Areas sampled for the morphological variation analysis of six *A. angustifolia* wild variants and three henequén cultivated variants studied in Yucatan, Mexico.

TABLE 1. Number of plants and populations used in the morphological variation analysis of six *A. angustifolia* wild variants and three henequén cultivated variants studied in Yucatan, Mexico.

Variant	Number of populations	Number of individuals with data on		
		Leaf	Flower	Fruit
<i>A. angustifolia</i> (wild)				
Dunes (D)	5	50	50	50
Deciduous Forest (DF)	5	50	50	50
Subdeciduous Forest (SF)	5	50	50	50
Chelem Yellow (CHY)	1	2	1	2
Chelem White (CHW)	1	5	2	2
Chelem Green (CHG)	1	2	0	0
Henequén (cultivated)				
Sac Ki (SK)	5	50	50	26
Yaax Ki (YK)	4	33	7	2
Kitam Ki (Kk)	5	19	2	0
Total	32	261	212	182

CHG, CHY, and CHW, as many plants as possible were evaluated in each locality.

The plants chosen were those that were going to flower in the coming year. They were marked and the mature leaves evaluated. During a later visit the floral characters were evaluated at anthesis; further measurements were done with the mature fruits. In the selection of the ten plants, we attempted to include all the morphological variation observable in the collecting area. This was done following the ideas of Goodman (1974), in that random sampling is usually not suitable for this kind of study, as it may not include the extremes of variation. A total of 261 individuals were evaluated belonging to 32 populations of nine variants (Table 1). Specimens of all the plants studied were deposited at the CICY herbarium.

The characteristics evaluated included: (1) those that have been used in the *Agave* species taxonomic descriptions, presuming that some of these are related to its process of natural evolution (Gentry, 1982), and (2) those that could indicate tendencies in the domestication process by their relation to the artificial selection pressures brought to bear on the henequén, following the theory of Darwin (1859) that domestic differ from wild races mainly in those parts for which they are cultivated.

A total of 54 morphological characters, including those of stalks, leaves, inflorescence, flowers, and fruits, were measured (Table 2); 17

TABLE 2. Means \pm SD for the 54 morphological characters measured in wild and cultivated populations of *Agave* in Yucatan, Mexico. *A. angustifolia*: D = Dunes, DF = Deciduous Forest, SF = Subdeciduous Forest, CHY = Chelem Yellow, CHW = Chelem White, CHG = Chelem Green, Henequén: Sk = *Sac Ki*, Yk = *Yaax Ki*, Kk = *Kitam Ki*.^a

Morphological character	<i>A. angustifolia</i> (wild)						Henequén (cultivated)		
	D	DF	SF	CHY	CHW	CHG	Sk	Yk	Kk
Stem length (cm)	72 \pm 39	137 \pm 48	159 \pm 35	109 \pm 13	79 \pm 25	105 \pm 44	151 \pm 17	106 \pm 23	54 \pm 15
Leaf length (cm)	61 \pm 24	97 \pm 18	118 \pm 22	109 \pm 16	115 \pm 17	106 \pm 23	130 \pm 10	114 \pm 12	93 \pm 11
Leaf width at middle (cm)	5 \pm 2	7 \pm 1	8 \pm 1	6 \pm 0	6 \pm 1	6 \pm 1	11 \pm 1	13 \pm 1	8 \pm 1
Leaf width at base (cm)	8 \pm 3	11 \pm 2	12 \pm 2	11 \pm 1	10 \pm 1	9 \pm 0	17 \pm 2	16 \pm 2	12 \pm 2
Number of teeth (one side)	87 \pm 32	112 \pm 34	153 \pm 48	150 \pm 6	153 \pm 46	119 \pm 33	91 \pm 8	88 \pm 14	115 \pm 22
Teeth length (cm)	0.20 \pm 0.05	0.25 \pm 0.05	0.23 \pm 0.05	0.22 \pm 0.07	0.21 \pm 0.04	0.23 \pm 0.06	0.28 \pm 0.08	0.33 \pm 0.05	0.27 \pm 0.05
Teeth width at base (cm)	0.26 \pm 0.09	0.39 \pm 0.14	0.32 \pm 0.14	0.32 \pm 0.15	0.22 \pm 0.04	0.30 \pm 0.11	0.88 \pm 0.23	1.04 \pm 0.23	0.39 \pm 0.09
Distance between teeth (cm)	1.06 \pm 0.43	1.44 \pm 0.50	1.37 \pm 0.43	0.95 \pm 0.17	1.46 \pm 0.59	2.19 \pm 1.08	1.90 \pm 0.36	1.52 \pm 0.47	1.29 \pm 0.38
Spine length (cm)	1.87 \pm 0.38	2.25 \pm 0.40	2.00 \pm 0.46	1.68 \pm 0.21	1.61 \pm 0.29	2.01 \pm 0.10	3.09 \pm 0.42	3.10 \pm 0.29	1.86 \pm 0.21
Spine width at base (cm)	0.27 \pm 0.06	0.38 \pm 0.06	0.37 \pm 0.09	0.29 \pm 0.06	0.26 \pm 0.03	0.31 \pm 0.04	0.67 \pm 0.07	0.68 \pm 0.08	0.38 \pm 0.05
Fresh leaf mass (g)	87 \pm 64	267 \pm 104	317 \pm 110	158 \pm 25	208 \pm 67	165 \pm 50	823 \pm 162	674 \pm 239	230 \pm 68
Dry fiber mass (g)	1.82 \pm 1.98	4.16 \pm 2.13	3.71 \pm 2.06	1.60 \pm 0.04	1.47 \pm 0.70	1.40 \pm 0.60	30.11 \pm 6	23.67 \pm 6.61	4.57 \pm 2.60
Peduncle length (cm)	195 \pm 67	291 \pm 70	338 \pm 86	302 \pm 83	413 \pm 6	—	257 \pm 41	242 \pm —	362 \pm 12
Panicle length (cm)	90 \pm 63	191 \pm 68	251 \pm 82	149 \pm 100	152 \pm 23	—	251 \pm 106	110 \pm —	94 \pm 47
Inflorescence total length (cm)	285 \pm 114	483 \pm 91	589 \pm 112	450 \pm 17	564 \pm 30	—	507 \pm 128	352 \pm —	455 \pm 35
Inflorescence branches	13 \pm 5	22 \pm 5	24 \pm 5	14 \pm 1	15 \pm 1	—	22 \pm 5	17 \pm —	10 \pm 3
Peduncle perimeter at base (cm)	14 \pm 5	22 \pm 6	26 \pm 6	19 \pm 0	19 \pm 2	—	29 \pm 7	24 \pm 2	23 \pm 8
Anther length (cm)	2.28 \pm 0.27	2.46 \pm 0.20	2.50 \pm 0.25	2.15 \pm —	2.40 \pm 0.38	—	2.33 \pm 0.20	2.60 \pm 0.15	2.43 \pm 0.04
Filament length (cm)	4.31 \pm 0.68	4.41 \pm 0.56	4.67 \pm 0.69	3.33 \pm —	4.06 \pm 0.02	—	4.28 \pm 0.04	5.06 \pm 0.50	4.83 \pm 0.47
Tepal length (cm)	1.70 \pm 0.21	1.76 \pm 0.20	1.83 \pm 0.23	1.61 \pm —	1.72 \pm 0.27	—	1.75 \pm 0.15	1.97 \pm 0.14	1.82 \pm 0.12
Tepal width (cm)	0.69 \pm 0.11	0.67 \pm 0.07	0.68 \pm 0.05	0.68 \pm —	0.62 \pm 0.05	—	0.70 \pm 0.07	0.75 \pm 0.06	0.53 \pm 0.08
Filament insertion height (cm)	0.80 \pm 0.13	0.68 \pm 0.12	0.70 \pm 0.15	0.60 \pm —	0.75 \pm 0.23	—	0.71 \pm 0.08	0.63 \pm 0.09	0.88 \pm 0.08
Tube length (cm)	1.40 \pm 0.20	1.28 \pm 0.17	1.29 \pm 0.22	1.26 \pm —	1.33 \pm 0.09	—	1.22 \pm 0.16	1.38 \pm 0.18	1.30 \pm 0.04
Ovary body length (cm)	2.22 \pm 0.30	2.15 \pm 0.27	2.33 \pm 0.30	1.83 \pm —	2.00 \pm 0.17	—	2.02 \pm 0.21	2.26 \pm 0.19	2.65 \pm 0.00
Neck of ovary length (cm)	0.44 \pm 0.12	0.50 \pm 0.11	0.51 \pm 0.11	0.33 \pm —	0.34 \pm 0.02	—	0.77 \pm 0.14	0.35 \pm 0.04	0.48 \pm 0.00
Ovary body width (cm)	0.85 \pm 0.09	0.82 \pm 0.07	0.81 \pm 0.08	0.76 \pm —	0.73 \pm 0.02	—	0.08 \pm 0.06	0.93 \pm 0.08	0.97 \pm 0.02
Capsule length (cm)	4.50 \pm 0.52	4.60 \pm 0.48	4.65 \pm 0.55	3.89 \pm 0.40	4.62 \pm 0.33	—	4.00 \pm 0.43	4.30 \pm 0.31	—
Capsule width (cm)	2.15 \pm 0.26	2.16 \pm 0.16	2.06 \pm 0.19	1.91 \pm 0.07	1.97 \pm 0.33	—	2.14 \pm 0.22	2.26 \pm 0.08	—
Carpel leaf length (cm)	3.99 \pm 0.49	4.06 \pm 0.42	4.09 \pm 0.50	3.45 \pm 0.45	4.05 \pm 0.38	—	3.83 \pm 0.44	3.92 \pm 0.25	—
Carpel leaf width (cm)	2.20 \pm 0.16	2.23 \pm 0.15	2.19 \pm 0.20	1.99 \pm 0.01	2.09 \pm 0.16	—	2.23 \pm 0.26	2.27 \pm 0.08	—
Pedicle length (cm)	0.79 \pm 0.14	0.74 \pm 0.11	0.68 \pm 0.08	0.88 \pm 0.01	0.71 \pm 0.03	—	0.70 \pm 0.14	0.78 \pm —	—
Pedicle width (cm)	0.32 \pm 0.06	0.33 \pm 0.04	0.32 \pm 0.04	0.25 \pm 0.06	0.28 \pm 0.05	—	0.28 \pm 0.06	0.34 \pm —	—
Seed length (cm)	0.83 \pm 0.06	0.83 \pm 0.07	0.83 \pm 0.08	0.75 \pm 0.06	0.80 \pm 0.06	—	0.80 \pm 0.10	0.89 \pm 0.01	—
Seed width (cm)	0.58 \pm 0.05	0.58 \pm 0.05	0.58 \pm 0.06	0.53 \pm 0.04	0.58 \pm 0.04	—	0.61 \pm 0.06	0.65 \pm 0.01	—
Number of normal seeds	106 \pm 35	130 \pm 48	131 \pm 41	105 \pm 30	104 \pm 9	—	21 \pm 12	29 \pm 13	—
Number of abnormal seeds	119 \pm 38	129 \pm 40	152 \pm 43	165 \pm 1	168 \pm 21	—	220 \pm 50	281 \pm 22	—
Number of seeds	225 \pm 40	258 \pm 45	283 \pm 46	269 \pm 31	271 \pm 11	—	240 \pm 55	310 \pm 9	—
Leaf length/width	11 \pm 3	14 \pm 3	15 \pm 4	18 \pm 3	19 \pm 6	19 \pm 1	12 \pm 1	9 \pm 1	11 \pm 2
Leaf base width/leaf middle width	1.6 \pm 0.3	1.5 \pm 0.3	1.5 \pm 0.3	1.7 \pm 0.1	1.7 \pm 0.4	1.6 \pm 0.3	1.5 \pm 0.2	1.2 \pm 0.1	1.5 \pm 0.2
Leaf length/stem length	0.9 \pm 0.2	0.8 \pm 0.3	0.8 \pm 0.2	1.0 \pm 0.0	1.5 \pm 0.4	1.1 \pm 0.3	0.9 \pm 0.1	1.1 \pm 0.3	1.9 \pm 0.9
Dry fiber mass/fresh leaf mass	0.02 \pm 0.01	0.02 \pm 0.01	0.01 \pm 0.01	0.01 \pm 0.00	0.01 \pm 0.00	0.01 \pm 0.01	0.04 \pm 0.01	0.04 \pm 0.01	0.02 \pm 0.02
Teeth area	0.03 \pm 0.02	0.05 \pm 0.03	0.04 \pm 0.02	0.04 \pm 0.03	0.03 \pm 0.01	0.04 \pm 0.02	0.12 \pm 0.05	0.17 \pm 0.05	0.05 \pm 0.02
Distance between teeth/leaf length	0.02 \pm 0.01	0.02 \pm 0.01	0.01 \pm 0.0	0.01 \pm 0.0	0.01 \pm 0.01	0.02 \pm 0.001	0.01 \pm 0.0	0.01 \pm 0.01	0.01 \pm 0.01
Spine length/width	7.1 \pm 1.9	6 \pm 1.4	5.4 \pm 1.3	6 \pm 0.6	6.2 \pm 1.5	6.7 \pm 1.1	4.6 \pm 0.7	4.7 \pm 0.8	4.9 \pm 0.8
Spine length/leaf length	0.04 \pm 0.02	0.02 \pm 0.01	0.02 \pm 0.01	0.02 \pm 0.0	0.01 \pm 0.0	0.02 \pm 0.0	0.02 \pm 0.0	0.03 \pm 0.0	0.02 \pm 0.0
Panicle length/inflorescence total length	0.3 \pm 0.1	0.4 \pm 0.1	0.4 \pm 0.0	0.3 \pm 0.2	0.3 \pm 0.0	—	0.5 \pm 0.1	0.3 \pm —	0.2 \pm 0.1
Tepals length/tube length	1.2 \pm 0.19	1.39 \pm 0.21	1.45 \pm 0.29	1.27 \pm —	1.3 \pm 0.28	—	1.45 \pm 0.22	1.45 \pm 0.21	1.4 \pm 0.05
Ovary body length/width	2.7 \pm 0.4	2.6 \pm 0.3	2.9 \pm 0.4	2.4 \pm —	2.8 \pm 0.2	—	2.5 \pm 0.2	2.4 \pm 0.2	2.8 \pm 0.1
Carpel leaf length/width	1.8 \pm 0.2	1.8 \pm 0.2	1.9 \pm 0.2	1.7 \pm 0.2	1.9 \pm 0.0	—	1.7 \pm 0.2	1.7 \pm 0.2	—
Seed length/width	1.4 \pm 0.1	1.4 \pm 0.1	1.4 \pm 0.1	1.4 \pm 0.0	1.4 \pm 0.0	—	1.3 \pm 0.0	1.4 \pm 0.0	—
Number of teeth/leaf length	1.5 \pm 0.4	1.2 \pm 0.3	1.3 \pm 0.3	1.4 \pm 0.3	1.3 \pm 0.4	1.2 \pm 0.6	1.0 \pm 0.1	1.0 \pm 0.1	1.2 \pm 0.2
Teeth length/leaf length	0.004 \pm 0.002	0.003 \pm 0.001	0.002 \pm 0.001	0.002 \pm 0.000	0.002 \pm 0.001	0.002 \pm 0.000	0.002 \pm 0.001	0.003 \pm 0.001	0.003 \pm 0.001
Teeth area/leaf width	0.005 \pm 0.003	0.007 \pm 0.003	0.005 \pm 0.003	0.006 \pm 0.005	0.004 \pm 0.001	0.006 \pm 0.003	0.011 \pm 0.005	0.013 \pm 0.004	0.007 \pm 0.003
Number of normal seeds/number of seeds	0.5 \pm 0.1	0.5 \pm 0.2	0.5 \pm 0.1	0.4 \pm 0.1	0.4 \pm 0.1	—	0.1 \pm 0.0	0.1 \pm 0.0	—

^a Mean values without data because plants failed to produce flowers and/or fruits, or lost data. Standard deviations without data because only one observation was available.

of these are proportions that reflect the shapes of some structures or which were designed as indicators of certain characteristics of anthropocentric interest. Leaf characters were measured on one mature leaf per plant, between the 35th and the 45th leaf from top to bottom; tooth length, tooth width and distance between teeth are mean values for the five central teeth. Floral and fruit characters are mean values of five flowers or fruits per plant. Seed length and seed width are mean values of ten seeds from each fruit. In the case of Kk, the collection of fruit was not possible, as these aborted, or the inflorescence was cut by the farmers as soon as it emerged. The variant CHG of *A. angustifolia* did not produce flowers or fruit during the study period and, therefore, was eliminated from the analysis presented in this work.

Numerical and statistical analysis—All the analyses were carried out using procedures included in the Statistical Analysis System Release 6.04 (SAS, 1985). For each of the study objectives, at least two analytical techniques were used to cross-validate the results.

Discontinuities in the pattern of total variation and the clustering pattern—To analyze these aspects, the following analyses were carried out: (a) Principal Components Analysis (PCA) of the correlation matrix using the PRINCOMP procedure and plot of the first two standardized principal components for visual examination of the clustering pattern of all individuals. An initial morphometric analysis was carried out using the 54 vegetative, inflorescence, floral, and fruit dimensions. This analysis was run for the 168 individuals for which the data were complete. The analysis included 18 individuals of the cultivated variant Sk, 49 of the *A. angustifolia* from the D area, 48 from populations in DF, 50 from SF and three individuals of the variants from SF differentiated by fiber quality (CHY and CHW). The cultivated variants Yk and Kk were not used as the data on the fruit were incomplete. To include these variants in the study, another PCA was carried out with the 35 vegetative and floral characteristics only. This analysis included 210 individuals, seven of which correspond to the cultivated variant Yk and two to the cultivated variant Kk. To increase the sample size of Kk to 19 individuals, and to be able to carry out significant tests with the principal component scores, this analysis was repeated including only the 23 vegetative characters. In this way, all the 261 individuals studied were considered. (b) Significance of differences in PCA scores was tested using GLM procedure for analysis of variance for unequal sample sizes. This procedure uses the method of least squares to fit General Linear Models. Comparison of means was done with the Least Square Differences test (LSD) with an $\alpha = 0.05$. (c) Agglomerative hierarchical cluster analysis using CLUSTER procedure for examination of populations clustering pattern. These analyses were carried out based on the population's matrix of means. The elements of the matrix were standardized to mean 0 and standard deviation 1, and from this the matrix of similarities was obtained using as an indication of similarity the square of the Euclidean distance. Clustering was done using the unweighted pair-group method using arithmetic averages (UPGMA). The clusters were represented in a dendrogram that uses the standardized average distance as height. These analyses had similar objectives to those of the PCA: one was carried out with the 54 characters, vegetative, inflorescence, floral and fruit, the other with only the 34 vegetative and floral characters. (d) Multivariate one-way analysis of variance using the CANDISC procedure.

Characteristics that differ among variants or groups of variants, and domestication tendencies—To analyze these aspects, the following analyses were carried out: (a) Analysis of variance (ANOVA) for unbalanced designs using GLM procedure. Alpha significance levels were adjusted using the Bonferroni inequality to account for the simultaneous inferences made for each group of analysis (Miller, 1981). When analyzing 54 characters we used $\alpha = 0.05/54$, and when analyzing 23 characters we used $\alpha = 0.05/23$. Comparison of means was done with the LSD test, also with an adjusted alpha significance level. When comparing the group of cultivated plants, composed of the variants Sk and

Yk, from the wild variants D, DF, and SF, we considered the 54 vegetative, floral, and fruit characters of 233 individuals that were situated in the wild or cultivated categories: 83 cultivated (50 of Sk and 33 of Yk) and 150 wild (50 of D, 50 of DF and 50 of SF). When comparing the cultivated variant Kk from the wild ones, and when comparing the three cultivated variants Sk, Yk, and Kk, only the 24 vegetative characters were considered. When the comparison between the wild populations D, DF, and SF was done, all the 54 characters were considered again. (b) Comparison of the coefficients of variation in the characteristics studied. (c) Canonical Discriminant Analysis using the CANDISC procedure. (d) Stepwise Discriminant Analysis using the STEPDISC procedure. Variables were chosen to enter or leave the discrimination model among groups if the squared partial correlation for predicting the variable under consideration from the group classificatory variable, controlling for the effects of the variables already selected for the model, was ≥ 0.2 . (e) Linear regression by least squares using REG procedure.

RESULTS

Discontinuities in the pattern of total variation and the clustering pattern—The PCA for the 168 individuals with data on 54 vegetative, floral, inflorescence, and fruit characters is presented in Fig. 2a. The graph of the first and second principal components shows a marked separation between the cultivated (7) and the wild (1, 2, 3, 4, 5) individuals. At the same time, wild individuals cluster preferentially by their vegetation type. Those from the D area are clustered (1) in the lower left quadrant (the farthest away from the cultivated individuals for the first principal component). The individuals that grow in the SF (3) are preferentially grouped in the upper right quadrant (the closest to the cultivated individuals for the first principal component). The DF (2) individuals are found in an intermediary position. In the same position are found the two variants from the SF that are identified by the artisans as being different due to the quality of their fiber (4, 5).

The characters that contribute most to the separation of the previously mentioned groups in the first principal component (coefficient in the function more or equal to the absolute value of 0.24) are: length of the leaf (0.251), perimeter of peduncle base (0.248), width of leaf base (0.247), leaf fresh mass (0.243), and width of the middle part of the leaf (0.243). All these leaf characteristics have a high correlation between them and also with the length and quantity of fiber, which are the most important anthropocentric characteristics. The first principal component accounts for 24% of the standardized variance. The characters that contribute most to the group's separation in the second principal component are the number of normal seeds (0.262), and capsule length (0.244), both characters associated with the reproductive capacity of the variants. This second principal component accounts for 13% of the total variation. The third principal component accounts for 9% of the variation and the most important characters are: width of the capsule (0.340), seed (0.399), and carpelar leaf (0.326), and seed length (0.306). These characters are related to the reproductive capacity of the variants and have a high correlation.

To establish if the previous groups are significantly different, an ANOVA of the mean values of the first and second principal component scores was carried out. This analysis showed significant differences in the first ($F = 147.48$; $P < 0.001$) and second principal component (F

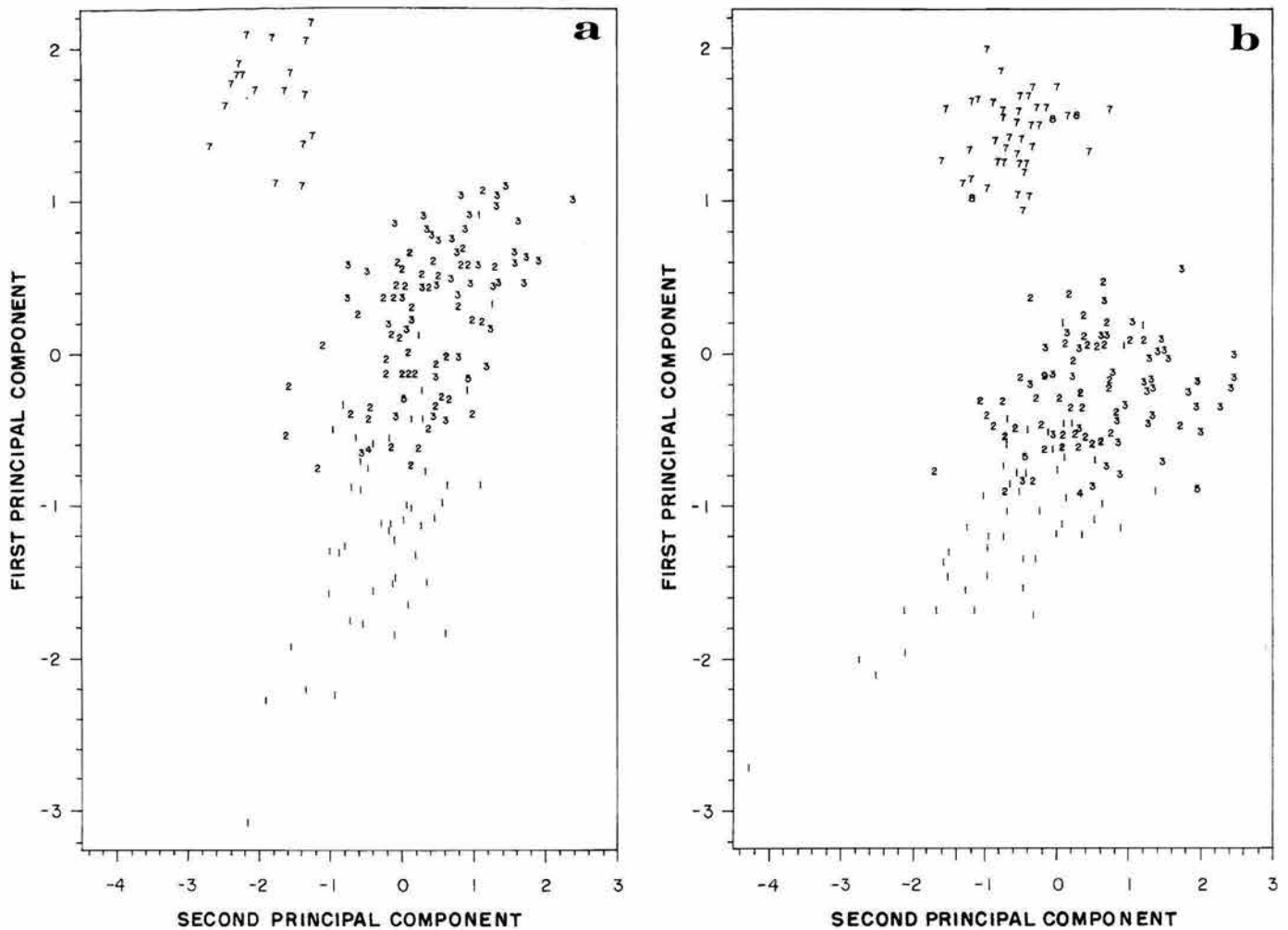


Fig. 2. First and second principal components of the analysis of wild and cultivated *Agave* individuals in Yucatan, Mexico. *A. angustifolia* (wild): 1 = Coastal Dunes (D), 2 = Tropical Deciduous Forest (DF), 3 = Tropical Subdeciduous Forest (SF), 4 = Chelem Yellow (CHY), 5 = Chelem White (CHW), Henequén (cultivated): 7 = *Sac Ki*, 8 = *Yaax Ki*, 9 = *Kitam Ki*. (a) Analysis of 168 individuals using 54 characters, vegetative, floral, inflorescence, and fruit. The first and second principal components account for 24% and 13% of the total variation, respectively. (b) Analysis of 210 individuals using 34 vegetative and floral characters. The first and second principal components account for 28% and 16% of the total variation, respectively.

= 62.45; $P < 0.001$). The LSD tests indicated that each one of the four groups is different from the others in the first principal component: $Sk > SF > DF > D$ ($P < 0.05$; $LSD = 0.2488$) and in the second principal component: $SF > DF > D > Sk$ ($P < 0.05$; $LSD = 0.03274$). Wild variants recognized by artisans for their fiber quality were eliminated from this principal component and variance analysis due to the small sample sizes (one individual of CHY and two of CHW).

Figure 2b shows the graph of the first and the second principal component for the analysis of 210 plants with data of the 34 vegetative and floral characters. It includes seven plants of the cultivated variant Yk and two of the cultivated variant Kk. In this graph, the same general grouping can be seen as in Fig. 2a. Furthermore, it can be observed that Yk is found close to the cultivated variant Sk. The cultivated variant Kk is closer to the wild individuals. In this analysis, the most important characters in the first principal component are (coefficient in the function more or equal to the absolute value of 0.24):

leaf fresh mass (0.296), the width of the middle part of the leaf (0.295) and at the base (0.291), spine base width (0.290), fiber dry mass (0.285), tooth base width (0.266), leaf length (0.255), and tooth number per length of the leaf (-0.242). All these leaf characteristics are related to the length and quantity of the fiber and also to how thorny the leaves are, another relevant character from an anthropocentric point of view. The first component accounts for 28% of the variation. In the second principal component, the most important characters are: tooth number (0.347), the proportions of spine length to leaf length (-0.313), leaf length to leaf width (0.303), tooth length to leaf length (-0.288), distance between teeth to leaf length (-0.263), and anther length (0.256). With the exception of the third and last character, all are related to leaf thorniness. This component accounts for 16% of the variation. Finally, the third principal component, which only accounts for 9% of the variation, includes principally floral characters. The graph of the first and third

principal components does not add further information for the separation of the groups.

Comparison of means of the first and second principal component scores, grouping wild individuals according to place of growth and cultivated individuals according to the variety to which they belong, was done with an LSD test. This analysis indicated that there are no significant differences in the values of the first principal component ($P < 0.05$; $LSD = 0.2217$) between the Sk and the Yk. There also were no differences between the DF and SF variants, but these two are significantly different from the D variant ($Sk = Yk > SF = DF > D$). Perhaps, with sufficient fruit data for the Yk, significant differences could be observed between this variety and the Sk, but this variety is very scarce. Farmers seldom permit the inflorescence to grow, and when it is allowed to develop, it rarely produces fruits. Also, the color of the leaves, which is a central character for differentiating, was not included in these analyses. It is important to note that on eliminating the inflorescence and fruit characters, it is no longer possible to observe significant differences in the first principal component between DF and SF variants, but the D individual differences persist. In this principal component and variance analysis, the cultivated variety Kk was not included, nor the two SF variants identified by the farmers for their fiber quality, as the sample sizes are very small. In the case of the second principal component, significant differences existed between the DF and the SF variants ($P < 0.05$; $LSD = 0.4418$). However, there was no significant difference in this component between the two cultivated ones and the D variant ($SF > DF > Sk = Yk = D$).

ANOVA of the mean values of the first and second principal component scores was also carried out with only 23 vegetative characters. In this way, the cultivated variant Kk was included in the analysis, as a sample of 19 individuals with vegetative data was available. The results for the first principal component (which explains 38% of the variation) were similar to those of the analysis carried out with vegetative and floral data. The KK group is found close to the DF and SF group ($Sk = Yk > DF = SF = Kk > D$; $P < 0.05$, $LSD = 0.1603$). Again, in this case, leaf color, a very important character in differentiating Kk from the rest of the variants, was not included in the analysis. The results obtained for the second principal component (which accounts for 20% of the variation) were very different to the results obtained in the analysis with vegetative and floral characters.

Using the cluster analysis technique, results similar to those of the PCA were found. Fig. 3a presents the results using the 54 characters, vegetative, floral, inflorescence, and fruit, based on the average of each data-producing locality. Two large groups can be identified: that of the wild plants (1, 2, 3, 4, 5) and that of the cultivated plants (7, 8). Within the group of wild plants, there are two groups, one composed of the SF populations identified by the farmers for their fiber quality (4, 5), and the other formed by the populations from D, DF, and SF (1, 2, 3). These groups differed from each other, except one DF population that grouped with those from SF. The cultivated populations grouped differentially according to the variant to which they belonged. In this analysis it was not possible to include the cultivated variant Kk as no

data on fruit were available. For this reason the cluster analysis was repeated with only 34 vegetative and floral characters. This analysis is shown in Fig. 3b.

Figure 3b demonstrated that, in the same way as the previous analysis, the first hierarchical division was given by the group of wild populations and the group of cultivated populations. The populations of Kk were grouped with wild populations. Within the group of cultivated plants, two groups were formed: the populations of Yk and Sk. Within the group of wild plants, the first hierarchical division was given by the populations of D, and the group of populations of Kk (the only cultivated type in this group), the populations of SF being differentiated by the quality of their fiber and by the populations of DF and SF. The second hierarchical division was given by the populations of Kk and the wild ones. The third hierarchical division was given by the SF populations differentiated by the quality of their fiber and the DF and SF populations. Within the group of the DF and SF populations, the populations clustered differentially in one group or another, in this case without mixing.

From PCA and cluster analysis, significant differences were found between the group of wild individuals and the group of cultivated plants that includes the variants Sk and Yk. This was apparent when taking into account vegetative, floral, and fruit characters, only vegetative and floral, or only vegetative. For the case of wild individuals, there were significant differences among those that grow in D, in DF, and in SF, if all vegetative characters are taken into account. However, if only vegetative and floral, or only vegetative characters were considered, then the differentiation between DF and SF was lost, but D remains significantly different. The individuals of the SF were the most morphologically similar to the variants Sk and Yk concerning the anthropocentric value.

Differences between wild and cultivated plants, and domestication tendencies—ANOVA analyses indicated that wild plants (D, DF and SF) differ significantly ($P < 0.05$) from cultivated plants (SK and YK) in 30 of the 54 characters. Table 3a shows the means, coefficients of variation, the F value and R^2 of these characteristics, and indicates the domestication tendency shown by the cultivated plants.

All the vegetative characters were significantly different. Cultivated plants have a greater quantity and length of fiber, and their leaves also have fewer teeth. These characters are obviously of great anthropocentric interest (Table 3a). Other differences in vegetative characters were observed in the teeth and thorns, larger in absolute value, which we consider to be related to the gigantism present in the cultivated plants. In relation to the inflorescence, the cultivated plants had more robust peduncles and longer panicles. These characters also appeared to be associated with the gigantism of the cultivated plants.

With respect to the flower, the most significant differences were found in the length of the body and neck of the ovary. The former is related to smaller fruit and, subsequently, a reduced reproductive capacity of the cultivated plants. In the case of the fruit, we found that the cultivated plants presented smaller capsules with a smaller absolute quantity of normal seeds and more of abnormal, as well as a relatively smaller amount of normal

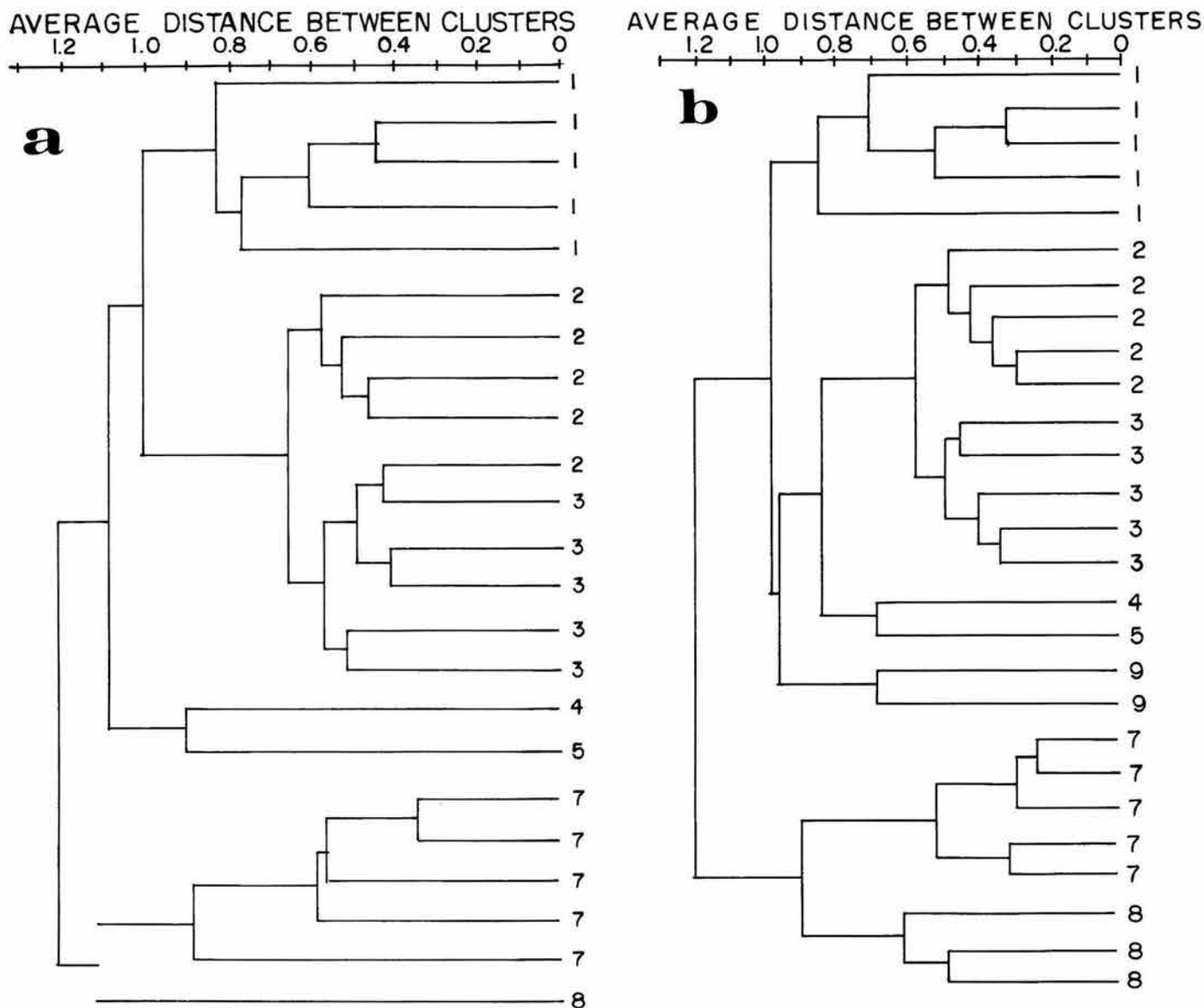


Fig. 3. Dendrograms of wild and cultivated *Agave* populations in Yucatan, Mexico. *A. angustifolia* (wild): 1 = Coastal Dunes (D), 2 = Tropical Deciduous Forest (DF), 3 = Tropical Subdeciduous Forest (SF), 4 = Chelem Green (CHG), 5 = Chelem White (CHW). Henequén (cultivated): 7 = *Sac Ki* (Sk), 8 = *Yaax Ki* (Yk), 9 = *Kitam Ki* (Kk). (a) Grouping of 23 populations based on 54 characters, vegetative, floral, inflorescence and fruit. (b) Grouping of 27 populations based on 34 vegetative and floral characters.

seeds compared to the total. These characters were clearly related to the reduced reproductive capacity of the cultivated plants.

Finally, other characteristics were significantly different, such as leaves with a base proportionately narrower compared to the middle part of the leaf, relatively wider thorns, larger panicles in relation to the total inflorescence size, and wider fruits and seeds than the wild plants. These differences, associated with the shape of the structures, are difficult to interpret within the evolutionary process by artificial selection.

Another characteristic of particular importance is that the majority of the significantly different characters (19 to 30) had coefficients of variation larger in the wild than in the cultivated plants (1.5 times or more). The majority

of the characters that were equally variable or more variable in the cultivated than in the wild plants corresponded to flower and fruit characteristics (nine out of 11).

Table 4 shows the 20 most important characters in the first canonical discriminant function, which accounted for 100% of the variation. With the exception of two characters, these 20 were also the 20 characters with the highest F values in the univariate analysis. They included characters associated with increased quantity and length of the fiber in the cultivated plants, gigantism, the reduced reproductive capacity and reduced thorniness of leaves, as well as differences in the shape of the panicle compared to the wild plants.

The discrimination model obtained with the stepwise procedure, using as a mean of entry and exit a partial R^2

TABLE 3. Means and coefficient of variation for the morphological characters that distinguish ($P < 0.05$) between the *A. angustifolia* wild populations in Dunes (D), Deciduous Forest (DF), and Subdeciduous Forest (SF) and the cultivated variants of henequén. The domestication tendency that these differences represent, as well as the F and R^2 -squared values from a one-way ANOVA, are presented. (a) Differences with *Sac Ki* (Sk) and *Yaax Ki* (Yk). b. Differences with *Kitam Ki* (Kk).

Morphological character	Domestication tendency	Category	Mean	Coefficient of variation	F	R^2
a) Differences with Sk and Yk						
Dry fiber mass (g)	More absolute quantity of fiber	Wild	3.23	71	1532	0.87
		Cultivated	27.55	25		
Dry fiber mass/fresh leaf mass	More relative quantity of fiber	Wild	0.02	59	321	0.58
		Cultivated	0.04	16		
Leaf mass (g)	Heavier leaves, more fiber	Wild	223	61	567	0.71
		Cultivated	764	27		
Leaf width at middle (cm)	Wider leaves, more fiber	Wild	7	25	569	0.71
		Cultivated	12	12		
Leaf width at base (cm)	Wider leaves, more fiber	Wild	10	27	353	0.61
		Cultivated	17	10		
Leaf length/leaf width at middle	Wider leaves shape, more fiber	Wild	13	27	54	0.19
		Cultivated	10	17		
Leaf length (cm)	Longer leaves, longer fibers	Wild	92	35	77	0.25
		Cultivated	124	11		
Leaf length/stem length	Longer leaves in relation to the stem, longer fibers	Wild	0.8	29	24	0.09
		Cultivated	1	24		
Number of teeth	Less teeth, less thorniness	Wild	117	40	26	0.1
		Cultivated	90	12		
Distance between teeth (cm)	More distance between teeth, less thorniness	Wild	1.29	37	51	0.18
		Cultivated	1.75	25		
Number of teeth/leaf length	Relatively fewer teeth, less thorniness	Wild	1.3	26	233	0.5
		Cultivated	0.7	11		
Teeth length (cm)	Longer teeth, gigantism	Wild	0.23	24	71	0.24
		Cultivated	0.3	25		
Teeth width at base (cm)	Wider teeth, gigantism	Wild	0.33	42	608	0.73
		Cultivated	0.94	26		
Spine length (cm)	Longer spines, gigantism	Wild	2.02	22	355	0.61
		Cultivated	3.1	12		
Spine width at base (cm)	Wider spines, gigantism	Wild	0.34	25	922	0.8
		Cultivated	0.67	10		
Peduncle perimeter at base (cm)	Thicker peduncle, gigantism	Wild	20	37	49	0.2
		Cultivated	29	25		
Panicle length (cm)	Larger panicles, gigantism	Wild	177	55	19	0.09
		Cultivated	248	43		
Ovary body length (cm)	Smaller fruits, less reproductive capacity	Wild	2.24	13	19	0.08
		Cultivated	2.05	11		
Neck of ovary length (cm)	Larger neck	Wild	0.48	24	118	0.37
		Cultivated	0.72	27		
Capsule length (cm)	Smaller fruits, less reproductive capacity	Wild	4.58	11	29	0.14
		Cultivated	4.02	11		
Number of normal seeds	Less normal seeds, less reproductive capacity	Wild	122	35	152	0.46
		Cultivated	21	55		
Number of abnormal seeds	More abnormal seeds, less reproductive capacity	Wild	133	32	103	0.37
		Cultivated	224	23		
Number of normal seeds/number of seeds	Relatively less normal seeds, less reproductive capacity	Wild	0.5	29	224	0.56
		Cultivated	0.1	48		
Leaf width at base/leaf width at middle	Leaves with narrower bases	Wild	1.6	19	21	0.08
		Cultivated	1.4	15		
Teeth area/leaf width at middle	Relatively wider teeth in relation to the leaf width	Wild	0.007	165	16	0.07
		Cultivated	0.012	39		
Teeth area	Bigger teeth	Wild	0.04	149	133	0.37
		Cultivated	0.14	39		
Spine length/spine width	Wider spines	Wild	6.2	27	63	0.21
		Cultivated	4.6	16		
Panicle length/inflorescence total length	Larger panicles in relation to the inflorescence total length	Wild	0.4	34	24	0.11
		Cultivated	0.5	25		
Ovary body length/ovary body width	Wider ovary body shape	Wild	2.7	14	15	0.07
		Cultivated	2.5	9		
Seed length/seed width	Wider seed shape	Wild	1.4	5	94	0.35
		Cultivated	1.3	1		

TABLE 3. Continued.

Morphological character	Domestication tendency	Category	Mean	Coefficient of variation	F	R ²
b) Differences with Kk						
Stem length (cm)	Shorter stem	Wild	123	45	29	0.15
		Kk	54	27		
Spine length (cm)/spine width (cm)	Shorter spine	Wild	6	27	10	0.06
		Kk	5	17		
Teeth length (cm)	Longer teeth	Wild	0.23	24	11	0.06
		Kk	0.27	20		
Leaf width at middle (cm)	Wider leaves	Wild	6.8	25	11	0.06
		Kk	8.2	13		
Leaf length/stem length	Longer leaves in relation to the stem	Wild	0.8	29	148	0.47
		Kk	1.9	46		

of 0.2, only selects one variable, fiber mass. This character had an *F* value and a coefficient in the first canonical discriminant function much higher than the rest of the characters. This is also the characteristic of most interest for man.

Of the 20 most important characters in the first canonical discriminant function, there are three that summarized the principal differences between the cultivated plants and the wild (Figs. 4–6). These characteristics were: index of fibrosity (dry fiber mass per fresh leaf mass), index of thorniness (number of teeth per leaf length), and index of reproductive capacity (number of normal seeds per number of total seeds).

The slope of the line that describes the relation between the fresh mass of the leaf and the dry mass of the fiber was 4 times greater for the cultivated than for the wild plants (Fig. 4). This indicated that the same increase in leaf mass signifies 4 times more fiber in a cultivated plant than in a wild plant. In Fig. 5, an opposite result is found. The slope of the line that described the relation between the leaf length and the number of teeth is 1.7

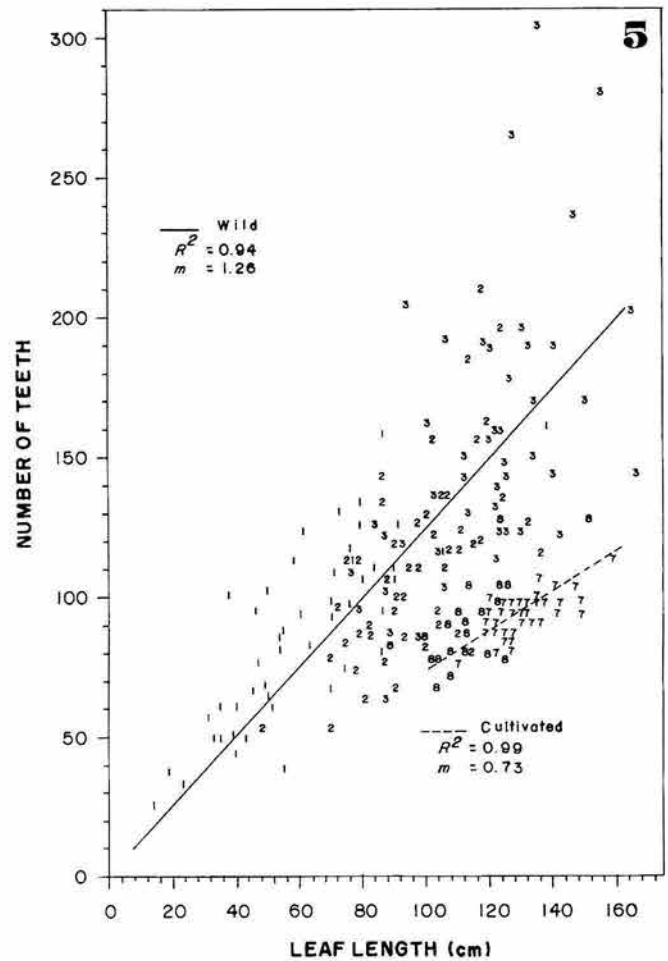
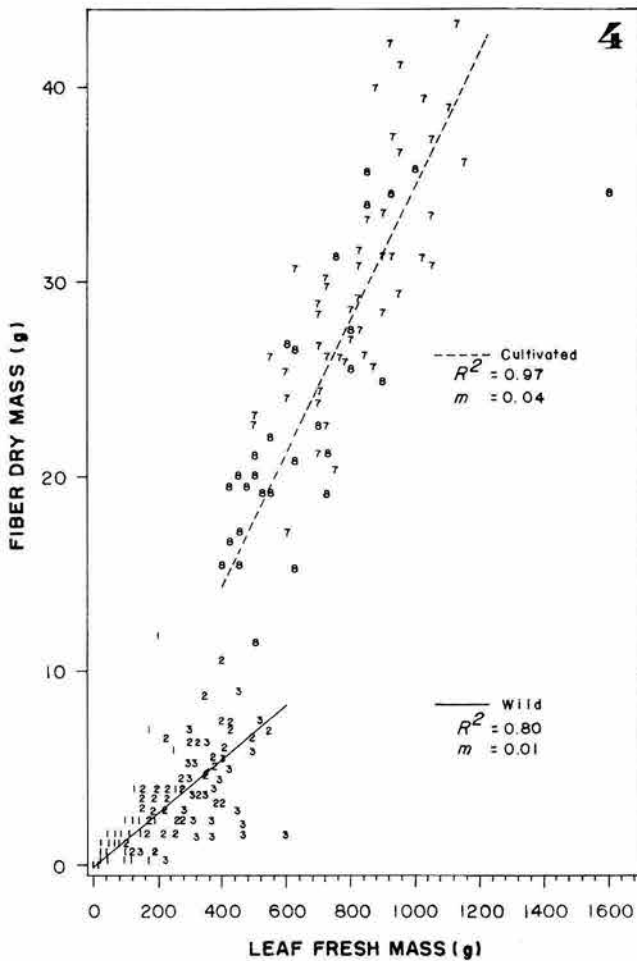
times greater in the wild than in cultivated plants. Finally, in Fig. 6 the relation between the total number of seeds and the number of normal seeds is presented. The range in variation of the number of seeds was practically the same between the cultivated and the wild plants, but the range of the number of normal seeds was much lower in the cultivated plants. The same increase in the total number of seeds represented 5.4 times more normal seeds in the wild than in the cultivated plants.

With respect to differences between Kk and wild plants (D, DF, and SF), the multivariate analysis of variance used only the 23 vegetative characters of leaves, indicating the existence of significant differences between the two groups ($P = 0.0001$). The univariate analysis showed that Kk differs significantly ($P < 0.05$) from the wild in that it had a shorter stem and spine, longer teeth, and leaves that are wider in the middle part of the leaf and longer in relation to the length of the stem compared with the wild plants. These last three characteristics are similar to the other cultivated variants (Table 3). It is important to note that the two syndromes of major anthropocentric importance, greater quantity of fiber and less thorniness, were not present in Kk, although, on the other hand, it is the cultivated variant with less reproductive capacity. We have never observed any production of fruit in this variant. In the case of the coefficient of variation of those characteristics, all the coefficients of the wild plants were greater than those of Kk, with the exception of the stem length.

Differences among the three cultivated variants (Sk, Yk, and Kk)—The multivariate analysis of variance of the 24 vegetative characters of these variants also showed significant differences among the same ($P = 0.0001$). The LSD test indicated that the distinguishing characters ($P < 0.05$) among the three variants were: stem length (Sk > Yk > Kk), leaf length (Sk > Yk > Kk), leaf fresh mass (Sk > Yk > Kk), fiber dry mass (Sk > Yk > Kk), the width of the leaf in the middle part (Yk > Sk > Kk), the teeth area (Yk > Sk > Kk), and the proportion length of spine per length of leaf (Yk > Sk > Kk). The characteristics that would indicate a greater degree of domestication tended from more to less: Sk > Yk > Kk. These characteristics were gigantism (length of stem), longer fiber (length of leaf), and greater quantity of fiber (dry mass of fiber). According to this tendency, the coefficient of variation of the same characteristics went from less to

TABLE 4. Total-sample standardized canonical coefficients of the 20 morphological characters with greater weight in the first canonical discriminant function between *A. angustifolia* wild populations, Dunes (D), Deciduous Forest (D) and Subdeciduous Forest (SF), and the cultivated variant of henequén, *Sac Ki* (Sk).

Coefficient	Morphological character
0.97	Dry fiber mass
0.83	Fresh leaf mass
0.8	Spine width at base
0.77	Teeth width at base
-0.7	Number of normal seeds/number of seeds
0.69	Leaf width at middle
0.64	Leaf width at base
0.64	Neck of ovary length
0.64	Spine length
-0.62	Number of normal seeds
0.6	Dry fiber mass/fresh leaf mass
-0.55	Seed length/seed width
0.54	Number of abnormal seeds
-0.52	Number of teeth/leaf length
0.44	Peduncle perimeter at base
0.38	Leaf length
0.37	Distance between teeth
0.33	Panicle length/inflorescence total length
-0.32	Capsule length
0.31	Teeth area



Figs. 4–6. Principal morphological differences between the cultivated and wild populations of *Agave* in Yucatan, Mexico. *A. angustifolia* (wild): 1 = Coastal Dunes (D), 2 = Tropical Deciduous Forest (DF), 3 = Tropical Subdeciduous Forest (SF). Henequén (cultivated): 7 = *Sac Ki* (Sk), 8 = *Yaax Ki* (Yk), 9 = *Kitam Ki* (Kk). 4. Index of fibrosity, dry mass of the fiber as a function of the fresh mass of the leaf. 5. Index of thorniness, i.e., number of teeth as a function the length of the leaf. 6. Index of reproductive capacity, i.e., number of normal seeds as a function of the total number of seeds.

FIG. 5.

more, $Sk < Yk < Kk$, which suggested a lower genetic variation in Sk (Table 5a).

Differences among wild populations (D, DF, and SF)—Comparison of means indicated that the most important differences ($P < 0.05$) among the populations were: leaf length, total length of the inflorescence, perimeter of peduncle base, and panicle length, all of which showed a tendency from more to less $SF > DF > D$. The coefficient of variation of these characteristics was practically the same for SF and DF variants, but greater in the case of the D variant (Table 5b).

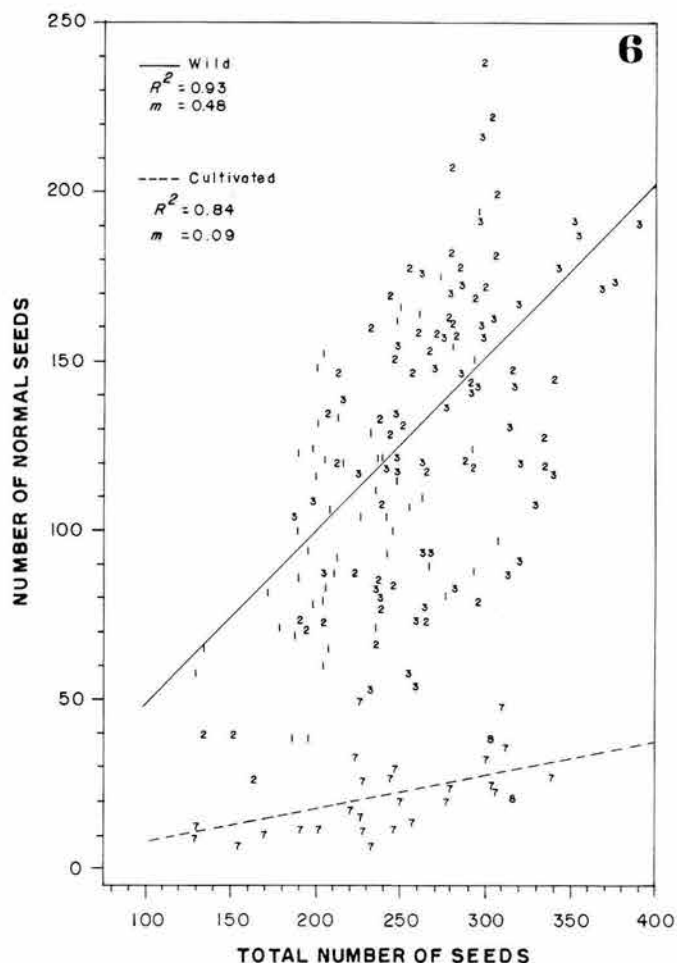
DISCUSSION

Significant discontinuations were found in the morphological variation pattern of the *Agave* populations studied, corresponding to the cultivated variants traditionally recognized: *Sac ki*, *Yaax ki*, and *Kitam ki*. They also correspond with the wild variants that could repre-

sent three ecotypes of the wild species *A. angustifolia*: the populations that grow on the Dune, those found in Deciduous Forest, and those found in Subdeciduous Forest. Due to the small sizes of samples, it is not possible to affirm the same in the case of the SF variants recognized as different by the artisans, as statistical tests were not carried out. However, the cluster analysis showed a difference between these populations and the other wild populations.

When using the PCA technique, significant differences were not found between Yk and Sk, possibly due to the lack of sufficient Yk fruit data, and/or because such characteristics as the color of the leaf or physical properties of the fiber were not considered. Another reason could be the scarcity of data on the flower; only seven individuals of Yk were compared to 50 individuals of Sk. However, a difference could be found when a cluster analysis was carried out based on the means of the sampling areas. Kk was also impossible to differentiate in the PCA from DF and SF wild individuals, probably because only vegetative data were available. Data on the color of the leaf and the physical characteristics of the fiber were not included either, although they are very distinctive. However, in the cluster analysis, a difference was observed.

The cluster pattern indicates that the cultivated variants Sk and Yk differ morphologically in a similar way from



CONTINUED.

FIG. 6.

the wild variants. Kk, instead, differs in a different direction and magnitude from the wild variants. It is the wild variant of the SF that presents the morphological characteristics most similar to the domesticated. This fact suggests that it is most likely the cultivated variants originated from it, if these characteristics of SF have a genetic base and are not only a result of the better soil conditions in which they grow.

The characteristics that differentiate the cultivated variants Sk and Yk from the wild variants can be grouped into four syndromes of domestication (by syndrome of domestication we mean a combination of characters that result in a characteristic of anthropocentric interest or related to the process of artificial selection): gigantism, greater fibrosity, lower thorniness, and lower reproductive capacity. These syndromes clearly correspond to the history of selection carried out on the populations dedicated to cordage production and have been guiding the process of artificial evolution, as the preference has been for plants with a greater quantity of fiber per leaf, longer fibers, and less thorny leaves. The selection of these characteristics has led to a general gigantism of the plant and, as the propagation has been exclusively vegetative, it has also led to a dramatic decrease in the reproductive capacity.

The main difference between wild and domesticated

variants is the dry mass of fiber per leaf. Human selection has produced a plant that can be efficiently harvested with minimal effort, since it does produce much more fiber per leaf. The domestication process seems to have changed the physiological strategy of the plant's resource allocation. The same increase in the fresh mass of the leaf leads to 4 times more fiber in the cultivated than in the wild variant. In the same way, a similar increase in leaf length signifies 1.7 times more teeth in the wild than in the cultivated variant, and the same increase in the total number of seeds leads to 5.4 times more normal seeds in the wild than in the cultivated variant.

Most of the differentiating characters between cultivated and wild plants have a coefficient of variation that is greater for the wild (1.5 times or more) than for the cultivated populations. This suggests a greater genetic diversity in the wild variants. D is the more variable variant, probably because it grows in a more heterogeneous environment than DF and SF. Future study of the genetic diversity of the wild populations will be of great importance for an eventual recovery of the cultivated variant's diversity. This diversity has substantially decreased from the beginning of this century. This decrease has not only been because the number of varieties had decreased from seven to three, because of the narrow selection criteria for plants for the cordage production, but also because propagation has been exclusively vegetative. This fact has not permitted introgressive hybridization between wild populations and cultivated variants and the same genotype has been continuously reproduced. This species is probably one of the cultivated plants whose diversity has been most reduced in this century.

The majority of the characters that were equally variable or more variable in the cultivated than in the wild plants corresponded to flower and fruit characteristics, probably because there had been no direct human selection in these characteristics. The cultivated variant Sk presents a coefficient of variation of the fiber dry mass (19.95) greater than the coefficient of variation of the leaf length (7.81). This can be associated with the fact that the process of mechanized defibration imposed very narrow standards to the length of the leaves of cultivated plants. Modern selection processes, such as clone in vitro propagation of elite materials, could permit a change in the selection criteria of the mother plant. One could select not only the length of the leaf (and thereby the length of the fiber) but also the fiber dry mass per leaf and the relation between this characteristic and the fresh leaf mass. These selection criteria could lead to a greater productivity.

With the cultivated variant Kk, we find that it is more similar morphologically to the wild forms than the other cultivated variants. Although the multivariate analysis showed that significant differences exist between this variant and the group of wild variants, these differences do not correspond to the main tendencies of domestication found in the other cultivated variants. This fact, in conjunction with the ethnobotanical evidence that this variant is not well known among the Yucatecan farmers, and is very often confused with the wild ones (Colunga-GarcíaMarín and May-Pat, 1993), could suggest: (1) that it is a variant introduced recently to the Peninsula (the coefficient of variation of its characters is also less than

TABLE 5. Means and coefficient of variation for the morphological characters that distinguish ($P < 0.05$) among (a) the cultivated variants of henequén, *Sac Ki* (Sk), *Yaax Ki* (Yk), and *Kitam Ki* (Kk) and (b) the *A. angustifolia* wild populations from Dunes (D), Deciduous Forest (DF), and Subdeciduous Forest (SF). The F and R^2 values from a one-way ANOVA are provided.

Morphological character	Variant	Mean	Coefficient of variation	F	R^2
a) Differences among Sk, Yk and Kk					
Stem length (sm)	Sk	151	11	199	0.8
	Yk	106	21		
	Kk	54	27		
Leaf length (cm)	Sk	130	8	89	0.64
	Yk	114	10		
	Kk	93	12		
Leaf fresh mass (cm)	Sk	823	20	75	0.6
	Yk	674	36		
	Kk	230	29		
Dry fiber mass (g)	Sk	30.11	20	135	0.73
	Yk	23.67	28		
	Kk	4.57	57		
Leaf width at middle (cm)	Sk	11	8	122	0.71
	Yk	13	16		
	Kk	8	13		
Teeth length/teeth width	Sk	0.12	29	40	0.45
	Yk	0.17	40		
	Kk	0.05	41		
Spine length/leaf length	Sk	0.024	18	21	0.3
	Yk	0.027	16		
	Kk	0.02	14		
b) Differences among D, DF, and SF					
Leaf length (cm)	D	61	40	90	0.55
	DF	97	19		
	SF	118	19		
Inflorescence total length (cm)	D	285	40	107	0.59
	DF	483	19		
	SF	589	19		
Peduncle perimeter at base (cm)	D	14	39	63	0.46
	DF	22	26		
	SF	26	22		
Panicle length (cm)	D	90	70	66	0.47
	DF	191	36		
	SF	251	33		

that of the wild plants) and (2) that, if it has suffered a process of artificial selection in its center of origin, then this selection was not in the same direction or intensity as that imposed on the cultivated variants Sk and Yk.

A marked tendency from more to less is observed for characteristics indicating degree of domestication: Sk > Yk > Kk. These characteristics are the length of the stem and leaf, dry mass of the fiber, and coefficient of variation for these characters.

Differences among the wild populations that could represent three ecotypes of the species *A. angustifolia* are found in the magnitude of certain structures. This fact may be correlated to the superior conditions of soil and precipitation existing in the gradient: SF > DF > D. Such a possibility will be examined in future studies.

LITERATURE CITED

- ANDERSON, E. 1949. Introgressive hybridization. Wiley, New York, NY.
- BARBA, R. 1895–1896. El Henequén en Yucatán. *Boletín de la Sociedad Agrícola Mexicana* 19 and 20.
- BEDIGIAN, D., C. A. SMYTH, AND J. R. HARLAN. 1986. Patterns of morphological variation in *Sesamum indicum*. *Economic Botany* 40: 353–365.
- BOLIO, A. J. A. 1914. Manual práctico del Henequén, su cultivo y explotación. Empresa Editorial Católica, S.A. Mérida, Yucatán.
- BRETTING, P. K. 1981. A systematic and ethnobotanical survey of *Pro-boscidea* and allied genera of the Martyniaceae. Ph.D. dissertation, Department of Biology, Indiana University, Bloomington, IN.
- CASTILLO-MORALES, A. 1969. Diferenciación estadística de biotipos. Tesis de Maestro en Ciencias Agrícolas. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura, Chapingo, Estado de México.
- COLUNGA-GARCÍA-MARÍN, P. 1984. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío Guanajuatense. Tesis de Maestría en Ciencias Agrícolas con especialidad en Botánica. Colegio de Posgraduados, Chapingo, Estado de México.
- , E. HERNÁNDEZ-XOLOCOITZI, AND A. CASTILLO-MORALES. 1986. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío Guanajuatense. *Agrociencia* 65: 7–49.
- , AND F. MAY-PAT. 1993. *Agave* studies in Yucatan, Mexico. I. Past and present germplasm diversity and uses. *Economic Botany* 47: 312–327.
- DARWIN, C. 1859. El origen de las especies. Universidad Nacional Autónoma de México. México. (1969). Tomo I.
- DE ECHÁNOVE, P. A. 1814. Cuadro estadístico de Yucatán en 1814. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística*: 40–79.
- DE LANDA, D. 1566. Relación de las cosas de Yucatán. Editorial Porrúa, S. A. México (1978).
- ENGELMANN, G. 1875. Notes on *Agave*. *Transactions of the St. Louis Academy of Science* 3: 291–322.
- ESPINOSA, J. D. 1860. Manual de Mayordomos de las fincas rústicas de Yucatán. Imprenta del autor. Mérida, Yucatán.

- ESTRADA-LOERA, E. 1988. Nomenclatura de los agaves nativos de Yucatán. Documento interno. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, México.
- GENTRY, H. S. 1982. Agaves of continental North America. University of Arizona Press, Tucson, AZ.
- GOODMAN, M. M. 1974. Numerical aids in taxonomy. In A. E. Radford, W. E. Dickison, J. R. Massey, and C. R. Bell [eds.], Vascular plant systematics, 485–500. Harper & Row, New York, NY.
- HARLAN, J. R. 1975. Crops and man. Foundations of Modern Crop Science Series. American Society of Agronomy, Madison, WI.
- MARTIN, G. B., AND M. W. ADAMS. 1987. Landraces of *Phaseolus vulgaris* (Fabaceae) in Northern Malawi. I. Regional variation. *Economic Botany* 41: 204–215.
- MUNSELL COLOR. 1977. Munsell® color charts for plant tissues. Kollmorgen Corporation, Baltimore, MD.
- MILLER, R. G. JR. 1981. Simultaneous statistical inference. Springer-Verlag, New York, NY.
- ORELLANA, R., L. VILLERS, V. FRANCO, AND L. OJEDA. 1985. Algunos aspectos ecológicos de los Agaves de la Península de Yucatán. In C. Cruz, L. del Castillo, M. Robert and R. N. Ondarza [eds.], Biología y aprovechamiento integral del Henequén y otros Agaves, 39–54. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán.
- PICKERSGILL, B., C. B. HEISER, JR., AND J. MCNEILL. 1979. Numerical taxonomic studies on variation and domestication in some species of *Capsicum*. In J. G. Hawkes, R. N. Lester, and A. C. Skelding [eds.], The biology and taxonomy of the Solanaceae. Linnean Society Symposium Series No. 7. Academic Press, London.
- POTTER, D., AND J. L. DOYLE. 1992. Origins of the African yam bean (*Sphenostylis stenocarpa*, Leguminosae): evidence from morphology, isozymes, chloroplast DNA, and linguistics. *Economic Botany* 46: 276–292.
- REGIL, J. M., AND A. M. PEÓN. 1853. Estadística de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística* 3: 337–338.
- SÁNCHEZ, J. J., AND M. M. GOODMAN. 1992. Relationships among the Mexican races of maize. *Economic Botany* 46: 72–84.
- SAS. 1988. SAS/STAT user's guide, release 6.03 edition. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- SCHILLING, E. E., AND C. B. HEISER, JR. 1976. Re-examination of a numerical taxonomic study of *Solanum* species and hybrids. *Taxon* 25: 451–462.
- SMITH, J. S. C., M. M. GOODMAN, AND R. N. LESTER. 1981. Variation within teosinte I. Numerical analysis of morphological data. *Economic Botany* 35: 187–203.
- SOLERI, D., AND S. E. SMITH. 1995. Morphological and phenological comparisons of two Hopi maize varieties conserved in situ and ex situ. *Economic Botany* 49: 56–77.
- SOUZA-NOVELO, N. 1940. Henequén, Ki. Colaboración del Instituto Técnico Agrícola Henequenero. Mérida, Yucatán.
- WILSON, H. D., AND C. B. HEISER, JR. 1979. The origin and evolutionary relationships of "Huauzontle" (*Chenopodium nuttalliae* Safford), domesticated chenopod of Mexico. *American Journal of Botany* 66: 198–206.

CAPÍTULO 5

VARIACIÓN MORFOLÓGICA, BAJO CONDICIONES HOMOGÉNEAS DE CRECIMIENTO, DEL GERMOPLASMA DE HENEQUÉN (*Agave fourcroydes* LEM.) Y SU ANCESTRO SILVESTRE (*A. angustifolia* HAW.): DIVERSIDAD Y DOMESTICACIÓN.

MORPHOLOGICAL VARIATION OF HENEQUÉN GERMLASM AND ITS WILD ANCESTOR UNDER UNIFORM GROWTH CONDITIONS: DIVERSITY AND DOMESTICATION ¹

Patricia Colunga-GarcíaMarín¹ and Filogonio May Pat¹

¹Centro de Investigación Científica de Yucatán, Apartado Postal 87, Cordemex, Mérida, Yucatán, México 97310.

ABSTRACT

Extant variants of henequén (*Agave fourcroydes* Lem.) and wild populations of its putative ancestor *A. angustifolia* Haw. were grown in the Mexican state of Yucatan for 10 yr under homogeneous conditions. A statistical and numerical analysis of their patterns of morphological variation was performed as part of broader research to provide evidence of its genetic diversity, evolutionary relationships and changes under human selection. A comparison with results of a similar analysis under natural growing conditions, was also made. The study indicated the following. (1) Under natural growth conditions, the three putative wild ecotypes are morphologically distinct, but under uniform conditions only populations growing in Tropical Subdeciduous Forest may be distinguished from the other two, thus indicating the probable existence of only two ecotypes: one growing in Dunes and Tropical Subdeciduous Forest, and other growing in Tropical Deciduous Forest. (2) This last ecotype is the most similar to cultivated variants. Within its populations, the most similar to the cultivated is that known as Chelem White, recognized and appreciated by artisans for its fiber quality. (3) The cultivated *Sac ki* and *Yaax ki* differ from wild populations in four syndromes of domestication: gigantism, greater fibrosity, less thorniness, and less reproductive capacity. The lower coefficient of variation of their characteristics compared with those of wild populations suggest less genetic diversity. (4) *Kitam Ki* is probably a cultivated variant of recent introduction in which the artificial selection process has had different direction and intensity. (5) Improved growth conditions in the botanic garden resulted in a decreased of global coefficient of variation, of an increase in size, fiber content, and a reduction of thorniness for both wild and cultivated variants. Given that wild populations with desirable characteristics exist and that these characteristics are highly plastic and respond positively to cultivation, then selection and cultivation of populations as those from Tropical Deciduous Forest may well have been the path taken by the ancient Maya during henequén domestication.

Key words: *Agave*; domestication; genetic erosion; germplasm; henequén; morphological variation.

Henequén plants are native to the Yucatan Peninsula and are known worldwide for their fiber. Presently, it is the only species of Agave to be grown commercially in this region. Results of previous research (Colunga-GarcíaMarín and May-Pat, 1993) indicate that, out of seven variants of henequén described in agronomy manuals from the late 19th and early 20th centuries, only three are currently found: Sac Ki (SK), Yaax Ki (YK), and Kitam Ki (KK). The first two form very small populations. Three possible ecotypes were found for the putative wild ancestor of henequén, each corresponding to one of the following vegetation types: Coastal Dunes (D), Tropical Deciduous Forest (DF), and Tropical Subdeciduous Forest (SF). Present henequén varieties may have originated from one or several of these putative ecotypes. Within the SF, artisans who work both with cultivated and wild fibers recognize three variants according to the quality of their fiber. These are, from better to worst: Chelem White (CHW), Chelem Green (CHG), and Chelem Yellow (CHY). This ethnobotanical evidence suggests that these SF populations may be closer relatives to the cultivated variants than the D and DF populations.

The most abundant cultivated variety in the Yucatan Peninsula is SK, which corresponds with Gentry's (1982) diagnosis of A. fourcroydes. Since the early 20th century, this variant was preferred by the cordage industry. Due to this preference, cultivation of SK expanded at the expense of the other two variants. Since there is a lack of adequate taxonomic

and agronomic descriptions for YK and KK, in this paper we refer to them with their horticultural Mayan names. Of these two, the rarest is KK, which is also the least known by farmers. Even though it is only found under cultivation, they are often confused with the wild A. angustifolia populations.

Numerical and statistical analyses of the patterns of morphologic variation of these variants, when growing in their usual environment showed the following. (1) There is a significant discontinuity which corresponds to the three cultivated varieties presently recognized and to the three possible wild ecotypes of A. angustifolia. Although statistical analysis could not be performed on the SF variants favored for their fiber quality, there are indications that these are morphologically distinct among wild populations. (2) The differences between the wild populations and variants SK and YK follow a common direction and magnitude, which may be summed up in four domestication syndromes (combination of characters that result in a characteristic of anthropocentric interest or related to the process of artificial selection): gigantism, greater fibrosity, decreased thorniness, and decreased reproductive capacity. (3) Variety KK is more similar to wild plants than the other varieties. Both ethnobotanical information and the specific morphological differences between varieties suggest a recent introduction of KK to the Yucatan Peninsula and a selection process differing from those employed with the other variants. (4) Those characteristics pertaining to domestication show a trend from more to less in the order

SK-YK-KK. (5) The lower variation coefficient of all characteristics in cultivated plants with respect to wild plants suggests diminished genetic variation in the former. This fact, and the disappearance of four of the seven varieties cultivated in the early 20th century indicate that substantial genetic erosion has occurred in this crop. (6) Among wild varieties, SF is the most similar to cultivated plants. This and ethnobotanical data suggest that the cultivated variants may have originated from populations of SF. (7) Differences between the three putative wild ecotypes are mainly in the dimensions of the leaves and inflorescences, which show the following relation: SF > DF > D. This suggests that these differences are correlated with the conditions of soil and precipitation in which they grow.

In order to provide evidence for these two last hypotheses and to determine whether relations inferred from results obtained in situ could have been influenced by growth conditions, a working collection was grown in uniform conditions, using the germplasm found in the region. Studies under uniform growth conditions have been widely used. Since Anderson (1949), this approach was applied to studies of origin, variation, and evolution of cultivated plants. Its advantage is that it allows one to characterize study populations without the intervention of environmental variation present in their natural growing places.

This paper presents the numerical and statistical analyses of morphological variation patterns of extant henequén germplasm and of populations in

Yucatan of its putative wild ancestor *A. angustifolia*, comparing these results with those obtained under natural growth conditions. The objectives of this study were: (a) to provide statistical definition of any discontinuity in growth patterns existing between cultivated and wild populations, (b) to analyze the clustering pattern of these populations, (c) to determine which morphological characteristics are most appropriate to identify variants, (d) to disclose morphological trends associated with domestication in cultivated populations, and (e) to compare morphological characteristics of studied variants growing under natural and uniform conditions.

MATERIALS AND METHODS

Establishing the collection -- A collection of germplasm samples previously studied in their natural growing places (Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera, and May-Pat, 1996) was established during 1985-1987, in the Jardín Botánico Regional of the Centro de Investigación Científica de Yucatán (JBR). The JBR is localized north of the city of Merida in the Mexican State of Yucatan, at an altitude of 8 m above sea level. The ground is flat and with a complex microrelief, soils are young, and very rocky, according to the FAO/UNESCO classification, corresponding to Litosols and Rendzinas (FAO/UNESCO, 1972). The climate in this zone is warm subhumid with an annual average temperature of 26° C and an annual rainfall of 940 mm, distributed from May to December. Two dry periods occur: the first

during winter with a duration of 4 mo; the other, in the middle of the rainy season with a duration of 15 d. May is the warmest month and mean monthly temperature varies between 5° and 7° C (García, 1973). The original vegetation corresponds to a DF (Colunga-GarcíaMarín, Campos-Ríos and Escalante-Rebolledo, 1990).

The germplasm collected, representing all nine variants studied, comprised 136 suckers, measuring about 50 cm in height. The collection sites are a subset of those studied previously under natural growth conditions, and their distribution is seen in Fig. 1. Table 1 contains the number of sites studied for each variant, and the number of suckers per site that were established in the garden. This same table shows the number of plants from which data were obtained from leaves, flowers and fruit, respectively. Suckers were collected from each site at a minimum distance of 200 m from each other, in order to avoid, as much as possible, the collection of plants stemming from the same clone. These suckers were planted in rows on a 1 000 m² field where attempts were made to keep them free from pests and disease whenever these occurred. Weeding occurred approximately every 3 mo.

Data gathering -- Data from 55 vegetative characters, flowers, inflorescences, and fruits (Table 2), were gathered between January 1989, when the first flowers appeared in plants of the wild variants, and August 1995, when these had completed fruiting. The life cycle of wild plants had an

average duration of 5.5 yr. Cultivated variants, instead, will average 14 yr. So, to this date, complete data have been gathered for wild variants, but for cultivated ones only vegetative characters are available (except for the total number of leaves produced, stem length, and leaf-stem length ratio, which have not been evaluated due to the incompleteness of plant development).

Data gathering followed the same procedures as that for in situ morphological variation analysis (Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera, and May-Pat, 1996). Vegetative data of *A. angustifolia* were obtained from plants about to flower during that year, during the onset of inflorescence peduncle growth. Those of cultivated henequén varieties were gathered in 1995, 8 yr after SK and YK had been transplanted in the garden and when KK was 6 yr old. Leaf data were taken from one mature leaf per plant, which were selected among those that would have been cut by farmers for fiber extraction. This leaf was between the 37th and the 43th leaf counting from the bud. Length and width of marginal thorns (teeth) and distance between them correspond to the average of the five central teeth. Flower and inflorescence characters were gathered during anthesis, and those of fruits, when mature. Data of five flowers and five fruits were averaged per plant. Length and width of seeds were the average of ten seeds per fruit.

Numerical and statistical analyses -- All analyses were performed using the Statistical Analysis System,

version 6.04 (SAS, 1988). Before analyzing variables, normality tests were made on residuals using the SAS procedure UNIVARIATE, with residuals of all samples together. All variates residuals were found to be normal at the level $P < 0.0001$. However, when $P < 0.05$, residuals were transformed either ln, log, or square root, in order to approximate the residuals distribution to the ideal normal distribution.

Discontinuities in variation and clustering patterns--Analyses were performed as follows: (a) Principal Components Analysis (PCA) of the correlation matrix using procedure PRINCOMP, followed by visual inspection of clustering patterns in graphs of the first two to three standardized components. In order to include data from both wild and cultivated variants, an analysis was made using only the 21 leaf characters. A second analysis was made using all 55 characters to study clustering patterns in wild variants. (b) Analysis of variance (ANOVA) for unbalanced design of principal component values, adjusting to general linear models by the minimum squares method. This was done using the GLM procedure. Differences between more than two means were made by the Tukey-Kramer method, at a significance level of 0.05 (SAS, 1988).

Characters discriminating between variants or groups of variants, and domestication trends -- The following analyses were done. (a) PCA for finding those characters with more weight in group separation. Functions considered were the first, second, and third principal components of the analysis described previously. (b) ANOVA for

unbalanced designs, adjusting to general linear models by the minimum squares method, using the GLM procedure. Level of significance $\alpha = 0.05$ was adjusted to the number of simultaneous comparisons made, using the Bonferroni inequality (Miller, 1981). Differences between more than two means were analyzed by the Tukey-Kramer method. (c) Comparison of coefficients of variation coefficients of characters studied. These coefficients were calculated using the procedure MEANS. (d) Stepwise discriminant analysis using procedure STEPDISC to detect those variables most useful to discriminate between wild and domesticated varieties. Variables were chosen to enter or leave the model, when the partial square correlation for predicting the variable under consideration, from the classificatory variable, and controlling the effect of variables already selected for the model, were greater or equal to 0.2. (e) Linear regression by the minimum square method using procedure REG, in order to analyze the relation between certain characters that are relevant in the domestication process.

Differences in morphological variation of each variant under natural and uniform conditions -- (a) For this analysis, normality of variables was tested pooling data obtained in situ and ex situ. Out of 53 variables included in the comparison (leaf number and length/width of teeth were not measured in situ), nine were not normal, but could be normalized by a ln, log, square root or inverse square root transformation. Variables with $P < 0.05$ were also transformed in order to

optimize their distribution. This was also made using the procedure UNIVARIATE. (b) Mean comparison was made using ANOVA for unbalanced designs, adjusting to general linear models by the minimum squares method, using the GLM procedure. Significance level was adjusted according to the number of simultaneous comparisons made. (c) Comparison of average coefficients of variation per variant (global coefficient of variation).

RESULTS

Discontinuities in total variation and clustering patterns -- PCA for all variants studied (136 individuals, 21 leaf characters) is shown in Fig. 2. Two well-defined groups are observed along the first principal component axis: that of cultivated variants SK (7) and YK (8), and a group containing all wild variants. It is important to note that the cultivated variant KK (9) associate with wild variants. The first principal component accounts for 38% of the variation, and the second for 20%. Table 3 (column one) shows those characters with higher weighting. It may be appreciated that, essentially, what distinguishes the group formed by variants SK and YK from the others, is that these plants have more fiber, both in absolute measure and in relation to leaf fresh mass, less thorny in relation to leaf length, with broader teeth and leaves, with longer and wider spines.

Differences between wild and cultivated plants, domestication trends -- To understand the differences between wild and those

cultivated plants that are believed to have segregated from them [SK (7) and YK (8)], a second PCA was made excluding KK (9), and those variants distinguished by farmers by the quality of the fiber [CHY (4), CHW (5), CHG (6)]. Once more, the graph of the first and second principal components clearly indicates a difference between wild and cultivated variants along the first component axis. In the graph of the first and third principal components (Fig. 3), a differentiation is also apparent between SK (7) and YK (8) along the third component axis. Multiple mean comparison test of values of the first and third principal component, grouping individuals by variant, indicated, for the first principal component scores, that $SK(7) = YK(8) > D(1) = DF(2) = SF(3)$, while in the third component $SK(7) > YK(8)$.

The characters with increased weighting in the first and third principal components (Table 3) account for 43 and 12% of the variation, respectively. Characters with more weight in the first principal component also indicate that cultivated plants differ from wild plants mainly in their larger fiber content, both in absolute amount, and in relation to total leaf fresh mass, and in that they have longer and wider leaves. The two latter characters result in longer, more abundant fibers. On the other hand, these are less thorny plants, due to the fact that they have fewer teeth relative to leaf length, but the teeth are wider, and the spines are longer and broader. This last characteristic is related to plant gigantism. Also, characters with more weight along the third principal component

indicate that SK(7) differentiates from YK(8) mainly in that the plants have less teeth, with more separation between them, both in absolute terms as in relation to leaf length, and in having narrower leaves.

ANOVA indicated that, as a group, wild plants (D, DF, and SF) significantly differ ($P < 0.05$) from the group formed by cultivated variants (SK and YK) in 15 out of 21 characters analyzed. Table 4a shows the values of the mean, coefficient of variation, \bar{E} , \bar{R} square, and \bar{P} for these characteristics. It also indicates the domestication trend displayed by cultivated plants. It is important to notice that the ten characteristics with larger \bar{E} values are the same characteristics with larger weight along the first principal component in the previous analysis. Thus, results are similar. Yet, it must be added that, in the ANOVA, cultivated variants have longer teeth in absolute terms (related with plant gigantism), but they are wider than those in wild plants (which makes them less thorny), and their leaves have a narrower base in relation to the median section. This last difference is not easy to interpret in the light of evolution under human selection.

Another noteworthy characteristic is that, except for fresh mass of leaves, all characters that differ significantly have larger coefficients of variation in wild plants than those in cultivated plants, and that for most characteristics (nine out of 15), this difference is of 1.5 times greater (Table 4a). These data suggest greater genetic variation in wild plants.

The stepwise discriminant model selected only two out of 21 variables: fiber dry mass and width of spine base. These two characters have the largest coefficients of variation in the first principal component and the largest \bar{E} values in the ANOVA. Their partial \bar{R} -square values in the a priori defined groups (i.e., wild and domesticated), are 0.82 and 0.36, respectively. On the other hand, fiber dry mass has been the character of greatest interest to people.

From the 15 characters that differ significantly, two summarize the main differences between cultivated and wild plants. In the study under natural growth conditions, we designated these as index of fibrosity (dry fiber mass per fresh leaf mass) and index of thorniness (number of teeth/leaf length). A third index used in that study could not be applied in this because of lack of data, the index of reproductive capacity (number of normal seeds/total ovule number). Figs. 8-9 show the behavior of these indices.

The slope of the linear relation between the log leaf fresh mass plus one, and the square root of the fiber dry mass is 1.9 times larger for cultivated plants than wild plants (Fig.8). Another interesting aspect is that the range in variation of both characters is much larger in cultivated than in wild plants.

In Fig. 9, the inverse may be observed. The slope of the linear relation between leaf length and teeth number is 1.6 times greater in wild plants than cultivated plants. This means that a given increase in leaf length represents 1.6 times more teeth in wild plants than in cultivated plants. Also,

as opposed to the former relation, the range in variation for both characters is much smaller in cultivated plants.

Another PCA was made to explore the differences between cultivated variant KK (9) and those wild variants with which it is grouped. Mean comparison for the values of the first, second, and third principal components, made by pooling cultivated and wild individuals, shows significant differences only in the third component ($F = 57$; $P < 0.0001$), which accounts for 13% of variation. In the graph of the first (accounted for variation of 25%) and the third principal component (Fig. 4), the group formed by the KK (9) individuals is seen segregated in the upper part of the plot. Table 3 (column four) contains those variables with greater weight in the third principal component. These variables indicated that KK (9) differs from wild plants mainly in that they have more teeth in absolute terms, teeth are closer between them with respect to leaf length, teeth and spines are broader, and leaves have more fiber, both in absolute terms and in relation to fresh leaf mass.

ANOVA indicated that these two groups differ only in that KK has more fiber relative to fresh leaf mass and has broader leaves ($P < 0.05$) (Table 4b). From these results it may be seen that the syndrome of more fiber content, which is the most interesting anthropocentrically, is also present in KK; yet, in absolute terms, when compared with the cultivated variants SK and YK, the fiber content is not much greater than in wild variants (Table 2). With respect to the syndrome of reduced thorniness a contrary situation is

evident, because this variant is more thorny than the wild variants. Finally, in relation to the syndrome of reduced reproductive capacity, the cultivated variant has less reproductive capacity, we have yet to see this variety produce fruit. These characteristics also have smaller coefficients of variation in the cultivated rather than wild variants, again suggesting greater genetic variation in the wild plants.

Differences between the three cultivated variants (SK, YK, and KK)

-- Fig. 8 represents the results of a PCA including only the three cultivated variants. The multiple mean comparison test for the first principal component values indicated that: SK (7) = YK(8) > KK(9), while for the second principal component scores, SK(7) > KK(9) > YK(8). The first component accounts for 42% of the variation, while the second accounts for 29%. Table 3, columns five and six, respectively, shows those characters with greater weight for both components. Results from the first principal component indicate that SK(7) and YK(8) differ from KK(9) in that these are the variants with longer, broader leaves with larger fiber contents, being also the ones with lesser teeth in relation to leaf length, but these teeth are wider and with larger spines. The second principal component shows that SK(7) is the variant with longer leaves, with wider bases with respect to the median section, and with more separation between teeth, both in absolute terms and in relation to leaf length. It is also the variant with the shortest and

narrowest teeth, and with the longest spines.

The ANOVA and the Tukey-Kramer test indicated that these three variants are significantly ($P < 0.05$) different in only three characteristics: the ratio of number of teeth and leaf length ($KK > YK > SK$), the median section leaf width ($YK > SK > KK$), and the width of the teeth base ($YK > SK > KK$) (Table 5). No clear trend is evident between the coefficient of variation, which suggests genetic differences between these variants (Table 5). Global coefficients of variation for the three variants are virtually equal (Table 6).

Differences between all wild variants (D, DF, SF, CHW, CHG, and CHY) -- Inspection of clustering patterns among all wild variants was made with PCA for the 46 individuals that had complete data sets for all 55 vegetative, flower, inflorescence, and fruit characters. The graph of the first and second principal components (Fig. 6) shows three groups: variant CHW(5) in the lower left corner; SF(3) in the upper right corner; and CHG(6) in the lower portion of the plot. The multiple mean comparison test indicated that in the first component CHW(5) differs significantly from all variants, while SF(3) differs from D(1), CHW(5), and CHG(6). In the second principal component, SF(3) differs from all the others, and CHW(5) and CHG(6) differ significantly from D(1), DF(2), and SF(3).

Table 3 (columns seven and eight) show the characters with greater weighting in the first and second principal components. These components

account for 18 and 14% of the standardized variance, respectively. The results obtained for the first component indicate that CHW(5) differs from the rest of the wild variants, mainly, because of its stronger peduncles, longer leaves with a more elongated shape, and its larger fiber content. This variant has more teeth in absolute terms (it also has the longest leaves) and it has the smallest teeth in relation to leaf length. These characteristics makes this wild variant the most similar to the cultivated variants in those characters most important to humans: longer, more abundant fibers. Results of the second principal component indicate that SF(3) is the less thorny wild variant and has the largest reproductive capability. It is interesting to note that, despite that in the first principal component CHW(5) and SF(3) show the same trend, they have contrasting characteristics in the second principal component, mainly because CHW(5) has more teeth, although these are smaller. The results from this analysis are coincident with the following appraisals from artisans: (1) CH variants may be distinguished from average wild populations [CHW(5) and CHG(6) were differentiated from these in the second principal component], (2) the variant that most resembles wild plants is CHY(4) [which was only different from SF(3) in the second principal component], and (3) the variant most similar to SK(7) is CHW(5).

Differences between the three putative ecotypes (D, DF, and SF) -- The analysis of differences between the three putative ecotypes is shown in

Fig. 7. The graph of the first and the second principal components indicates that SF(3) differs from the other two variants only along the first principal component axis, which accounts for 20% of the variation. In this principal component, the variables with more weight are presented in Table 3 (column nine). Results indicate that, among the three putative ecotypes, SF(3) has the longest, most abundant fibers, and the longest inflorescences. This makes SF(3) the most similar to the cultivated variants. In summary, the wild populations that most resemble the cultivated ones are SF(3), and within these, the most similar variant is CHW(5). The multiple mean comparison test indicated that, for the first principal component, $SF(3) > D(1) = DF(2)$. No significant differences exist in the second and third principal components.

The ANOVA and the Tukey-Kramer test indicated that there is no character that distinguishes between the three putative ecotypes. Populations of SF and D may only be distinguished by the greater amount of fiber and more numerous normal seeds observed in the former, and between DF and D, by the larger number of leaves in the latter. Coefficients of variation for these characters are virtually identical, except for the number of normal seeds, which is much more variable in D. The global coefficient of variation is practically the same in the three variants (Table 6).

Differences in morphological variation of each variant, compared between natural and uniform growth

conditions -- Global coefficients of variation for both wild and cultivated variants, were smaller under uniform growth conditions compared with natural growth conditions. As in natural conditions, wild variants coefficients of variation were greater with respect to the cultivated variants coefficients. The average global coefficient of variation of wild variants is 1.4 times greater than in the cultivated plants. The characters whose means were significantly different between data sets (natural and uniform growth conditions) are seen in Table 2. These differences include the following: (a) Variant D had more differing characters (17 out of 53). The changes were mainly related to an increase in size of nearly all structures: stem, leaf, teeth, spines, fiber, and inflorescence. It is interesting to note three significant changes in flower structure: filament and tube length (which, as we will see, were also different for variants DF and SF), and the ratio between tepal length and tube length. Another interesting change is the increase of abnormal seeds formed under the conditions at the JBR. (b) The changes of variant DF were limited to four flower characters among all 53 characteristics compared. (c) Variant SF showed changes in five out of 53 characters compared. Besides the change in filament and tube length, it is very interesting to note that there was an increase in fiber content, both in absolute and relative terms, and a decrease in the relative number of teeth. (d) For SK, six out of 20 leaf characters compared were significantly different. These differences are related to longer leaves and

narrower spines and teeth. (e) For YK, nine of 20 characters differed. The changes were in the same direction as those in SK: longer, heavier leaves, and smaller spines and teeth, both in absolute and relative terms. (f) In KK only one character changed: it had a larger fiber dry mass.

DISCUSSION

As with the analysis made under natural growing conditions, under uniform conditions at the JBR significant discontinuities were found in the morphological pattern of variation in the three cultivated varieties of henequén: Sac ki (Sk), Yaax ki (YK), and Kitam ki (Kk). This was evident from PCA as well as ANOVA, despite only vegetative characters being used.

With the three putative wild ecotypes, results differ, indicating that while under natural growth conditions, all three can be differentiated morphologically. Under uniform conditions only the ecotype growing in Tropical Subdeciduous Forest (SF) may be distinguished from the other two. This suggests that the difference between Coastal Dunes (D) and Tropical Deciduous Forest (DF) in natural growing conditions is due to environmental factors. Variant D had the largest size increase in the largest number of morphological structures due to growing at JBR. This is probably due to the fact that for this variant, the conditions in the JBR were more drastically different from those in their natural growing site, both in the reduced environmental heterogeneity, and in the improved soil and rainfall conditions. On the other

hand, variant DF had less morphological changes with respect to the other two, probably because soil and rainfall conditions at the JBR are nearly the same as those found in the places where it naturally occurs. Individuals of SF, despite being moved to poorer soil and rainfall conditions, continued being taller than the other two variants, and were still significantly different from those in the multivariate hyper-space. This may indicate that there are only two ecotypes: one growing in D and DF, the other growing in SF. However, measurements were taken in only one environment and genotype x environment interactions could not be studied. A genetic analysis of populations of these variants, together with growth experiments in D and SF conditions, could further clarify this hypothesis.

With respect to the SF variants, distinguished by farmers because of their fiber quality, and of which statistical analysis under natural growing conditions was not possible, under JBR conditions, two could be differentiated from wild ecotypes [Chelem White (CHW) and Chelem Green (CHG)]. This coincides with handcrafters appreciation that Chelem Yellow (CHY) (which is the variant that cannot be distinguished from the ecotypes) is the common wild type. However, it is important to note that a complete data set could only be obtained from three individuals belonging to this variant.

As in the in situ study, in the wild ecotypes, the SF ecotype is the one with morphological characters most similar to domesticated plants: longer, more abundant fibers, and larger

inflorescences. In populations of SF, those belonging to the CHW variant are even more similar to cultivated variants, because this variant has the longest and most abundant fibers of all wild variants. This result agrees with ethnobotanical evidence gathered, in that artisans believe that among all wild variants, it is CHW that more closely resembles cultivated plants. The fact that the differential characters were maintained under uniform growth conditions suggests that these have a genetic basis. These results also support previously inferred ethnobotany- and morphology-based hypotheses (Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera, and May-Pat, 1993; Colunga-GarcíaMarín and May-Pat, 1993; Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera, and May-Pat, 1996): (1) that SF populations could have given rise to cultivated variants, (2) that CHW may represent ancestral populations, or (3) CHW is a relic of wild populations, which, according to historical evidence began to be cultivated during the early 20th century in Yucatan, after being selected because of the quality of its fiber.

Results of the analysis of the differences between cultivated variants SK and YK, and the group formed by wild populations D, DF, and SF, were similar to those obtained in the in situ study. The morphology of both cultivated variants differs from that of wild plants in a similar way, which may be summarized in three domestication syndromes: gigantism, increased fibrosity, and less thorniness (because this plants are monocarpic, the results for the measurement of the

reproductive capacity syndrome under uniform conditions will be done when cultivated plants will finish their life cycle). As previously discussed for the results from the in situ study, these syndromes correspond with anthropocentric interests, the same interest that at least during the present century, guided the process of evolution under artificial selection. Selective pressures involved in this process were strongly influenced by the history of cultivation under plantation conditions, for the cordage industry. This required selecting plants with a larger fiber content per leaf, longer fibers, and less thorny leaves. Gigantism of plants, in general, has resulted from selection for these characters, and because they have mostly been vegetatively propagated, it has also led to a marked decrease in sexual reproduction capability.

Once again, the largest difference between wild and domesticated types was in fiber dry mass per leaf. Human selection has created a plant that can be harvested more efficiently, apparently, by changing the physiological resource allocation strategy compared with wild plants. The same amount of leaf fresh mass increase produces twice as much fiber in cultivated plants. Under natural growth conditions, this difference was further apparent (there being four times more fiber in cultivated rather than in wild plants). This as an obvious result of the fact that, under natural conditions, wild plants grow in worse conditions than found at the JBR, where the field was periodically weeded. Another change in their resource allocation lies in the fact that in the same increase in leaf length,

wild plants have 1.6 times more teeth than cultivated plants. This result was nearly the same as that found in natural conditions, where it was of 1.7 times. Fiber dry mass per leaf is the only one character that appears among the characteristic with the highest weights in all principal component analyses. This demonstrates that this is a character with great importance in variant discrimination at all levels studied.

As in the in situ study, the global coefficient of variation is greater in wild rather than in cultivated variants, where it is 1.4 times larger. This suggests that there is more genetic variation in wild populations and points to the importance of studying the genetics of wild populations as a basis from which cultivated populations may be eventually recovered. The narrow selection that has occurred for cordage since the late 19th century, and the practice of exclusively vegetative propagation have led to a severe loss of diversity in the crop: one of the most drastic diversity losses suffered by any crop during the past century.

Cultivated variants SK and YK have a coefficient of variation of fiber dry mass that is 3.3 times larger than that of leaf length. This is probably due to the fact that the fiber extraction procedure presently used applies a very strict standard to leaf length, while fiber mass gets less attention. This difference was further accentuated under JBR conditions. Modern selection programs will have to consider not only leaf length, but also fiber dry mass and the relation between fiber dry mass and leaf fresh mass, as pointed out by

Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera, and May-Pat (1996).

Cultivated variant KK, as in the in situ study, turned out to be morphologically more similar to wild than other cultivated variants. However, there were characters distinguishing it from wild variants, although it is important to consider that out of the five characters found to be significantly different in natural conditions, two have not yet been evaluated under uniform conditions (stem length and leaf length/stem length ratio). The most important difference is that under JBR conditions. KK had a larger fiber content than wild variants, both in absolute terms and relative to leaf fresh mass. Thus, KK shows two of the four domestication syndromes: less reproductive capacity and larger fibrosity (although this last in a much lesser degree than is observed in all other cultivated variants). The syndrome of thorniness shows an inverse trend compared with the other cultivated variants since KK is more thorny than wild variants. These results, and the ethnobotanical evidence relating to the scarcity of knowledge of this variant among farmers, suggest that: (1) it is a variant of recent introduction to the Peninsula, and/or (2) artificial selection pressure acting on it did not have the magnitude nor the direction that it pressure had on SK and YK.

The characteristics that best distinguish the three cultivated varieties are thorniness and fibrosity, since SK and YK are less thorny and have longer, more abundant fibers than KK. It is noteworthy that, in contrast to natural conditions, in the JBR, no significant

wild plants have 1.6 times more teeth than cultivated plants. This result was nearly the same as that found in natural conditions, where it was of 1.7 times. Fiber dry mass per leaf is the only one character that appears among the characteristic with the highest weights in all principal component analyses. This demonstrates that this is a character with great importance in variant discrimination at all levels studied.

As in the in situ study, the global coefficient of variation is greater in wild rather than in cultivated variants, where it is 1.4 times larger. This suggests that there is more genetic variation in wild populations and points to the importance of studying the genetics of wild populations as a basis from which cultivated populations may be eventually recovered. The narrow selection that has occurred for cordage since the late 19th century, and the practice of exclusively vegetative propagation have led to a severe loss of diversity in the crop: one of the most drastic diversity losses suffered by any crop during the past century.

Cultivated variants SK and YK have a coefficient of variation of fiber dry mass that is 3.3 times larger than that of leaf length. This is probably due to the fact that the fiber extraction procedure presently used applies a very strict standard to leaf length, while fiber mass gets less attention. This difference was further accentuated under JBR conditions. Modern selection programs will have to consider not only leaf length, but also fiber dry mass and the relation between fiber dry mass and leaf fresh mass, as pointed out by

Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera, and May-Pat (1996).

Cultivated variant KK, as in the in situ study, turned out to be morphologically more similar to wild than other cultivated variants. However, there were characters distinguishing it from wild variants, although it is important to consider that out of the five characters found to be significantly different in natural conditions, two have not yet been evaluated under uniform conditions (stem length and leaf length/stem length ratio). The most important difference is that under JBR conditions. KK had a larger fiber content than wild variants, both in absolute terms and relative to leaf fresh mass. Thus, KK shows two of the four domestication syndromes: less reproductive capacity and larger fibrosity (although this last in a much lesser degree than is observed in all other cultivated variants). The syndrome of thorniness shows an inverse trend compared with the other cultivated variants since KK is more thorny than wild variants. These results, and the ethnobotanical evidence relating to the scarcity of knowledge of this variant among farmers, suggest that: (1) it is a variant of recent introduction to the Peninsula, and/or (2) artificial selection pressure acting on it did not have the magnitude nor the direction that it pressure had on SK and YK.

The characteristics that best distinguish the three cultivated varieties are thorniness and fibrosity, since SK and YK are less thorny and have longer, more abundant fibers than KK. It is noteworthy that, in contrast to natural conditions, in the JBR, no significant

FALTA
PAGINA
14

LITERATURE CITED

- Anderson, E. 1949. Introgressive hybridization. Wiley, New York, NY.
- Colunga-GarcíaMarín, P., G. Campos-Rios, and S. Escalante-Rebolledo. 1990. El Jardín Botánico Regional del Centro de Investigación Científica de Yucatán, México. Latin American Botanic Gardens Bulletin. Botanic Gardens Conservation Secretariat. Number 1. May.
- , E. Estrada-Loera, and F. May-Pat. 1993. Germoplasma disponible de henequén: Importancia de su conservación. In P. Peniche-Rivero and F. Santamaría-Basulto [eds.], Memorias de la Conferencia Nacional sobre el Henequén y la Zona Henequenera de Yucatán, 140-153. Gobierno del Estado de Yucatán, Mérida, México.
- , -----, -----, and -----, 1996. Patterns of morphological variation, diversity, and domestication of wild and cultivated populations of Agave in Yucatan, Mexico. American Journal of Botany 83: 126-140.
- , and F. May-Pat. 1993. Agave studies in Yucatan, Mexico. I. Past and present germplasm diversity and uses. Economic Botany 47: 312-327.
- FAO/UNESCO. 1972. Mapa mundial de suelos. Hoja III. México y America Central. UNESCO. Paris.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. UNAM, México.
- Gentry, H. S. 1982. Agaves of continental North America. University of Arizona Press, Tucson, AZ.
- Miller, R. G. Jr. 1981. Simultaneous statistical inference. Springer-Verlag, New York, NY.
- SAS. 1988. SAS/STAT® user's guide, release 6.03 edition. SAS Institute, Cary, NC.
- Sneath, P.H.A., and R.R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy. W.H. Freeman, San Francisco. CA.

TABLE 1. Number of populations and suckers per population used in the establishment of the ex situ germplasm collection of six A. angustifolia wild variants and three henequen cultivated variants studied in Yucatan, Mexico. The number of plants in which leaves, flowers, and fruits were analyzed is also shown.

Variant	Number of populations	Number of suckers per population	Number of plants with data on		
			Leaf	Flower	Fruit
<u>A. angustifolia</u> (wild)					
Coastal Dunes (D)	5	3, 5, 2, 5, 5	20	10	9
Deciduous Forest (DF)	2	2, 8	10	6	6
Subdeciduous Forest (SF)	2	5, 16	21	14	12
Chelem Yellow (CHY)	1	9	9	5	3
Chelem White (CHW)	1	14	14	14	12
Chelem Green (CHG)	1	13	13	9	7

TABLE 1. Continued

Henequen (cultivated)

Sac Ki (Sk)	5	5, 2, 5, 4, 5	21	0	0
Yaax Ki (Yk)	5	7, 1, 1, 1, 5	15	0	0
Kitam Ki (Kk)	2	6, 7	13	0	0
Total			136	58	49

TABLE 2. Means \pm 1 SD for the 55 morphological characters measured ex situ of six wild and three cultivated variants of *Agave* from Yucatan, Mexico and comparison of values significantly different (in parenthesis) obtained under naturally grown conditions. *A. angustifolia*: D= Dunes, DF= Deciduous Forest, SF= Subdeciduous Forest, CHY= Chelem Yellow, CHW=Chelem White, CHG=Chelem Green, Henequén: SK= Sac Ki, YK= Yaax Ki, KK= Kitam Ki. Missing values because plants are yet to produce flowers and fruits.

Morphological character	<i>A. angustifolia</i> (wild)						Henequén (cultivated)		
	D	DF	SF	CHY ^a	CHW ^a	CHG ^a	Sk	Yk	Kk
Stem length (cm)	105 \pm 32 ** (72 \pm 39)	119 \pm 31	129 \pm 37	84 \pm 20	103 \pm 11	92 \pm 22	_____	_____	_____
Number of leaves ^b	89 \pm 33	154 \pm 53	117 \pm 38	68 \pm 18	101 \pm 15	86 \pm 15	_____	_____	_____
Leaf length (cm)	95 \pm 15 ** (61 \pm 24)	113 \pm 23	115 \pm 17	95 \pm 10	137 \pm 14	102 \pm 25	147 \pm 13** (130 \pm 10)	135 \pm 11** (114 \pm 12)	101 \pm 9
Leaf width at middle (cm)	7 \pm 1** (5 \pm 2)	8 \pm 1	8 \pm 2	9 \pm 1	8 \pm 1	8 \pm 2	12 \pm 2	15 \pm 2	9 \pm 1
Leaf width at base (cm)	12 \pm 3** (8 \pm 3)	13 \pm 3	13 \pm 3	13 \pm 2	12 \pm 1	12 \pm 3	17 \pm 2	17 \pm 2	13 \pm 2
Number of teeth (one side)	118 \pm 30** (87 \pm 32)	133 \pm 34	115 \pm 19	94 \pm 12	184 \pm 31	134 \pm 43	98 \pm 8	108 \pm 11** (88 \pm 14)	125 \pm 17
Teeth length (cm)	0.26 \pm 0.05** (0.20 \pm 0.05)	0.27 \pm 0.09	0.25 \pm 0.05	0.27 \pm 0.07	0.23 \pm 0.04	0.25 \pm 0.07	0.29 \pm 0.04	0.33 \pm 0.04	0.30 \pm 0.04
Teeth width at base (cm)	0.33 \pm 0.09	0.36 \pm 0.14	0.31 \pm 0.08	0.37 \pm 0.17	0.31 \pm 0.05	0.39 \pm 0.16	0.54 \pm 0.09* (0.88 \pm 0.23)	0.69 \pm 0.15* (1.04 \pm 0.23)	0.40 \pm 0.03

TABLE 2. Continued

Distance between teeth (cm)	1.41 ± 0.63	1.33 ± 0.59	1.70 ± 0.66	1.64 ± 0.30	1.18 ± 0.31	1.21 ± 0.56	2.24 ± 0.38** (1.90 ± 0.36)	1.36 ± 0.46	1.20 ± 0.33
Spine length (cm)	1.83 ± 0.43	2.07 ± 0.29	1.73 ± 0.53	2.02 ± 0.28	1.97 ± 0.28	1.93 ± 0.51	2.97 ± 0.37	2.67 ± 0.28* (3.10 ± 0.29)	1.69 ± 0.29
Spine width at base (cm)	0.33 ± 0.03** (0.27 ± 0.06)	0.39 ± 0.06	0.34 ± 0.05	0.33 ± 0.08	0.39 ± 0.05	0.31 ± 0.04	0.58 ± 0.04* (0.67 ± 0.07)	0.58 ± 0.09* (0.68 ± 0.06)	0.39 ± 0.04
Fresh leaf mass (g)	296 ± 102** (87 ± 64)	383 ± 190	381 ± 147	287 ± 67	394 ± 80	302 ± 213	908 ± 325	1019 ± 216** (674 ± 239)	313 ± 69
Dry fiber mass (g)	3.87 ± 1.53** (1.82 ± 1.98)	5.93 ± 2.36	6.95 ± 2.70** (3.71 ± 2.06)	4.64 ± 2.32	6.24 ± 1.20	4.05 ± 2.48	29.74 ± 9.53	26.13 ± 6.84	7.76 ± 1.44** (4.57 ± 2.60)
Peduncle length (cm)	307 ± 76** (195 ± 67)	306 ± 54	311 ± 74	336 ± 38	375 ± 62	384 ± 87	229 ± 46	_____	_____
Panicle length (cm)	144 ± 56	199 ± 48	241 ± 78	179 ± 50	272 ± 82	195 ± 76	317 ± 45	_____	_____
Inflorescence total length (cm)	451 ± 93** (285 ± 114)	505 ± 70	551 ± 83	515 ± 87	647 ± 106	579 ± 81	556 ± 86	_____	_____
Inflorescence branches	16 ± 2	21 ± 5	19 ± 4	15 ± 3	21 ± 3	18 ± 4	22 ± 1	_____	_____
Peduncle perimeter at base (cm)	21 ± 4** (14 ± 5)	29 ± 7	28 ± 7	30 ± 2	35 ± 5	26 ± 6	36 ± 1	_____	_____
Anther length (cm)	2.17 ± 0.28	2.08 ± 0.25* (2.46 ± 0.20)	2.32 ± 0.24	2.12 ± 0.19	1.89 ± 0.07	2.25 ± 0.18	2.45 ± 0.08	_____	_____
Filament length (cm)	5.56 ± 0.90** (4.31 ± 0.68)	5.54 ± 0.75** (4.41 ± 0.56)	5.68 ± 0.63** (4.67 ± 0.69)	5.23 ± 0.61	5.07 ± 0.79	4.46 ± 0.78	5.44 ± 0.30	_____	_____

TABLE 2. Continued

Tepal length (cm)	1.90 ± 0.31	1.66 ± 0.13	1.79 ± 0.16	1.61 ± 0.14	1.40 ± 0.11	1.78 ± 0.19	1.82 ± 0.07	_____	_____
Tepal width (cm)	0.62 ± 0.05	0.57 ± 0.02* (0.67 ± 0.07)	0.57 ± 0.05	0.51 ± 0.04	0.52 ± 0.04	0.59 ± 0.14	0.67 ± 0.02	_____	_____
Filament insertion height (cm)	0.85 ± 0.09	0.74 ± 0.09	0.71 ± 0.06	0.60 ± 0.13	0.53 ± 0.04	0.63 ± 0.25	0.80 ± 0.02	_____	_____
Tube length (cm)	1.16 ± 0.15* (1.40 ± 0.20)	1.01 ± 0.15* (1.28 ± 0.17)	1.05 ± 0.09* (1.29 ± 0.22)	0.76 ± 0.11	0.79 ± 0.09	0.97 ± 0.27	1.11 ± 0.07	_____	_____
Ovary body length (cm)	2.28 ± 0.34	2.22 ± 0.25	2.31 ± 0.27	1.91 ± 0.06	2.30 ± 0.28	1.98 ± 0.21	2.21 ± 0.08	_____	_____
Neck of ovary length (cm)	0.56 ± 0.12	0.48 ± 0.14	0.44 ± 0.13	0.30 ± 0.05	0.34 ± 0.06	0.29 ± 0.53	0.70 ± 0.06	_____	_____
Ovary body width (cm)	0.77 ± 0.10	0.75 ± 0.08	0.76 ± 0.05	0.63 ± 0.01	0.79 ± 0.06	0.72 ± 0.12	0.78 ± 0.04	_____	_____
Capsule length (cm)	4.58 ± 0.54	4.37 ± 0.57	4.88 ± 0.52	4.79 ± 0.19	3.98 ± 0.29	4.38 ± 0.38	_____	_____	_____
Capsule width (cm)	2.09 ± 0.10	2.06 ± 0.18	2.30 ± 0.25	2.04 ± 0.32	2.16 ± 0.11	2.13 ± 0.22	_____	_____	_____
Carpel leaf length (cm)	3.93 ± 0.52	3.93 ± 0.36	4.29 ± 0.51	4.39 ± 0.26	3.49 ± 0.24	3.81 ± 0.44	_____	_____	_____
Carpel leaf width (cm)	2.22 ± 0.11	2.09 ± 0.19	2.30 ± 0.25	2.22 ± 0.17	2.21 ± 0.09	2.20 ± 0.14	_____	_____	_____
Pedicel length (cm)	0.68 ± 0.09	0.66 ± 0.11	0.72 ± 0.15	0.61 ± 0.10	0.60 ± 0.11	0.68 ± 0.10	_____	_____	_____
Pedicel width (cm)	0.33 ± 0.05	0.30 ± 0.04	0.33 ± 0.05	0.30 ± 0.06	0.28 ± 0.06	0.33 ± 0.07	_____	_____	_____
Seed length (cm)	0.78 ± 0.05	0.79 ± 0.06	0.86 ± 0.09	0.84 ± 0.07	0.88 ± 0.05	0.82 ± 0.07	_____	_____	_____
Seed width (cm)	0.55 ± 0.04	0.53 ± 0.04	0.30 ± 0.05	0.58 ± 0.06	0.61 ± 0.02	0.58 ± 0.05	_____	_____	_____
Number of normal seeds	74 ± 47	102 ± 40	155 ± 31	110 ± 52	95 ± 34	83 ± 27	_____	_____	_____

TABLE 2. Continued

Number of abnormal seeds	169 ± 43** (119 ± 38)	165 ± 51	140 ± 31	195 ± 66	187 ± 21	147 ± 25	_____	_____	_____
Number of ovules	243 ± 31	267 ± 38	295 ± 33	306 ± 29	283 ± 37	230 ± 41	_____	_____	_____
Leaf length/width	13 ± 3	15 ± 2	15 ± 3	11 ± 2	18 ± 3	13 ± 4	12 ± 2	9 ± 1	11 ± 1
Leaf base width/leaf middle width	1.7 ± 0.4	1.6 ± 0.3	1.6 ± 0.3	1.4 ± 0.2	1.6 ± 0.3	1.6 ± 0.4	1.4 ± 0.2	1.2 ± 0.2	1.5 ± 0.2
Leaf length/stem length	1.0 ± 0.2	0.8 ± 0.2	0.9 ± 0.2	1.2 ± 0.2	1.3 ± 0.1	1.1 ± 0.2	_____	_____	_____
Dry fiber mass/fresh leaf mass	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.004	0.02 ± 0.01** (0.01 ± 0.01)	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.00	0.01 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.00* (0.04 ± 0.01)	0.03 ± 0.01
Teeth length/width ^b	0.82 ± 0.16	0.85 ± 0.37	0.84 ± 0.17	0.80 ± 0.25	0.74 ± 0.13	0.66 ± 0.17	0.55 ± 0.09	0.49 ± 0.12	0.76 ± 0.07
Distance between teeth/leaf length	0.02 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.0	0.02 ± 0.0	0.01 ± 0.00	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.0	0.01 ± 0.00	0.01 ± 0.00
Spine length/width	5.6 ± 1.5	5 ± 0.6	5.1 ± 1.3	6.5 ± 2.2	4.8 ± 1.3	6.2 ± 1.6	5.2 ± 0.7	4.6 ± 0.5	4.4 ± 0.7
Spine length/leaf length	0.02 ± 0.01* (0.04 ± 0.02)	0.02 ± 0.005	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.0	0.01 ± 0.0	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.0	0.02 ± 0.0* (0.03 ± 0.0)	0.02 ± 0.0
Panicle length/ inflorescence total length	0.3 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.3 ± 0.0	0.4 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.7 ± 0.0	_____	_____
Tepals length/tube length	1.7 ± 0.39** (1.2 ± 0.19)	1.68 ± 0.28	1.72 ± 0.20	2.17 ± 0.49	1.8 ± 0.20	1.95 ± 0.52	1.65 ± 0.11	_____	_____
Ovary body length/width	2.9 ± 0.2	3.0 ± 0.4	3.1 ± 0.3	3.0 ± 0.1	2.9 ± 0.2	2.8 ± 0.3	2.9 ± 0.1	_____	_____
Carpel leaf length/width	1.8 ± 0.2	1.9 ± 0.2	1.9 ± 0.1	1.9 ± 0.0	1.6 ± 0.1	1.7 ± 0.1	_____	_____	_____

TABLE 2. Continued

Seed length/width	1.4 ± 0.1	1.5 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1.4 ± 0.0	1.4 ± 0.1	1.4 ± 0.1	_____	_____	_____
Number of teeth/leaf length	1.2 ± 0.3	1.2 ± 0.4	1.0 ± 0.3* (1.3 ± 0.3)	0.9 ± 0.1	1.3 ± 0.2	1.3 ± 0.2	0.7 ± 0.0	0.8 ± 0.1	1.2 ± 0.1
Teeth length/leaf length	0.003 ± 0.00	0.002 ± 0.00	0.002 ± 0.00	0.003 ± 0.00	0.002 ± 0.001	0.002 ± 0.00	0.002 ± 0.000	0.002 ± 0.000 (0.003 ± 0.001)	0.003 ± 0.001
Teeth area/leaf width	0.006 ± 0.00	0.007 ± 0.00	0.005 ± 0.00	0.006 ± 0.00	0.004 ± 0.00	0.006 ± 0.00	0.006 ± 0.001* (0.011 ± 0.005)	0.008 ± 0.001 (0.013 ± 0.004)	0.007 ± 0.001
Number of normal seeds/ number of seeds	0.3 ± 0.2	0.4 ± 0.2	0.5 ± 0.1	0.4 ± 0.2	0.32 ± 0.1	0.36 ± 0.1	_____	_____	_____

** Significantly ($P < 0.05$) greater than the result obtained in situ (see Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera and May-Pat. 1996).

* Significantly ($P < 0.05$) smaller than the result obtained in situ (see Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera and May-Pat. 1996).

a Comparisons for these variants were not performed because of the small sample size under natural conditions.

b Comparisons for these characters were not performed because they were not obtained in situ.

TABLE 3. Coefficients of variables with greatest weighting in the principal components that were significant for the differentiation of groups in the six distinct analyses of morphological variation in wild and cultivated populations of *Agave* in Yucatan, Mexico. The different analyses include: A: All variants with 21 vegetative variables, B: SK, YK, D, DF, SF with 21 vegetative variables, C: KK, D, DF, SF with 21 vegetative variables, D: SK, YK, KK with 21 vegetative variables, E: D, DF, SF, CHW, CHG, CHY with 55 vegetative, floral and fruit variables, F: D, DF, SF with 55 vegetative, floral, and fruit variables.

Variable	Number of the principal component and analysis type									
	A	B		C	D		E		F	
	First	First	Third	Third	First	Second	First	Second	First	
Variance explained	38%	43%	12%	13%	42%	29%	18%	14%	20%	
Dry fiber mass	0.33	0.31		0.28	0.31		0.23		0.28	
Leaf width at middle	0.31	0.3			0.26	-0.3				
Spine width at base	0.31	0.3		0.3	0.28					
Number of teeth/leaf length	-0.29	-0.28	-0.3		-0.31			-0.26		
Teeth width at base	0.29	0.28		0.3	0.23	-0.24				
Fresh leaf mass	0.28	0.29			0.3					
Spine length	0.27	0.27			0.29					
Dry fiber mass/fresh leaf mass	0.24	0.25		0.28						
Leaf width at base	0.24	0.25			0.26					
Leaf length		0.27			0.3		0.29		0.27	
Distance between teeth/leaf length			0.53	-0.41		0.34				
Distance between teeth			0.53	-0.33		0.31				

TABLE 3. Continued

Number of teeth	-0.36	0.33		0.25	
Leaf base width/leaf middle width	0.25		0.34		
Teeth length/teeth width	0.24		0.41	0.23	
Leaf length/leaf width		-0.29	-0.25		
Teeth length			-0.31		
Spine length/spine width					
Peduncle perimeter at base				0.24	
Teeth length/leaf length				-0.24	
Capsule length					0.23
Panicle length					0.24
Inflorescence total length					0.23
Number of normal seeds				0.23	
Number of normal seeds/number of seeds				0.23	

TABLE 4. Means and coefficient of variation for the morphological characters that distinguish ($P < 0.05$) between the *A. angustifolia* wild populations in Dunes (D), Deciduous Forest (DF), and Subdeciduous Forest (SF), and the cultivated variants of henequén in Yucatan, Mexico. The domestication tendency that these differences represent, as well as the F , R -squared, and P values from a one-way ANOVA, are presented. A. Differences with Sac Ki (SK) and Yaax Ki (YK). B. Differences with Kitam Ki (KK).

Morphological character	Domestication tendency	Category	Coefficient		F	R -squared	P
			Mean	of variation			
A. Differences with Sk and Yk							
Dry fiber mass (g)	More absolute quantity of fiber	Wild	5.53	47	400	0.82	0.002
		Cultivated	28.23	30			
Dry fiber mass/fresh leaf mass	More relative quantity of fiber	Wild	0.02	37	92	0.52	0.002
		Cultivated	0.03	21			
Leaf mass (g)	Heavier leaves, more fiber	Wild	348	29	160	0.65	0.002
		Cultivated	954	30			
Leaf width at middle (cm)	Wider leaves, more fiber	Wild	7	18	223	0.72	0.002
		Cultivated	13	15			

TABLE 4. Continued

Leaf width at base (cm)	Wider leaves, more fiber	Wild	12	22	71	0.46	0.002
		Cultivated	17	11			
Leaf length/leaf width at middle	Wider leaf shape, more fiber	Wild	13	19	33	0.28	0.002
		Cultivated	11	17			
Leaf length (cm)	Longer leaves, longer fibers	Wild	106	18	90	0.51	0.002
		Cultivated	142	9			
Number of teeth	Less teeth, less thorniness	Wild	119	23	14	0.14	0.006
		Cultivated	102	10			
Number of teeth/leaf length	Relatively fewer teeth, less thorniness	Wild	1.2	26	82	0.5	0.002
		Cultivated	0.7	13			
Teeth length (cm)	Longer teeth, gigantism	Wild	0.26	22	15	0.15	0.004
		Cultivated	0.3	14			
Teeth width at base (cm)	Wider teeth, gigantism	Wild	0.32	29	109	0.56	0.002
		Cultivated	0.59	23			

TABLE 4. Continued

Spine length (cm)	Longer spines, gigantism	Wild	1.83	23	132	0.61	0.002
		Cultivated	2.84	13			
Spine width at base (cm)	Wider spines, gigantism	Wild	0.35	14	370	0.81	0.002
		Cultivated	0.58	11			
Leaf width at base/ leaf width at middle	Leaves with narrower bases	Wild	1.6	21	26	0.23	0.002
		Cultivated	1.3	16			
Teeth length/teeth width	Wider teeth shape	Wild	0.83	26	63	0.43	0.002
		Cultivated	0.52	21			
B. Differences with Kk							
Dry fiber mass/fresh leaf mass	More relative quantity of fiber	Wild	0.02	37	19	0.24	0.002
		Cultivated	0.03	27			
Leaf length/leaf width at middle	Wider leaf shape, more fiber	Wild	14	19	12	0.16	0.002
		Cultivated	11	11			

TABLE 5. Means and coefficient of variation for the morphological characters that distinguish ($P < 0.05$) among the cultivated variants of henequén, Sac Ki (Sk), Yaax Ki (Yk), and Kitam Ki (Kk). The F and R-squared values from a one-way ANOVA are provided.

Morphological character	Variant	Mean	Coefficient		
			of variation	<u>F</u> value	<u>R</u> -squared
Number of teeth/leaf length	Sk	0.7	6	211	0.9
	Yk	0.8	12		
	Kk	1.2	8		
Leaf width at middle	Sk	12	14	46	0.67
	Yk	15	12		
	Kk	9	10		
Teeth width at base	Sk	0.54	16	36	0.61
	Yk	0.69	22		
	Kk	0.4	12		

TABLE 6. In situ and ex situ global coefficients of variation for the three supposed wild ecotypes of A. angustifolia and the three cultivated variants of henequén studied in Yucatan, Mexico.

Variant	Growth condition	
	In situ	Ex situ
<u>A. angustifolia</u> (wild)		
Coastal Dunes (D)	33	22
Deciduous Forest (DF)	22	21
Subdeciduous Forest (SF)	22	21
Henequén (cultivated)		
Sac Ki (Sk)	17	15
Yaax Ki (Yk)	19	16
Kitam Ki (Kk)	24	15

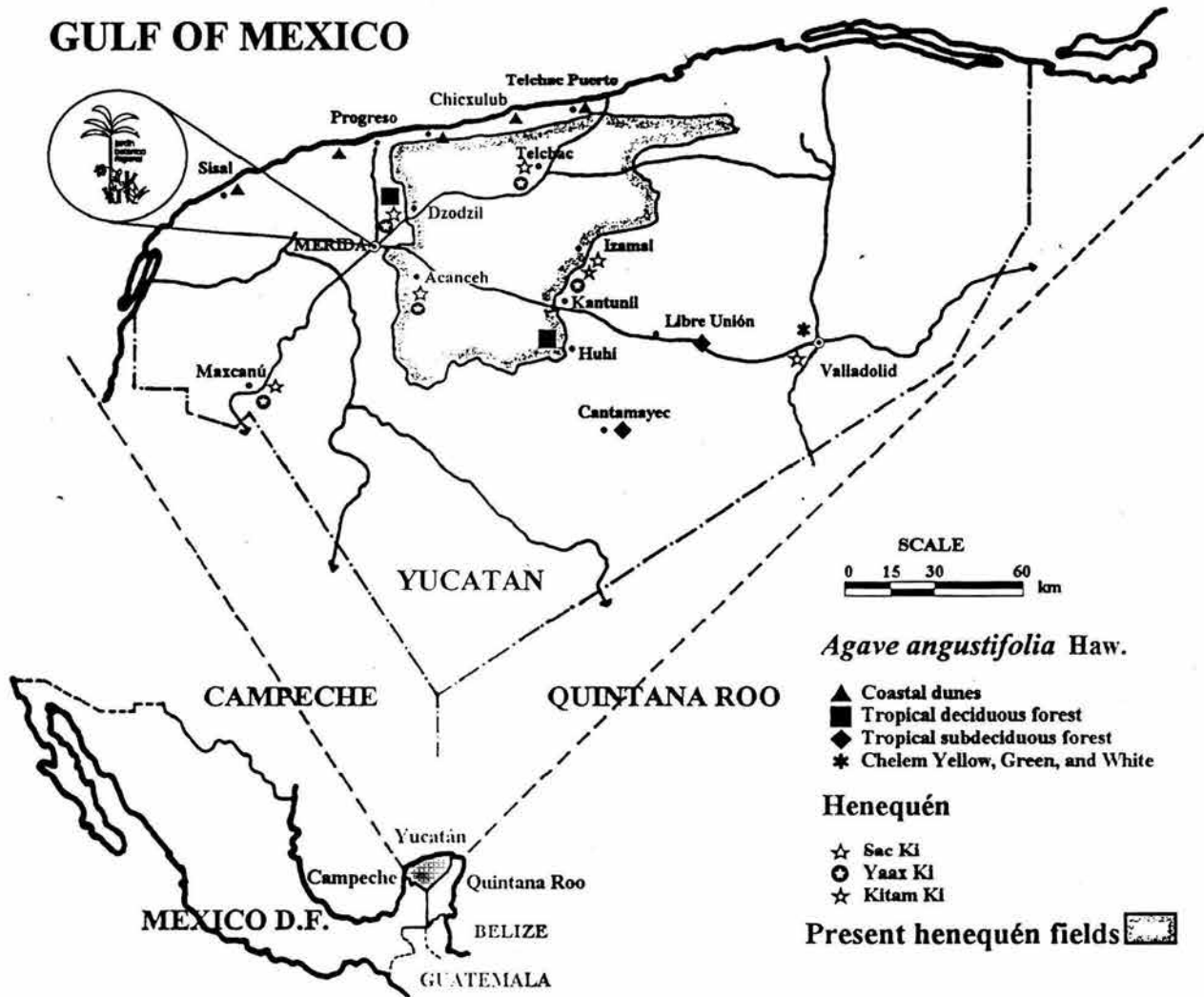
FIGURE LEGENDS

Fig. 1. Areas sampled in the morphological variation analysis of the six A. angustifolia wild variants and the three henequén cultivated variants studied in Yucatan, Mexico and location of the Regional Botanic Garden where they were grown under homogeneous conditions.

Fig. 2-7. Principal components analysis plots of the morphological variation of wild and cultivated Agave populations in Yucatan, Mexico. A. angustifolia (wild): 1 = Coastal Dunes (D), 2 = Tropical Deciduous Forest (DF), 3 = Tropical Subdeciduous Forest (SF), 4 = Chelem Yellow (CHY), 5 = Chelem White (CHW), 6 = Chelem Green (CHG). Henequén (cultivated): 7 = Sac Ki, 8 = Yaax Ki, 9 = Kitam Ki. 2. First and second principal components of the analysis of 136 individuals belonging to all variants and using 21 vegetative characters. The first and second principal components account for 38 and 20% of the total variation, respectively. 3. First and third principal components of the analysis of 51 individuals of the three putative A. angustifolia wild ecotypes (D, DF, and SF) and 36 individuals of the henequén cultivated variants (Sk, Yk, and Kk), using 21 vegetative characters. The first and third principal components account for 43 and 12% of the total variation, respectively. 4. First and third principal components of the analysis of 51 individuals of the A. angustifolia three putative wild ecotypes (D, DF, and SF) and 13 individuals of the cultivated variant Kk, using 21 vegetative characters. The first and third principal components account for 25 and 13% of the total variation, respectively. 5. First and second principal components of the analysis of 49 cultivated individuals of the three cultivated variants Sk, Yk, and Kk, using 21 vegetative characters. The first and second principal components account for 42 and 20% of the total variation, respectively. 6. First and second principal components of the analysis of 46 individuals belonging to all wild variants and using 55 vegetative, inflorescence, flower and fruit characters. The first and second principal components account for 18 and 14% of the total variation, respectively. 7. First and second principal components of the analysis of 25 individuals of the three putative A. angustifolia wild ecotypes (D, DF, and SF) using 55 vegetative, inflorescence, flower, and fruit characters. The first and second principal components account for 20 and 14% of the total variation, respectively.

Fig. 8-9. Principal morphological differences between the cultivated variants of henequén, 7 = Sac Ki (Sk) and 8 = Yaax Ki (Yk), and the wild populations of A. angustifolia in Yucatan, Mexico, 1 = Coastal Dunes (D), 2 = Tropical Deciduous Forest (DF), 3 = Tropical Subdeciduous Forest (SF). 8. Index of fibrosity, square root of the fiber dry mass as a function of $\log(\text{leaf fresh mass} + 1)$. 9. Index of thorniness, number of teeth as a function of the leaf length.

GULF OF MEXICO



SCALE
0 15 30 60 km

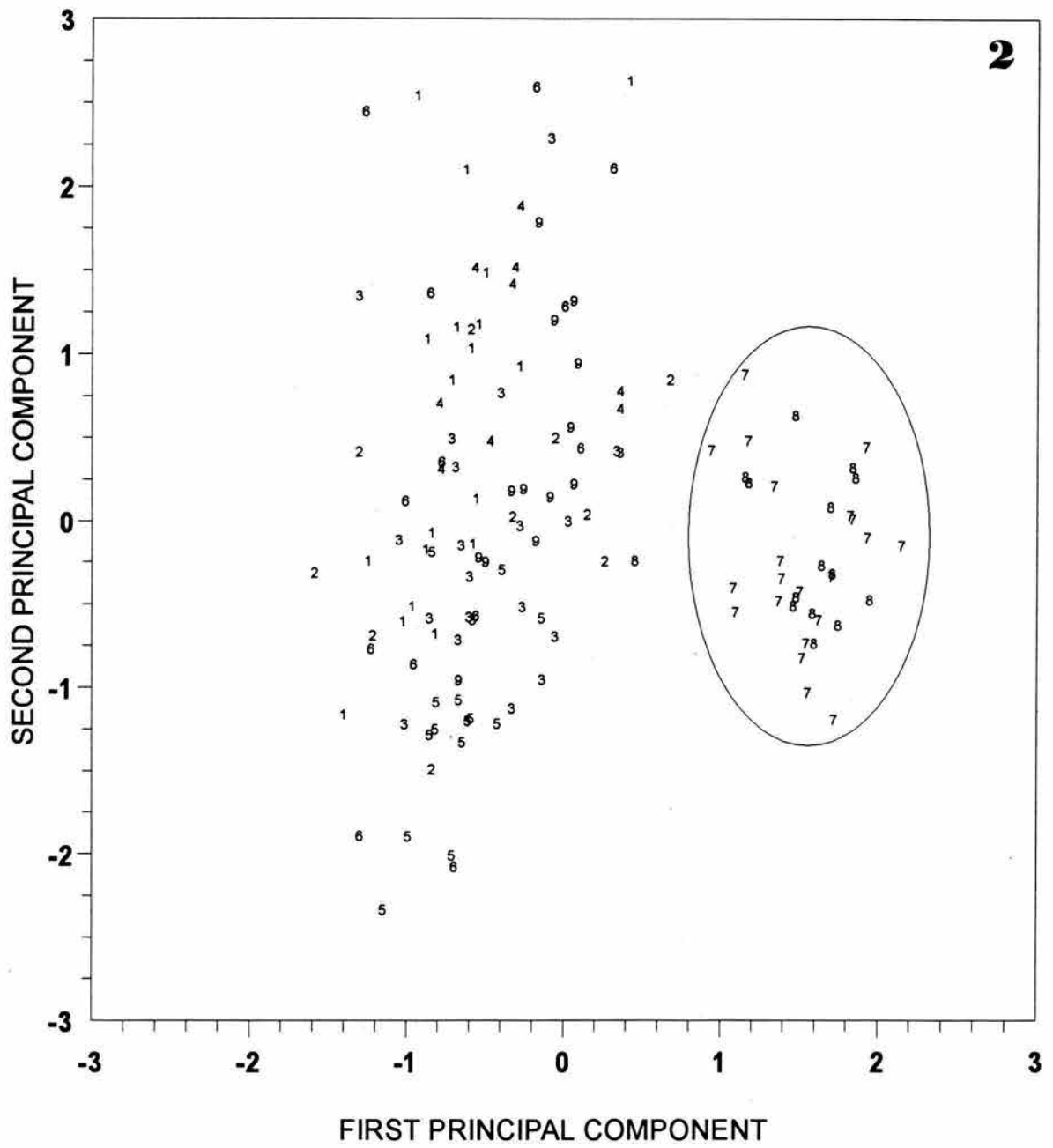
Agave angustifolia Haw.

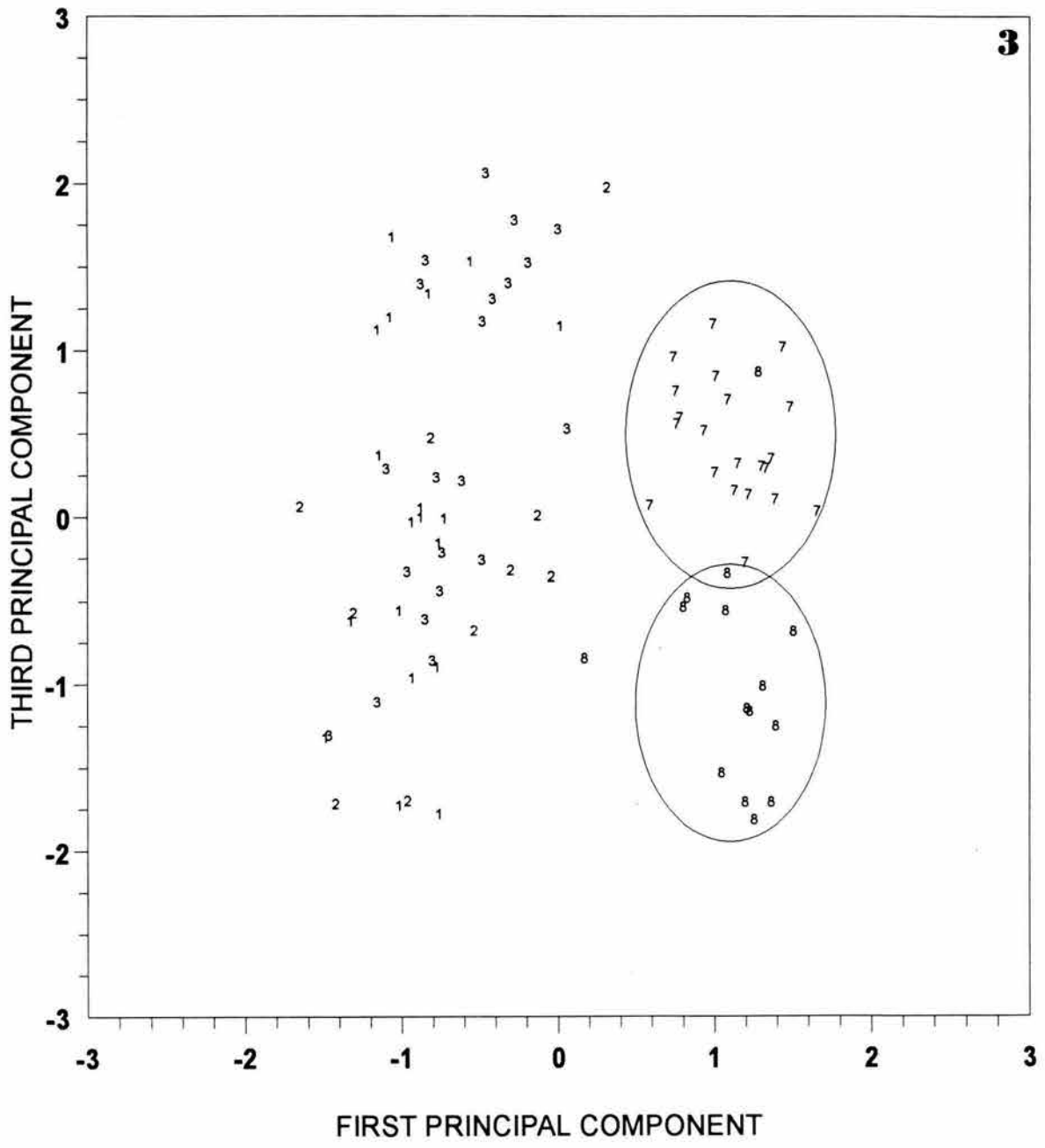
- ▲ Coastal dunes
- Tropical deciduous forest
- ◆ Tropical subdeciduous forest
- * Chelem Yellow, Green, and White

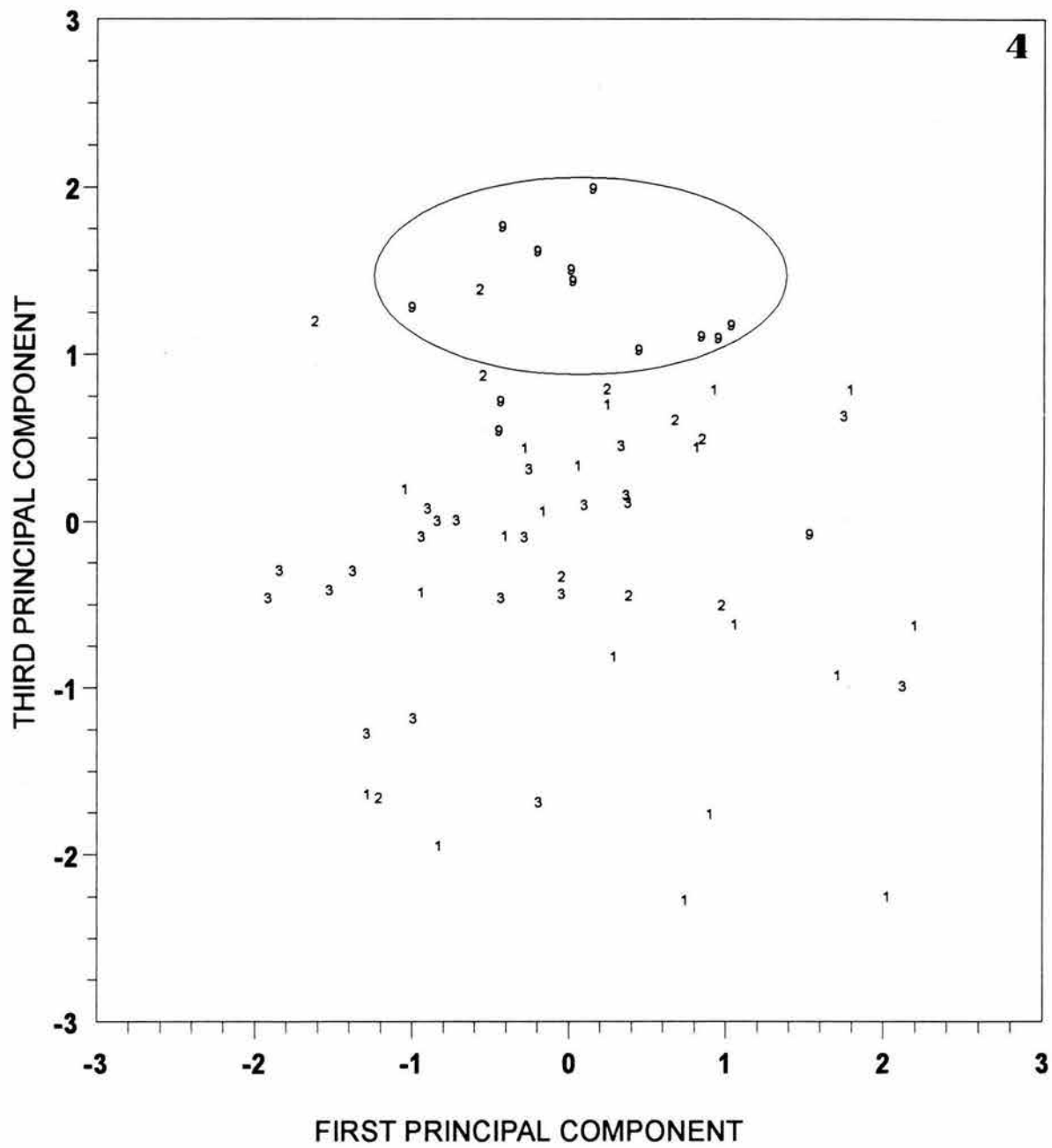
Henequén

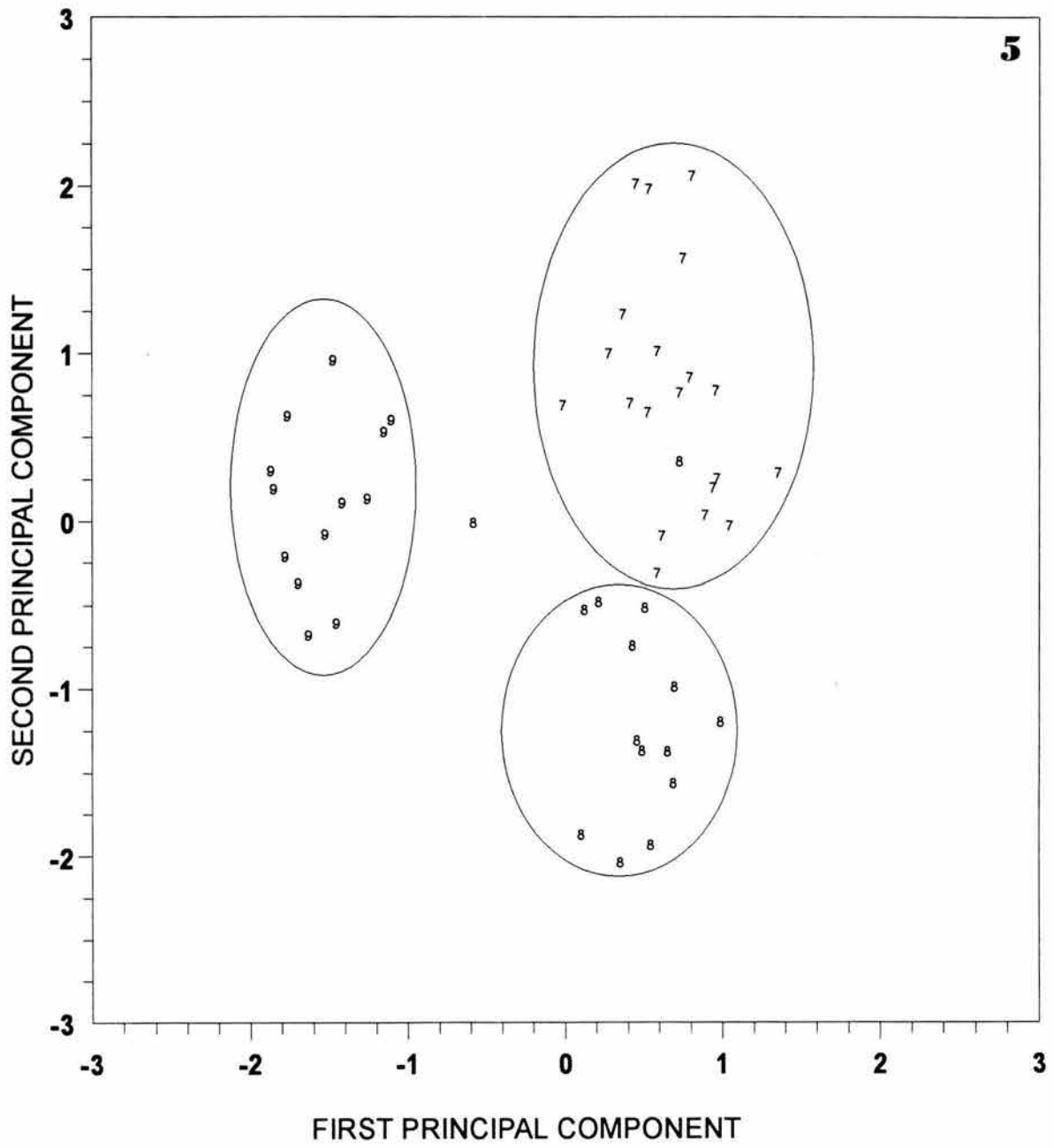
- ☆ Sac KI
- Yaax KI
- ☆ Kitam KI

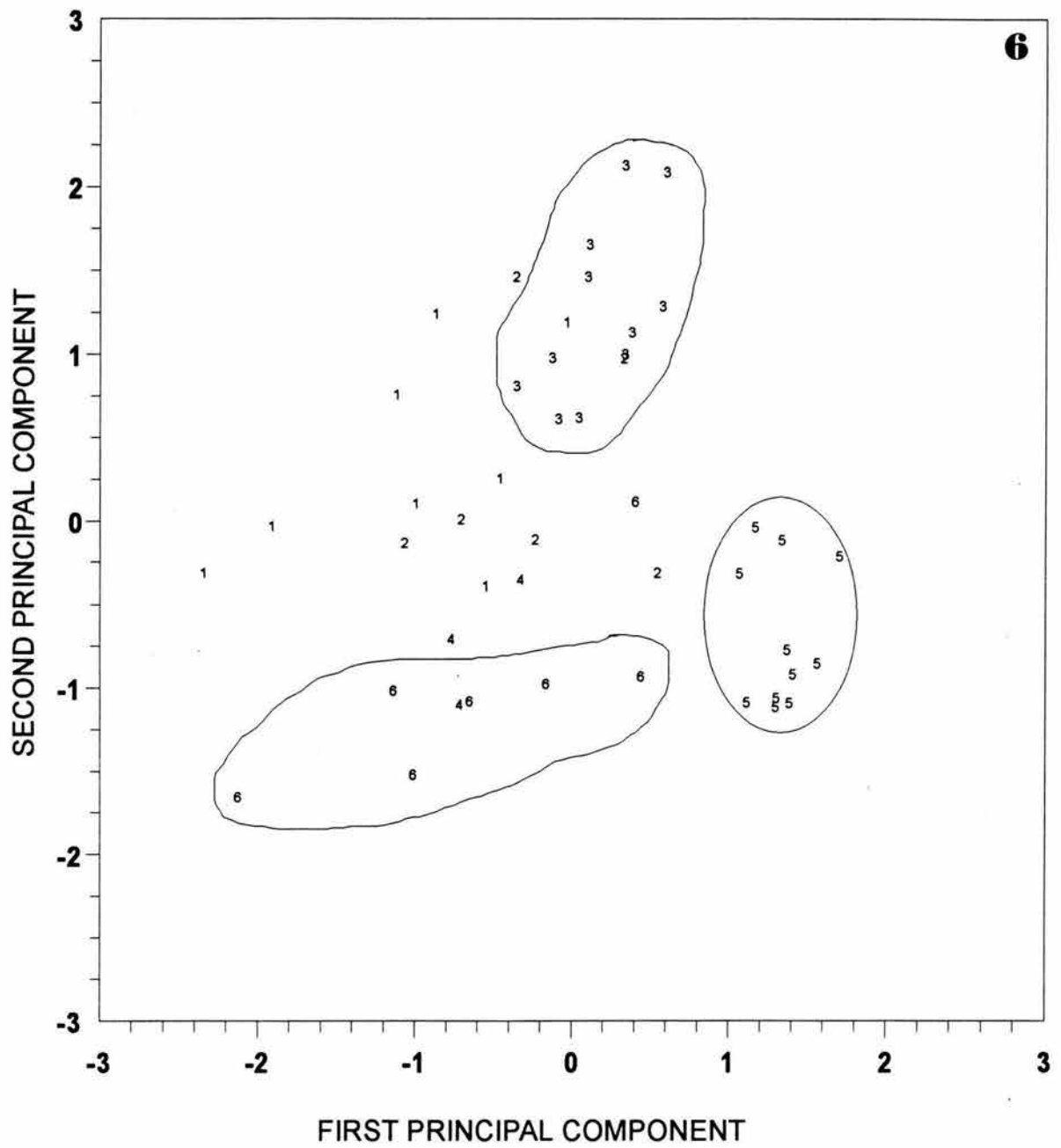
Present henequén fields

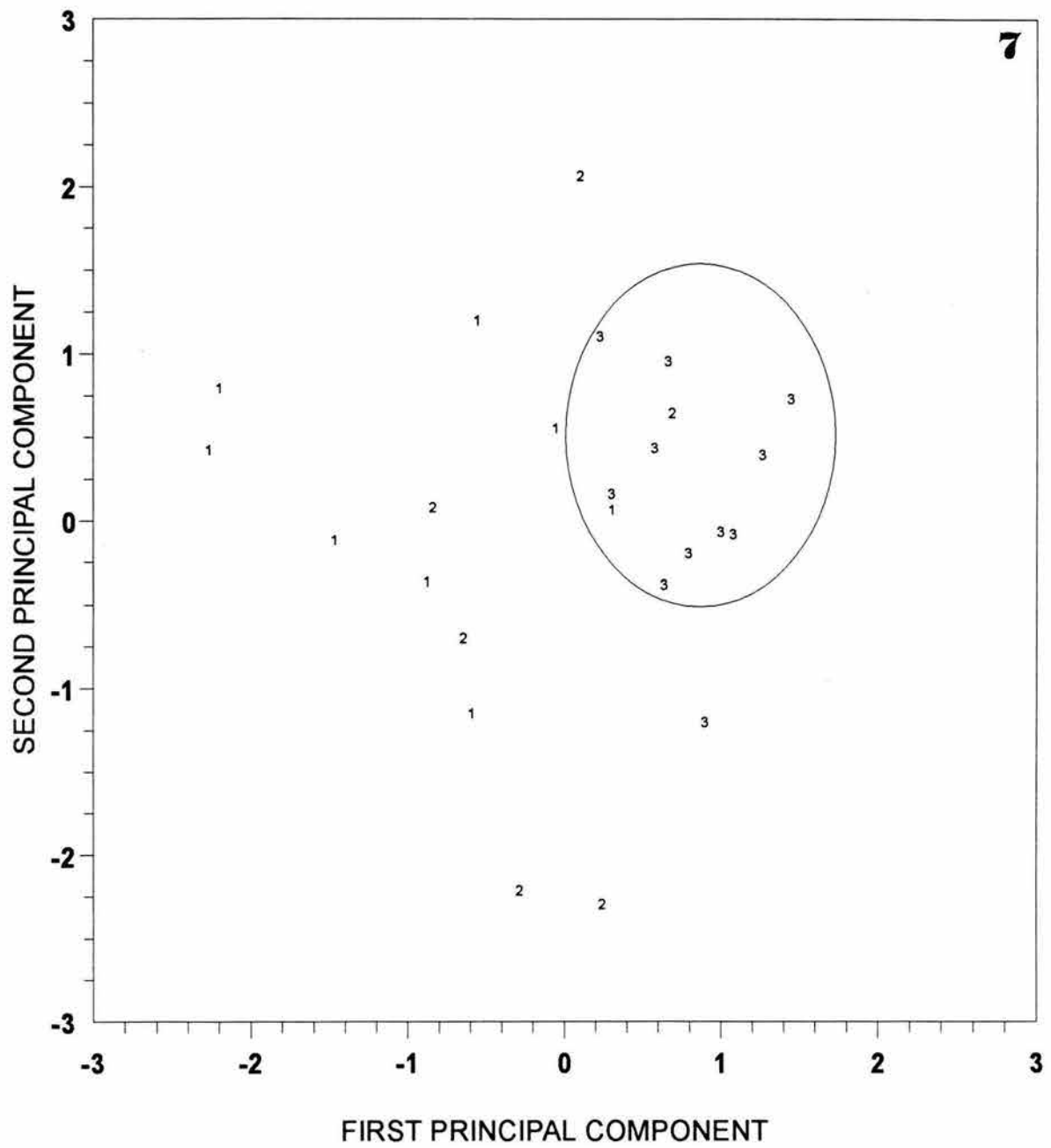


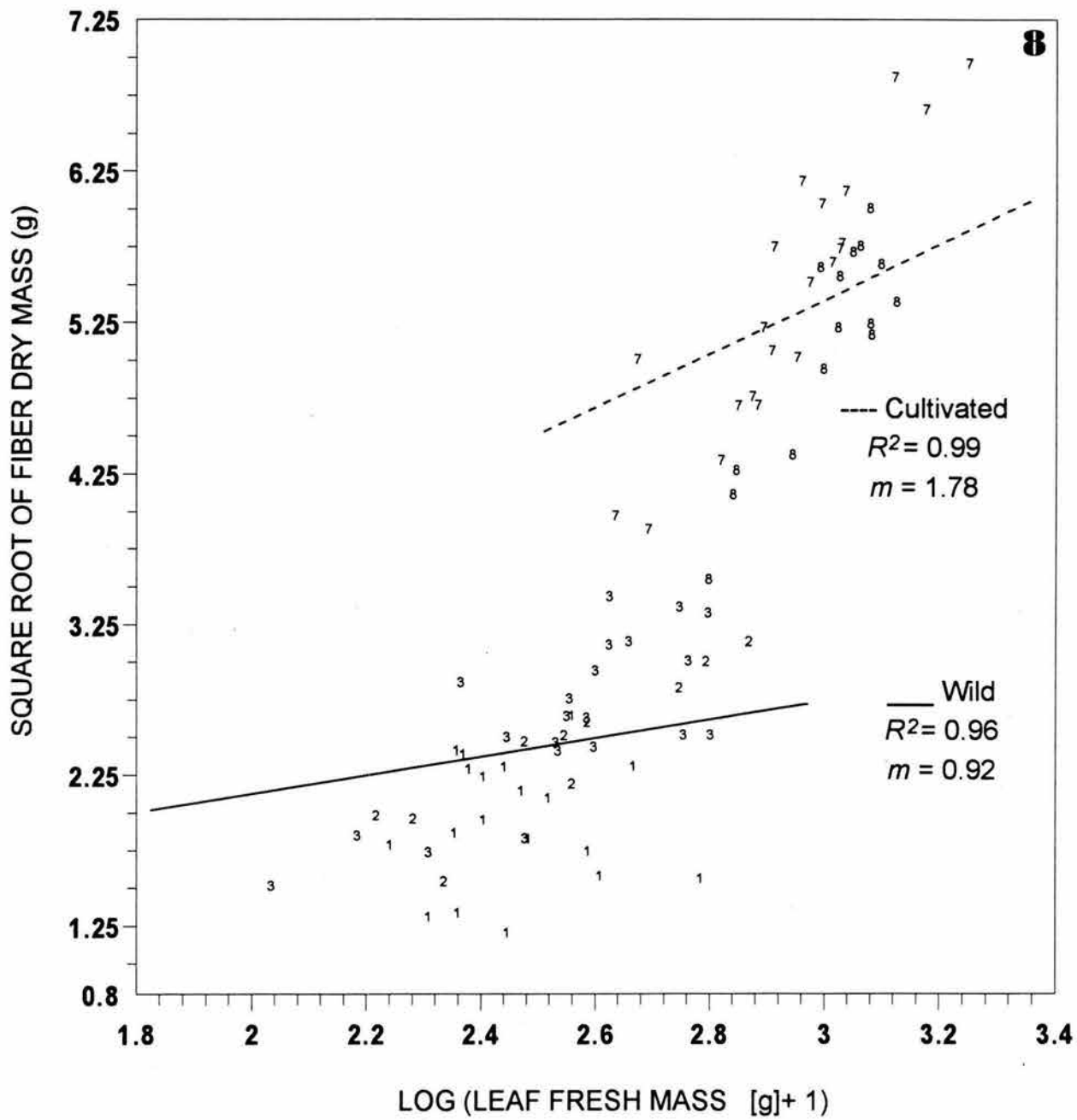


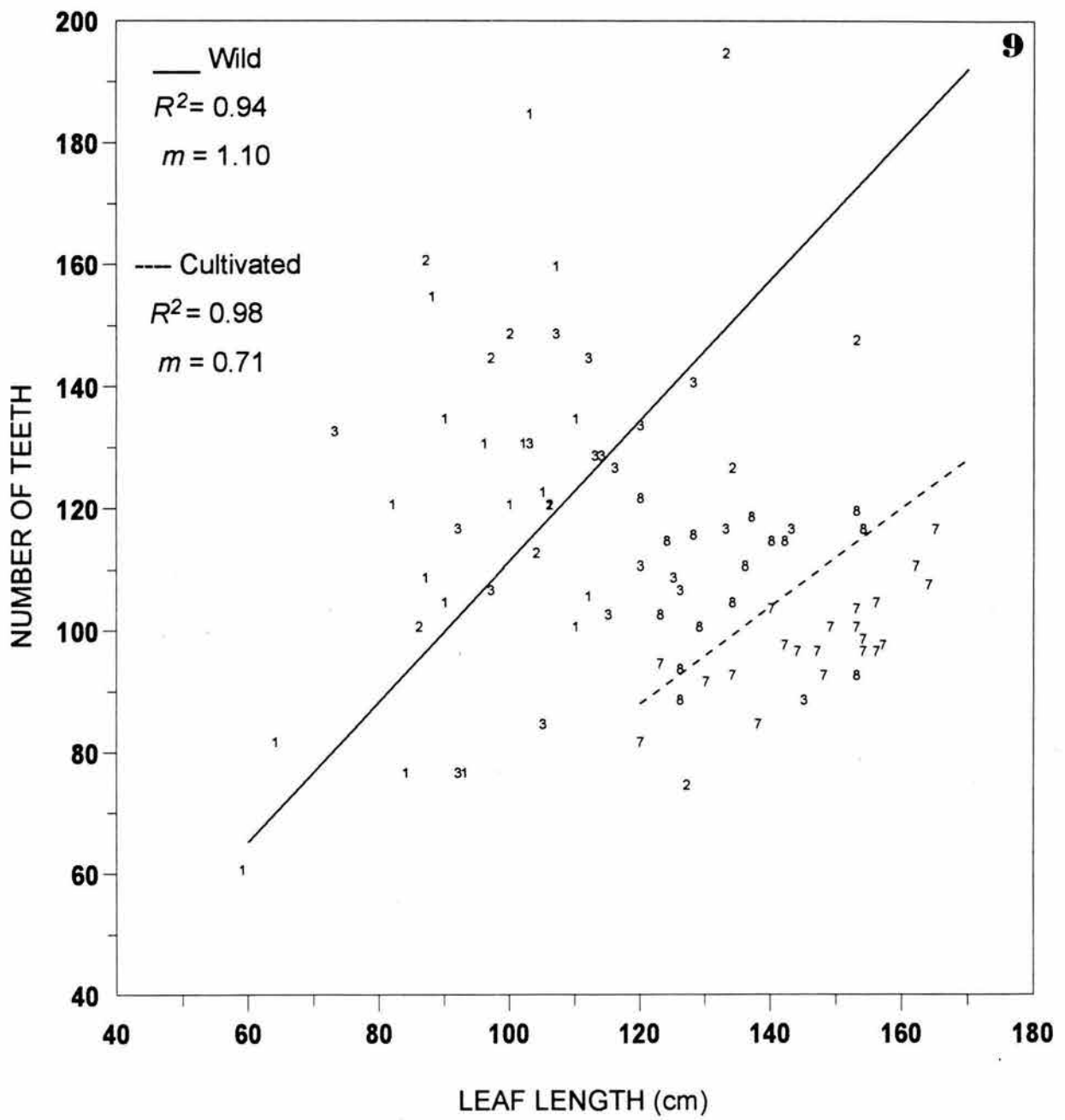












CAPÍTULO 6

VARIACIÓN Y RELACIONES FILOGENÉTICAS DE HENEQUÉN *Agave fourcroydes* LEM. Y SU ANCESTRO SILVESTRE *A. angustifolia* HAW.:
EVIDENCIA ISOENZIMÁTICA Y MORFOLÓGICA.

VARIACIÓN Y RELACIONES FILOGÉNICAS DE HENEQUÉN *Agave fourcroydes* LEM. Y SU ANCESTRO SILVESTRE *A. angustifolia* HAW.: EVIDENCIA ISOENZIMÁTICA Y MORFOLÓGICA

P. Colunga-GarcíaMarín¹, J. Coello-Coello¹, L. E. Eguiarte² y D. Piñero².

¹ Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Apartado Postal 87. Cordemex. Mérida Yucatán, México 97310. ² Centro de Ecología. UNAM. Apartado Postal 70-275. Ciudad Universitaria. México, D.F. México 04510.

RESUMEN

Se presenta evidencia isoenzimática para estimar los niveles de variación genética, y evidencia isoenzimática y morfológica para analizar las relaciones evolutivas del germoplasma de henequén y las poblaciones de *A. angustifolia* aún disponibles en la Península de Yucatán. El análisis de tres sistemas isoenzimáticos con electroforesis en geles de almidón, indicó que mientras las variantes de *A. angustifolia* tienen niveles relativamente altos de variación genética, ninguna variación se observa dentro de las tres variedades de henequén cultivadas. La extremadamente pequeña fracción de la variación total contenida dentro de las variantes cultivadas es un resultado esperado de los análisis etnobotánicos y morfológicos anteriores, los cuales sugirieron una drástica erosión genética de la diversidad posiblemente generada y mantenida por los mayas en el periodo prehispánico, como consecuencia de las estrategias agronómicas seguidas en las grandes plantaciones capitalistas, que con fines cordeleros, se desarrollaron en Yucatán a principios de este siglo. El análisis filogenético usando parsimonia indicó que el supuesto central de este trabajo, el origen del henequén a partir de poblaciones de *A. angustifolia* que crecen en la Península, está apoyado por los resultados del análisis que incluyó individuos externos al área. Las relaciones filogenéticas dentro de las variantes silvestres y cultivadas que crecen en la Península, inferidas de la evidencia isoenzimática, y de la evidencia conjunta morfología-isoenzimas, son consistentes con las evidencias etnobotánicas y morfológicas. Ambos análisis sugieren dos grandes clados: el de las poblaciones silvestres como un grupo monoflétrico con dos probables ecotipos, Dunas y Selva Mediana, y el de las variantes utilizadas por su fibra. Dentro de este grupo se observan dos líneas separadas de domesticación: la de *Sac ki* y *Yaax ki*, seleccionadas para producir fibras más gruesas y en mayor cantidad, con fines fundamentalmente cordeleros, y la de *Kitam ki*, casi extinta, seleccionada para producir fibras más suaves con fines textiles. En esta línea posiblemente fue incluido el *Chelem* blanco a principios de siglo y posteriormente abandonado su cultivo. La posición de las variantes *Chelem* en el filograma, sugieren su origen híbrido silvestre-cultivado.

El henequén *Agave fourcroydes* Lem. es una planta cultivada por su fibra que, de acuerdo a las evidencias disponibles, fue domesticada por los mayas en la Península de Yucatán en épocas prehispánicas (de Landa, 1978). Su origen se ha planteado a partir de *Agave angustifolia* Haw. (sensu Gentry, 1982), la única especie silvestre de *Agave* en el área (Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1993). *Agave angustifolia* es la especie de este género que tiene la distribución más amplia. Se le encuentra desde Sonora a Costa Rica por el Pacífico y desde ahí a Tamaulipas por el Atlántico, en alturas que van desde el nivel del mar hasta los 1500 m (Gentry, 1982). En la Península de Yucatán, esta especie presenta un rango de variación morfológica asociado a su distribución geográfica reportado ya por Orellana et al. (1985), y que abarca desde ejemplares muy pequeños encontrados en la zona de Dunas costeras, intermedios en la Selva baja y de mayor altura en la Selva mediana. Castorena-Sánchez, Escobedo y Quiroz (1991) describieron los cariotipos de estas especies en Yucatán, encontrando que ambas son poliploides; henequén con un número cromosómico de $5x = 150$ y *A. angustifolia* de $6x = 180$.

Agave angustifolia es una especie que crece en manchones de individuos propagados vegetativamente, ya sea por medio de vástagos procedentes de rizoma o de bulbillos, pero también con alta capacidad de reproducción sexual. La variación morfológica encontrada en toda su área de distribución llevaron a Gentry (1982) a suponer que se trata de un complejo con entrecruzamiento libre, que ha variado ampliamente por circunstancias de habitat, cambios de clima en periodos largos de tiempo y por la intervención del hombre. Hasta donde

sabemos, no han sido publicados trabajos sobre su biología reproductiva. Henequén, por otra parte, es un cultivo que sólo se ha desarrollado exitosamente en la Península de Yucatán, algunas regiones de los estados de Tamaulipas y Veracruz, y la República de Cuba. En estos últimos tres lugares a partir de germoplasma yucateco. Su propagación es exclusivamente vegetativa, a través de vástagos procedentes de rizoma. Una práctica agrícola importante en este cultivo es la eliminación del pedúnculo de la inflorescencia cuando comienza a emerger, por lo que en muy raras ocasiones se le encuentra floreciendo. Cuando llega a florecer, casi nunca produce semillas, y cuando éstas se llegan a producir, nunca se utilizan para su cultivo. El porcentaje de germinación de las semillas de henequén es del 9%, mientras que el de las poblaciones silvestres de alrededor del 73% (Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, datos sin publicar).

En trabajos anteriores se ha abordado la investigación etnobotánica de la diversidad pasada y presente, tanto del henequén como de su supuesto ancestro silvestre (Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1993; Colunga-GarcíaMarín et al., 1993), así como el estudio de su variación morfológica en condiciones naturales y en condiciones homogéneas de crecimiento (Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera, y May-Pat, 1996; Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, en prensa). Estos trabajos han indicado que no conocemos la diversidad de henequén generada por los mayas en la época prehispánica, pero podemos suponer que ésta era al menos igual, sino mayor, a la registrada en los manuales agronómicos de fines del siglo pasado y principios de éste. En estos manuales se reportan

siete variedades de henequén y el cultivo experimental del silvestre. De estas variedades, actualmente sólo es posible encontrar tres: *Sac Ki* (Sk), *Yaax Ki* (Yk) y una variedad a la que hemos llamado *Kitam Ki* (Kk). Sk es la variedad de uso preferido para cordelería. Desde fines del siglo pasado existía la consigna entre los grandes productores de eliminar las otras variedades en favor de ésta. Yk es una variedad morfológicamente muy parecida a Sk, pero con una fibra relativamente más suave, la cual produce en una cantidad ligeramente menor que el Sk. Kk es una variante poco conocida entre los agricultores, que aunque se le encuentra exclusivamente de forma cultivada, muchos la confunden con el silvestre. Morfológicamente es muy diferente a las dos anteriores y produce mucho menos fibra, pero ésta es más suave. Tanto Yk como Kk sólo pueden encontrarse en poblaciones muy pequeñas, especialmente Kk. Cuando se cultivan es con fines artesanales. La evidencia morfológica indicó que Sk y Yk se diferencian de las silvestres en una dirección y magnitud similar que puede resumirse en cuatro síndromes de domesticación (por síndrome de domesticación nos referimos a una combinación de caracteres que resultan en una característica de interés antropocéntrico o relacionada al proceso de selección artificial): gigantismo, mayor fibrosidad, menor espinosidad y menor capacidad reproductiva. Existe una correspondencia obvia entre estos síndromes, y los intereses antropocéntricos que han guiado el proceso de selección artificial del henequén, por lo menos, durante el último siglo. Kk es la variante cultivada morfológicamente más parecida a las silvestres. La información etnobotánica, y el tipo de diferencias morfológicas que tiene con ellas, sugieren una introducción

reciente a la Península y/o un proceso de selección con dirección e intensidad distinta al de las otras variantes cultivadas.

La variante Sk corresponde claramente a la diagnosis de *A. fourcroydes* Lem. de Gentry (1982). Hacen falta descripciones taxonómicas válidas y completas de Yk y Kk, por lo que en este trabajo nos referiremos a ellas por sus nombres hortícolas mayas. Los resultados de la investigación etnobotánica sugieren una fuerte erosión genética de este cultivo, como resultado del desarrollo de plantaciones extensivas con fines exclusivamente cordeleros, reforzado por prácticas de propagación exclusivamente vegetativas. La magnitud de los coeficientes de variación de los caracteres morfológicos estudiados, sugiere también una reducción de la diversidad genética del cultivado con respecto al ancestro silvestre.

En cuanto a *A. angustifolia*, la exploración etnobotánica sugirió la existencia de tres variantes, correspondientes a las poblaciones que crecen en las Dunas costeras (D), la Selva baja caducifolia (DF), y la Selva mediana subcaducifolia (SF). Estas tres variantes, de acuerdo a la evidencia morfológica, probablemente corresponden a dos ecotipos: uno que incluye las poblaciones de D y DF y otro que corresponde a las poblaciones de SF, en vista de que bajo condiciones homogéneas de crecimiento no se encontraron diferencias entre las poblaciones de D y las de DF. Dentro de las poblaciones de SF, los artesanos que trabajan la fibra de las poblaciones silvestres reconocen a su vez tres variantes según su calidad de fibra. Al *Chelem* blanco (CHW) lo consideran el más parecido a los cultivados, al *Chelem* verde (CHG) y el *Chelem* amarillo (CHY) los consideran

con una calidad inferior, en ese orden. Con base en la evidencia etnobotánica y morfológica se han sugerido dos hipótesis: 1) que CHW representa poblaciones ancestrales del henequén, y 2) que posiblemente sea un clon abandonado de principios de siglo, cuando se hicieron intentos de cultivar poblaciones silvestres con fines textiles.

El trabajo que aquí se presenta, utiliza evidencia isoenzimática para estimar los niveles de variación genética, y evidencia isoenzimática y morfológica para analizar las relaciones filogenéticas del germoplasma de henequén aún disponible en la Península de Yucatán y las poblaciones de *A. angustifolia* que crecen en ella. Los resultados se discuten en el contexto de las hipótesis planteadas en los trabajos anteriores, y en términos de las posibilidades de conservación del germoplasma silvestre y cultivado.

MATERIALES Y MÉTODOS

Procedencia del material -- El material analizado puede dividirse en tres grupos: (1) 146 individuos pertenecientes a las seis variantes de *A. angustifolia* y las tres de henequén encontradas en la península. Estos individuos fueron establecidos entre 1985-1987 en el Jardín Botánico Regional del Centro de Investigación Científica de Yucatán (JBR) bajo condiciones homogéneas de crecimiento y su variación morfológica fue analizada por Colunga-GarcíaMarín y May-Pat (en prensa). El material incluido en este trabajo fueron sus hijuelos nacidos de rizoma, (2) 54 individuos nacidos de semillas de la variante de henequén más abundante: el SK. Las semillas fueron colectadas en campo procedentes de dos localidades y de dos madres de cada localidad, fueron germinadas y

crecidas en laboratorio, y las plántulas posteriormente establecidas en el JBR. Cabe recordar que la producción de semillas de Sk es un evento sumamente raro, y cuando llega a ocurrir, las semillas nunca son utilizadas para su cultivo, (3) ocho individuos silvestres de *A. angustifolia* procedentes de tres estados de la República externos a la Península de Yucatán: tres individuos del estado de Veracruz, tres individuos del estado de Oaxaca, y dos del estado de México, cada uno procedente de una localidad distinta. Estos ejemplares crecían en la colección del Jardín Botánico de la UNAM en la ciudad de México, y fueron aclimatados en el JBR durante un mes antes de ser estudiados. La procedencia de las plantas madres de todo este material se presenta en la Fig. 1. En el Cuadro 1 se presenta el número de poblaciones analizadas de cada variante y el número de individuos por población considerados de la Península de Yucatán.

Colecta de muestras y electroforesis -- Todo el material utilizado procedió de plantas que tenían aproximadamente dos años de edad en el momento en que se tomaron las muestras. El tejido empleado fue el de la hoja de más reciente desprendimiento del cogollo y siempre se colectó entre las 8 y 9 de la mañana. A esta hoja se le eliminó la espina terminal y se tomaron 100 mg del tejido adyacente, los cuales fueron macerados con 100 microlitros del buffer de extracción. El macerado se adsorbió en wicks de papel filtro y éstos fueron guardados a -10° C por 24 horas, cuando fueron insertados en geles de almidón al 12% con 3% de sacarosa (Sigma Chemical Co., St. Louis. MO). Se utilizó la técnica de electroforesis horizontal en geles de almidón descrita por Wendel y

Weeden (1989). En un trabajo preliminar, se probaron 24 enzimas con 11 sistemas de corrida (Cuadro 2) y 4 buffers de extracción: el de Soltis et al., 1983 para helechos, el de Stuber et al., 1988 para maíz, uno usando 100 ml del buffer del electrodo del Sistema B de corrida para maíz de Stuber et al., 1988, añadiéndole 3 g de sacarosa, y el de Bennaceur et al., 1991 para dátil. Para estas pruebas se usaron tres individuos de cada una de las variantes de la Península de Yucatán con cinco repeticiones tomadas en diferentes ocasiones. Sólo para tres de estas 24 enzimas se obtuvo buena actividad y resolución de las bandas, así como resultados reproducibles, por lo que este trabajo se basó en ellas (Cuadro 2). Estas tres enzimas fueron: Fosfatasa Ácida (ACP) (E.C. 3.1.3.2) con 14 bandas, Malato Deshidrogenasa (MDH) (E.C. 1.1.1.37) con nueve bandas, y Peroxidasa catódica (PRX) (E.C. 1.11.1.7) con cuatro bandas (Fig. 2 a, b y c).

Los sistemas de corrida óptimos para estas enzimas fueron: para la MDH, el Sistema D (pH 6.5) diseñado por Stuber et al. (1988) para maíz, para la ACP y la PRX catódica, el Sistema A (pH 5.0) diseñado también por Stuber et al. (1988) para maíz. El mejor buffer de extracción fue el de Soltis et al. (1983). Los protocolos para el revelado de las enzimas fueron: para la MDH el de Stuber et al. (1988), para ACP y PRX los de Wendel y Weeden (1989) con las siguientes modificaciones: 1) Para ACP, 4 ml de acetato de sodio 1M pH 5, 50 ml agua destilada, 100 mg de cloruro de magnesio, 20 mg de α -naftil ácido fosfato y 75 mg de sal fast garnet GBC. 2) Para PRX, 3.5 ml de N-N dimetilformamida, 35 ml de agua destilada, 2.5 ml de acetato de sodio 1M pH 5, 100 mg de cloruro de calcio, 0.5 ml

de peróxido de hidrógeno al 3% y 50 mg de 3 amino 9 etil carbazole.

Dada la naturaleza poliploide de las especies estudiadas, no fue posible asignar las bandas a loci específicos, ya que probablemente representan combinaciones de productos de loci en cromosomas homólogos. Los patrones de bandeo fueron entonces registrados en función de la presencia o ausencia de cada una de las bandas. Las bandas fueron numeradas en orden ascendente, comenzando con la más cercana al origen (la banda más lenta para migrar) para cada uno de los sistemas isoenzimáticos.

Análisis de la variación genética

-- Dentro del conjunto de los 200 individuos de la Península estudiados, se reconocieron 54 patrones diferentes de presencia/ausencia de las 27 bandas isoenzimáticas encontradas. A cada uno de estos patrones o fenotipos isoenzimáticos se le asignó un número, y fue registrada su frecuencia en cada una de las variantes analizadas, en el conjunto de las variantes silvestres y en el conjunto de las cultivadas. A partir de estas frecuencias, se calculó el Índice de Shannon-Weaver (H') (1949) como un estimador de la variación genética (Piñero, 1982; Chakraborty y Rao, 1991; Ashburner, en prensa).

Dado que la ecuación original de Shannon-Weaver es una estimación sesgada de H' , el valor esperado ($E(H')$) se obtuvo de acuerdo a la serie desarrollada por Hutcheson (1970), usando únicamente los primeros dos términos de la ecuación, de acuerdo con Poole (1974). Adecuando la ecuación al cálculo de la diversidad de fenotipos isoenzimáticos, tenemos que:

$$E(H') = [-\sum_{i=1}^f p_i \ln p_i] - [f-1/2N]$$

En donde: $E(H')$ = estimación de la diversidad de fenotipos isoenzimáticos, f = número de fenotipos, p_i = proporción del número total de individuos que presentan el i -ésimo fenotipo y N = número total de individuos. Siguiendo a Hutcherson (1970), se obtuvo la varianza y el error estándar de $E(H')$ (usando también sólo los primeros dos términos de su ecuación), y se elaboraron las pruebas de t para comparar la diversidad de algunas de las variantes:

$$\text{var}(H') = [\sum_{i=1}^f p_i \ln^2 p_i - (\sum_{i=1}^f p_i \ln p_i)^2] / N + [f-1/2N^2]$$

Una vez obtenidos los índices de Shannon-Weaver, se partió la variación total a diferentes niveles usando un procedimiento del tipo F_{st} , en donde, para una cierta comparación $F_{st} = H_t - H_s / H_t$, en donde H_t es la variación total a un nivel superior y H_s es el promedio de la variación a niveles inferiores (Wright, 1978). Los valores de F_{st} van de 0, si la variación es similar dentro de las unidades del nivel inferior, a 1, si cada unidad dentro de los niveles inferiores tiene una variación genética completamente diferente. El uso del Índice de Shannon-Weaver como estimador de la diversidad genética ha sido discutido por Chakraborty y Rao, 1991. van Hintum y Elings (1991), encontraron un alto coeficiente de correlación (más de 0.98) entre el Índice de Gregorius (1987), (δ_T , el cual es una modificación del Índice de Diversidad Genética de Nei (1973)) y el Índice de Shannon-Weaver. Esta alta correlación la encontraron calculando δ_T a partir de fenotipos electroforéticos de la glutenina o a partir de una interpretación genética

del bandeo electroforético de esta proteína de reserva en el trigo.

Con el fin de analizar gráficamente la similitud en los patrones isoenzimáticos de las variantes, se realizó un análisis de conglomerados jerárquicos con la técnica de UPGMA (*unweighted pair-group method using arithmetic averages*) (Sokal y Michener, 1958) con base en el procedimiento CLUSTER del Statistical Analysis System Release 6.04 (SAS, 1988), usando como índice de similitud al cuadrado de la distancia euclidiana. Este análisis se realizó a partir de una matriz de ausencia y presencia de cada una de las 27 bandas encontradas, para todos los individuos estudiados en la Península de Yucatán.

Análisis de las relaciones filogenéticas

-- Se realizaron tres tipos de análisis usando parsimonia: uno con los datos isoenzimáticos, otro con los datos morfológicos y otro conjugando ambos datos, siguiendo las ideas de Donoghue y Sanderson (1992). Los análisis se hicieron con el programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony versión 3.1.1; Swofford, 1993), a partir de la matriz del Apéndice 1. La codificación para esta matriz se hizo de la siguiente manera: la de los datos isoenzimáticos, a partir de la frecuencia de cada banda (Apéndice 2). Cuando la frecuencia = 0, entonces el estadio = 0; frecuencia = 0.01 a 0.25, estadio = 1; frecuencia = 0.26 a 0.50, estadio = 2; frecuencia = 0.51 a 0.75, estadio = 3; frecuencia = 0.76 a 1.00, estadio = 4. La codificación de los 55 datos morfológicos cuantitativos considerados, se hizo a partir de tres análisis de varianza (ANOVA) para diseños desbalanceados usando el método de mínimos cuadrados para ajustar modelos lineales generales, utilizando el

procedimiento GLM de SAS 6.04 (SAS, 1988). Los datos utilizados para estos análisis son aquellos cuyas medias se presentan en el Cuadro 2 de Colunga-GarcíaMarín y May-Pat (en prensa). En el primer análisis se probaron las diferencias entre todas las variantes estudiadas, para los 21 caracteres vegetativos de los cuales se tenían datos para todas ellas. En el segundo análisis, se probaron diferencias entre las 6 variantes silvestres y la variante cultivada Sk, para los 17 caracteres de flor e inflorescencia de los cuales se tenían datos. En el tercer análisis se probaron las diferencias entre las 6 variantes silvestres para las cuales se tenían datos de los 17 caracteres de fruto. Las diferencias entre medias se analizaron con el método de Tukey-Kramer (SAS, 1988). El nivel de significancia se ajustó de acuerdo al número de comparaciones simultáneas que se hizo en cada análisis de varianza, usando la desigualdad de Bonferroni (Miller, 1981). Antes de iniciar los análisis se probó normalidad en la distribución de los residuales de las variables y éstas se transformaron como se describió en Colunga-GarcíaMarín y May-Pat (en prensa). Para efectos de la codificación, se consideraron estadios distintos de los caracteres a aquellas medias que resultaron significativamente diferentes. Los caracteres considerados y sus estadios, se presentan en el Apéndice 3. Además de estos 55 caracteres cuantitativos, se añadieron otros 11 caracteres cualitativos los cuales también se presentan en el Apéndice 3. De los 66 caracteres morfológicos, 44 se declararon como ordenados (Apéndice 3), suponiendo, a partir de los resultados obtenidos en Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera y May-Pat (1996) y Colunga-GarcíaMarín y May-Pat

(en prensa), que el estadio cero es el ancestral.

RESULTADOS

Niveles de variación genética --

De acuerdo al Índice de Shannon-Weaver, la variación genética de las variantes se encuentra en un rango muy amplio (de 0 a 3.0561, Cuadro 1), siendo el valor más bajo el de cada una de las variedades de henequén y el más alto el de la especie silvestre, cuando se toman en conjunto todas sus poblaciones.

Dentro de los individuos de cada una de las variedades de henequén no se encontró ninguna banda diferente, por lo tanto, cada una de estas variedades tiene una $E(H') = 0$ (Cuadro 1). En contraste, y de acuerdo a las pruebas pareadas de t , los individuos de Sk derivados de semilla tienen un nivel de variación tan alto como el de las poblaciones de D (Cuadro 1).

Dentro de las variantes de *A. angustifolia*, la variación más baja se encontró dentro del CHW, el cual es considerado por los campesinos como la variante silvestre más semejante al Sk. De acuerdo a la prueba pareada de t (Cuadro 1), la variante D tiene un nivel de variación significativamente mayor que la de DF, pero igual a la de SF, mientras que las variantes DF y SF tienen niveles similares.

La partición de los niveles de variación genética con un procedimiento del tipo F_{st} nos muestra que al no haber diversidad genética dentro de cada una de las variedades de henequén, F_{st} para las variedades cultivadas es 1, significando esto que estimando la variación genética con los sistemas isoenzimáticos usados, toda la variación genética se encuentra entre las poblaciones. Por otra parte, la

F_{st} para las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* (excluyendo a las variantes *Chelem*) es 0.39, significando esto que la mayor parte de la variación genética se encuentra dentro de las variantes (61%), aún cuando hay una cantidad significativa de variación entre variantes (39%). La partición de la variación genética total entre silvestres y cultivadas es demasiado obvia. Prácticamente toda la variación se encuentra dentro de las silvestres. De 38 fenotipos isoenzimáticos encontrados en el conjunto de las plantas estudiadas (excluyendo las plantas de Sk procedentes de semilla, que no son cultivadas), sólo 3 de ellos se encuentran en las variedades cultivadas, mientras que 37 se encuentran en las poblaciones silvestres. Sólo hay un fenotipo en las cultivadas - el del Kk - que no se encuentra en las silvestres.

Análisis de similitud de la variación genética -- En la Fig. 3, que nos muestra el resultado del UPGMA, podemos apreciar que el fenotipo isoenzimático de la variante Sk (la variante más ampliamente cultivada) es idéntico al de un individuo de D y a otro de SF. El segundo cultivar más ampliamente cultivado, Yk, se encuentra cerca del grupo de los Sk y su fenotipo es idéntico a un individuo de CHG, justamente la variante que los artesanos consideran como la más semejante a Yk. Por otra parte, la otra variedad de henequén, el Kk, está lejos del grupo formado por Sk y Yk, y cerca de un individuo de *A. angustifolia* del estado de Veracruz y otro del estado de Oaxaca. Esto se debe al hecho de que para la MDH casi todos los individuos analizados son idénticos, con la excepción de dos de Veracruz (VER 1 y 3), dos de Oaxaca (OAX 1 y 2) y todos

los individuos de Kk, los cuales comparten otro patrón de MDH.

En cuanto a los fenotipos de los 54 individuos de Sk nacidos de semilla, podemos apreciar en la Fig. 3 que 13 de ellos tienen el fenotipo de Sk, 4 un fenotipo que se encuentra en D, CHG y CHW, 3 individuos un fenotipo que se encuentra en CHY y las 34 plantas restantes tienen nuevos fenotipos recombinantes. Es importante notar que ningún individuo presentó un fenotipo isoenzimático de los encontrados en DF.

Por otra parte, podemos observar que fenotipos individuales de las tres variantes silvestres de *A. angustifolia* pueden encontrarse de forma esparcida en todo el árbol, sin formar conglomerados claros.

Relaciones filogenéticas: evidencia isoenzimática -- El análisis de parsimonia con una búsqueda exhaustiva, nos dió como resultado tres árboles igualmente parsimoniosos. Uno de estos tres árboles, y el árbol consenso pueden observarse en la Fig. 4 a y b. La mayoría de las ramas tienen relativamente un buen soporte, como se ve del análisis con 1000 remuestreos (*Bootstrap*) (Fig. 4b). En la figura 4a podemos ver dos grandes clados: 1) el de las variantes silvestres y 2) el de las variantes usadas por el hombre por su fibra. Si observamos el clado de las variantes silvestres, podemos ver que los dos presuntos ecotipos (D y SF) forman un grupo monofilético, y que las poblaciones de DF son su grupo hermano. Si observamos el número de cambios ocurridos entre una variante y otra, vemos que DF se encuentra en una posición intermedia, a 8 pasos de las poblaciones de D y a 10 pasos de las de SF, mientras que las poblaciones de D y SF se encuentran a 12

pasos unas de otras. Si observamos ahora el clado de las variantes usadas por su fibra, vemos dos grupos monofiléticos hermanos: el de las dos variedades con mayor producción de fibra (Sk y Yk), y el de las dos variantes que producen fibra de interés textil artesanal (Kk y CHW). La posición de CHG y CHY en el filograma, es la que se esperaría si tuvieran un origen híbrido.

Como vemos en la Fig. 4b, el árbol consenso nos indica que entre los árboles más parsimoniosos sólo hay discrepancias en la posición de Sk. Hemos elegido el árbol que aparece en la Fig. 4a para discutir las relaciones filogenéticas por estar más acorde con el resto de las evidencias.

Con el fin de examinar la relación filogenética de los individuos de Sk nacidos de semilla con todas las variantes estudiadas, se realizó otro análisis incluyéndolos como una variante más. La búsqueda exhaustiva del árbol más parsimonioso resultó en tres árboles idénticos a los del análisis anterior, pero agrupando a la población de semillas junto con la de SF. El árbol consenso también dió una topología idéntica a la anterior, agrupando a la población de semilla con la de SF (no se muestran las figuras).

Para explorar la hipótesis nula de un origen de las variantes cultivadas a partir de poblaciones de *A. angustifolia* que crecen fuera de la Península de Yucatán, hicimos un análisis de parsimonia con la técnica de *Branch and Bound* incluyendo individuos de tres estados de la República fuera de la Península. Este análisis arrojó un sólo árbol más parsimonioso en el que la rama más larga es la de los individuos de Veracruz. El árbol enraizado con este grupo de individuos como grupo externo, puede verse en la Fig. 5. En este árbol podemos ver que los

individuos de Oaxaca también se mantienen como un grupo separado al grupo monofilético de las poblaciones de la Península de Yucatán. Los dos individuos de *A. angustifolia* del estado de México, sin embargo, aparecen como un grupo hermano de CHW, en la rama de los henequenes. El resto de las relaciones permanecen sin cambio. La ramas con mayor soporte en un análisis de 100 remuestreos (*Bootstrap*) son: la que une a todo el grupo de la Península de Yucatán, la que une al grupo de las variantes apreciadas por su fibra, y la que une al CHW con los individuos del estado de México.

Relaciones filogenéticas: evidencia morfológica

-- El análisis de parsimonia de estos datos dió como resultado un sólo árbol más parsimonioso (Fig. 6). Este árbol es completamente diferente al árbol basado en la evidencia isoenzimática. Basándose en la morfología podemos ver dos grandes clados: uno que incluye al grupo monofilético formado por las variedades con mayor producción de fibra, y como su grupo hermano a la variante SF (que es, de las silvestres, la más parecida morfológicamente a las cultivadas), y el clado formado por todas las demás variantes silvestres, incluyendo en este clado a Kk (la variante cultivada morfológicamente más semejante a las silvestres). Este análisis no resultó tan robusto como el basado en datos isoenzimáticos, puesto que en un análisis de 100 remuestreos (*Bootstrap*), el único grupo con un soporte fuerte es el de los cultivados que producen mayor cantidad de fibra (Sk y Yk). Estos resultados del remuestreo son consistentes con los resultados obtenidos en el análisis morfométrico (Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, en prensa).

Relaciones filogenéticas: evidencia conjunta --

Con el fin de resolver las relaciones entre las variantes estudiadas, se realizó un análisis conjunto de la evidencia morfológica e isoenzimática. Una búsqueda exhaustiva nos da un sólo árbol más parsimonioso (Fig. 7), en el cual se mantiene la topología general del árbol isoenzimático. Esta topología se mantiene a pesar de la diferencia en el número de caracteres, pero de forma consistente con el mayor soporte que tienen la mayoría de las ramas en el análisis de remuestreo (*Bootstrap*) con la evidencia isoenzimática. Los valores más bajos resultantes del remuestreo de este análisis son de esperarse, dadas las diferencias entre ambos conjuntos de datos. Dos son las diferencias entre este árbol y el obtenido únicamente con la evidencia isoenzimática: 1) el agrupamiento de las variantes DF y SF en un grupo monofilético, y 2) la unión del CHW como taxa hermano del clado de las variantes que producen más fibra (Sk y Yk). Sin embargo, ninguno de estos dos cambios está fuertemente respaldado por el análisis de remuestreo. Nótese que el valor más alto en el remuestreo fue nuevamente el de la rama que une a Sk y Yk.

En la Fig. 8 podemos observar el árbol consenso de dos árboles: el obtenido sólo con datos morfológicos (Fig. 6) y uno de los tres más parsimoniosos obtenidos con datos de isoenzimas (Fig. 4a). Esta estrategia de análisis da como resultado un sólo árbol más parsimonioso, que muestra a todas las variantes estudiadas en la Península de Yucatán como un grupo monofilético cuyas relaciones internas no están resueltas, y como grupo hermano de ellas a la variante D.

DISCUSIÓN

Variación genética en el henequén -- Todas las variantes de *A. angustifolia* silvestres tienen niveles relativamente altos de variación genética. De forma contrastante, las tres variedades de henequén tienen una muy pequeña fracción de la variación genética total encontrada en el complejo, y, con los sistemas enzimáticos usados, ninguna variación se observa dentro de las tres variedades. Esto último es de esperarse para una especie cultivada con propagación exclusivamente vegetativa. Estos resultados coinciden con lo sugerido por los coeficientes de variación de los caracteres morfológicos analizados en Colunga-GarcíaMarín y May-Pat (en prensa). Un resultado similar de correlación positiva entre índices de diversidad genética y coeficientes de variación de características morfológicas, fue encontrado por van Hintum y Elings (1991).

La extremadamente pequeña fracción de la variación genética total contenida dentro de las variedades cultivadas, es nuestro hallazgo principal. Este resultado podía ser esperado a partir de nuestros análisis etnobotánicos (Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1993) y morfológicos (Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera y May-Pat, 1996; Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, en prensa), los cuales sugirieron una drástica erosión genética de la diversidad posiblemente generada y mantenida por los mayas en el periodo prehispánico. Esta probable erosión genética parece ser una consecuencia de las estrategias agronómicas seguidas en las grandes plantaciones capitalistas, que con fines

cordeleros, se desarrollaron a principios de este siglo.

La reducción de la diversidad genética en henequén, ha sido llevada al extremo por el favorecimiento de una sola variante a través de métodos de propagación clonal. Esta reducción genética no ha podido compensarse con otras fuerzas tales como la introgresión a partir de parientes silvestres, la hibridación con variedades cercanas y el entrecruzamiento dentro de una misma variedad, fuerzas que suelen favorecerse dentro de la agricultura tradicional (Colunga-GarcíaMarín et al. 1986, Zizumbo-Villarreal et al. 1988), y que se ha demostrado que existen para otras especies como frijol (Escalante et al. 1994), maíz, calabaza y jitomate (ver las revisiones de Doebley, 1989 y Doebley, 1992), pero que no se favorecen actualmente en el cultivo del henequén. En otras plantas cultivadas de propagación vegetativa como *Opuntia* spp., el cultivo ocasional de material proveniente de semilla con el fin de introducir variación, ha sido observado en agricultores tradicionales (Colunga-GarcíaMarín et al. 1986). Según Ladizinsky (1985) y Lester (1989), cuando ocurre flujo genético entre silvestres y cultivados, este es generalmente más efectivo en la dirección de las poblaciones cultivadas a las poblaciones silvestres. Esto se debe, según estos autores, a la naturaleza generalmente recesiva de los caracteres cultivados, por lo que los híbridos mostrarán principalmente características silvestres y tendrán por lo tanto una desventaja selectiva en el ambiente humano. Sin embargo, esto no es necesariamente cierto en la agricultura tradicional mesoamericana (Colunga-GarcíaMarín y Zizumbo-Villarreal, 1993), y en el caso del henequén la evidencia etnobotánica indica

que las poblaciones híbridas pudieron y pueden aún ser de interés antropocéntrico con fines textiles, y otros usos tradicionales, toda vez que las variedades prehispánicas existentes para estos usos desaparecieron a principios de siglo. La única fuente adicional de variación genética bajo estas condiciones de cultivo, tendría que ser la de las mutaciones somáticas. Sin embargo, es posible que dados los estrechos criterios de selección ejercidos en el último siglo, estas mutaciones hayan sido eliminadas cuando fueron percibidas.

La severa pérdida de variación genética en el henequén sugerida por las evidencias obtenidas en este trabajo es, hasta donde sabemos, la más dramática reportada en la literatura. La reducción de variación genética en cultivares es común, como se ve en la revisión de Doebley (1989), pero en ningún caso reportado, la reducción dentro y entre variedades cultivadas ha sido tan severa en comparación con el ancestro silvestre. Los resultados con *DNA fingerprinting* para *Malus*, *Prunus* y *Rubus* fallaron en detectar variación dentro de clones (Nybom et al., 1990). Lo mismo sucedió con esta técnica para plátano, en donde únicamente fue posible encontrar diferencias entre un mutante inducido y su progenitor (Kaemer et al., 1992). Sin embargo, aún cuando en estos cultivos no se encontró variación dentro de los clones que conforman las distintas variedades, se trata de especies cultivadas para las cuales existen muchas variedades. Este no es el caso del henequén, para el cual el número de variedades cultivadas se redujo en este siglo de siete a tres, con dos de las variedades casi extintas. En el estado de Yucatán, es posible que hacia 1915, durante el mayor auge henequenero, hayan habido

sembradas hasta 300 000 ha de henequén (López y Fuentes, 1984) con prácticamente un sólo genotipo: el *Sac ki*, representado por unos 900 millones de plantas.

La severa reducción genética encontrada con los sistemas isoenzimáticos analizados, pone en relieve la necesidad de mantener una colección viva de este germoplasma para preservar la poca diversidad de las variedades cultivadas que aún persisten, así como la de las variantes silvestres recolectadas por los artesanos. Detectar variación genética dentro de los clones parece sin embargo difícil, ya que posiblemente el tiempo transcurrido desde que apareció el cuello de botella ha sido demasiado corto para permitir una acumulación detectable de mutaciones somáticas (Slatkin, 1985). La bibliografía disponible en torno a variación intraespecífica de plantas cultivadas propagadas vegetativamente, indica que para detectar diversidad genética dentro de clones es necesario analizar el ADN con técnicas como AFLP y *DNA oligonucleotide fingerprinting*, ya que estas técnicas reconocen la diversidad genética a un nivel muy sensitivo. Aún así, como se mencionó antes, estas técnicas han fallado en el caso de manzana y plátano.

Otro aspecto importante para coadyuvar a la conservación de la diversidad, es el de fomentar un esquema más amplio de aprovechamientos, y no sólo el cordelero, de modo que se propicie la utilización de todas las variantes, e incluso que impulse eventualmente el desarrollo de más diversidad genética. Bajo la lógica del cultivo tradicional del henequén desarrollado por los mayas, la selección y mantenimiento de diversas variantes estaba ligado probablemente al aprovechamiento integral que hacían de él, así como a su cultivo dentro de una

área geográfica mayor a la actual (Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1993).

Variación genética en las poblaciones silvestres de *A. angustifolia*. En fuerte contraste con el henequén, las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* tienen altos niveles de variación genética, dentro y entre variantes, como ha sido demostrado para otras especies de la familia y el género (Eguiarte, datos sin publicar) y como es de esperarse en el caso de perennes de vida larga con entrecruzamiento y amplia distribución geográfica (Hamrick, Godt y Sherman-Broyles, 1992). Sus fenotipos individuales pueden encontrarse de forma esparcida en todo el árbol obtenido por UPGMA, sin formar conglomerados claros, como es de esperarse en una población natural con altos niveles de variación genética, alta tasa de entrecruzamiento y una dispersión del polen a grandes distancias, como se ha encontrado en varias Agavaceae (Eguiarte, datos sin publicar). Estos niveles de variación genética ponen de relevancia la importancia de conservar el germoplasma silvestre para un eventual incremento de la diversidad del cultivado a través de un programa cuidadoso de cruza y retrocruza, las cuales quizás ocurren de vez en vez en forma natural, pero que el hombre no fomenta, al menos actualmente, debido a la preferencia que tiene por la propagación vegetativa del cultivo. Este tipo de programa requerirá del desarrollo de investigación básica de la biología reproductiva de estas especies.

El hecho de que entre los fenotipos de las semillas de henequén estudiadas, puedan encontrarse fenotipos de las tres clases de *Chelem* y de Dunas y Selva mediana, sugieren que la mayoría

de estas semillas, que rara vez se producen, y nunca son usadas para su cultivo (ver Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1993), son el producto de polinización cruzada con individuos silvestres de *A. angustifolia*. Además, estos datos apuntan al hecho de que las variantes *Chelem* puedan tener un origen híbrido entre *A. angustifolia* y *A. fourcroydes*, tal y como es percibido por los artesanos (Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1993).

Los altos niveles de diversidad encontrados en las poblaciones de *A. angustifolia* sugieren que es necesario hacer un estudio más amplio para llegar a definir los tamaños mínimos de muestreo que aseguren una buena representación de la diversidad del germoplasma para desarrollar planes de conservación ex situ, y para ayudar a definir el área mínima necesaria para mantener la variación genética y tamaños viables de población para proyectos de conservación in situ, tanto en la zona de Dunas como en la de Selva mediana.

Dado lo intenso del desarrollo turístico en la zona de Dunas, y la gran presión humana para convertir en áreas de cultivo las pocas zonas de vegetación remanentes en la Selva baja y la Selva mediana, es urgente proponer una área de conservación para el mantenimiento in situ del germoplasma silvestre de *A. angustifolia* en la Península de Yucatán. Una medida paralela que es necesario implementar, es la conservación de parte de la variación genética en un banco de semillas. Para ello será necesario realizar estudios de longevidad de semillas bajo almacenamiento.

Relaciones filogenéticas: evidencia isoenzimática -- Uno de los supuestos centrales de este trabajo, el origen del henequén a partir de las

poblaciones de *A. angustifolia* que crecen en la Península de Yucatán - a nuestro juicio la hipótesis de origen más parsimoniosa -, parece ser apoyado por los resultados del análisis que incluyó a individuos que crecen fuera de la Península (Fig. 5). Todas las poblaciones de la Península aparecen en este análisis como un grupo monofilético y las poblaciones de Veracruz y Oaxaca como grupos externos a él. El agrupamiento de la población del estado de México con el *Chelem* blanco parece explicarse por el hecho de que sus individuos tienen una MDH igual a la de todos los individuos de la Península, excepto el Kk. Esto parece indicarnos que dado que *A. angustifolia* es una especie de amplia distribución, existen dentro de su rango de distribución poblaciones semejantes a algunas que crecen en la Península. Este análisis, sin embargo, debe verse como preliminar, puesto que el número de poblaciones externas a la Península consideradas, y el tamaño de muestra de cada población son muy pequeños, y los resultados probablemente están sesgados. Será necesario tener una muestra más grande de poblaciones de *A. angustifolia* en todo su rango de distribución para definir de forma adecuada el papel de esta especie en el origen del henequén, tomando en cuenta además los altos niveles de variación genética encontrados en sus poblaciones.

De hecho, consideramos que es necesario desarrollar una investigación de la variación genética de *A. angustifolia* en toda su área de distribución que ayude a definir la existencia de posibles subespecies dentro de este complejo.

Tenemos por otra parte, que una hipótesis alternativa a la manejada en esta investigación, es la del origen del henequén a partir de una especie de

Agave diferente a *A. angustifolia*. La revisión biosistemática del género será un marco necesario para explorar esta posibilidad, o la de un origen híbrido, ya que a la fecha algunas de las especies de *Agave* reconocidas sólo lo son por conveniencia, pero no hay una base para mantenerlas como tales (Gentry, 1982).

Las relaciones filogenéticas dentro de las variantes silvestres y cultivadas que crecen en la Península, que pueden inferirse del análisis, tanto de la evidencia isoenzimática (Fig. 4a), como de la evidencia conjunta morfología-isoenzimas (Fig. 7), son totalmente consistentes con las evidencias etnobotánicas y morfológicas presentadas con anterioridad (Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1993; Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera y May-Pat, 1996; Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, en prensa). Ambos análisis sugieren dos líneas separadas de domesticación de las variantes de henequén que pueden encontrarse hoy día en Yucatán: la de *Sac ki* y *Yaax ki*, seleccionadas para producir fibras más gruesas y en mayor cantidad, con fines fundamentalmente cordeleros, y la de *Kitam ki*, casi extinta, seleccionada para producir fibras más suaves con fines textiles. En esta línea posiblemente fue incluido el *Chelem* blanco a principios de siglo y posteriormente abandonado su cultivo. Los resultados del análisis conjunto de la evidencia morfología-isoenzimas, podrían apoyar la hipótesis de que el *Chelem* blanco representa poblaciones ancestrales de *Sac ki* y *Yaax ki*.

La inclusión en ambos análisis de *Kitam ki* dentro del grupo monofilético de las variantes usadas por su fibra, aún cuando tiene un fenotipo de MDH diferente al de todas las plantas de Yucatán; nos hace pensar que es originaria

de esta área y no una introducción reciente como habíamos sugerido con anterioridad (Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, en prensa).

La posición que ocupan el *Chelem* verde y el *Chelem* amarillo en ambos filogramas, sugiere su origen híbrido a partir de poblaciones silvestres y cultivadas. El análisis de los fenotipos isoenzimáticos de los individuos de *Sac ki* nacidos de semilla, refuerzan esta hipótesis del origen híbrido de los *Chelem*. Estudios posteriores de las posibilidades de entrecruzamiento entre poblaciones silvestres y cultivadas, serán de gran importancia para entender el papel que ha tenido este fenómeno en la evolución del cultivo, quizás a través del fomento o tolerancia de materiales híbridos procedentes de semilla por parte de los campesinos. También serán importantes para establecer posibilidades de incrementar su variación genética.

Las poblaciones silvestres incluidas en el estudio se mantienen como un grupo monofilético. La posición intermedia de la poblaciones de Selva baja en cuanto al número de cambios evolutivos ocurridos entre un taxa y otro, parece apoyar la hipótesis de dos ecotipos: Dunas y Selva mediana, y las poblaciones de Selva baja como una población genéticamente intermedia entre ellas.

Los resultados obtenidos en esta investigación se ajustan a las predicciones que según Doebley (1989) podemos hacer en un estudio isoenzimático de variación genética, si la forma silvestre estudiada es ancestral al cultivo: (1) el cultivo cae dentro del rango de variación de su supuesto progenitor (los fenotipos de las variantes cultivadas son iguales a algunos individuos silvestres), (2) el cultivo posee un subconjunto de la diversidad alélica encontrada dentro de su

progenitor (sólo un fenotipo por cultivar), (3) además de que el cultivo tiene menos variación que el progenitor, la variación está distribuida de forma diferente. Para el caso de las cultivadas hay más variación entre variedades que dentro de las variedades, mientras que en el caso de las silvestres es al revés.

Finalmente, tenemos que aún cuando a nivel poblacional encontramos una diferenciación genética de las variedades cultivadas de las poblaciones silvestres, a nivel de fenotipos isoenzimáticos, con los sistemas usados, no se encontraron diferencias entre las variedades *Sac ki* y *Yaax ki*, y los individuos silvestres. Doebley (1992) señala que la base genética de los cambios morfológicos inducidos por la selección humana es un aspecto que ha recibido muy poca atención, pero que la unión de la biología molecular y la genética cuantitativa ofrece a los evolucionistas de cultivos una oportunidad poderosa para investigar el control genético de la evolución morfológica de las especies cultivadas. A través del uso de marcadores moleculares para localizar los loci de las características cuantitativas, puede discernirse el número mínimo de genes que controlan una característica y la ubicación cromosómica de estos genes. Harlan (1975) sugirió que el número de genes que controlan las diferencias entre la morfología silvestre y la domesticada puede ser a menudo pequeña.

Relaciones filogenéticas: evidencia morfológica -- Las diferencias más importantes entre los resultados obtenidos con la evidencia morfológica y los obtenidos con la evidencia isoenzimática son: (1) aún cuando *Kitam ki* es una variedad cultivada, que no puede encontrarse en condiciones silvestres, si sólo

se analizan sus caracteres morfológicos queda agrupada con los silvestres, por el hecho de que su selección se ha centrado en caracteres silvestres (por ejemplo la suavidad de la fibra), a diferencia de *Sac ki* y *Yaax ki* que han sido seleccionadas para una fibra más gruesa y en mayor cantidad. Sin embargo, si se analizan sus caracteres isoenzimáticos queda agrupada con las otras variedades domesticadas, (2) la variante de Selva mediana queda como un grupo hermano de las cultivadas *Sac ki* y *Yaax ki*, probablemente por su parecido morfológico, pero si se analizan sus características isoenzimáticas, queda dentro del grupo monofilético de las silvestres. Estas diferencias pueden explicarse por lo dicho por Gepts (1995) en el sentido de que los resultados de los marcadores moleculares o bioquímicos y los estudios sobre características morfológicas no siempre están correlacionados. Las discrepancias pueden atribuirse a posibles efectos selectivos más factiblemente asociados con características morfológicas que con marcadores moleculares.

Relaciones filogenéticas: evidencia conjunta -- Donoghue y Sander-son (1992), basándose en argumentos teóricos y en una revisión de trabajos filogenéticos, consideran que en la mayoría de los casos es mejor la combinación de los datos morfológicos y moleculares, que la obtención de resultados por separado. Por otra parte, señalan que Barrett et al. (1991) han indicado que los árboles consenso pueden ser incongruentes con los árboles obtenidos en un análisis de los datos en conjunto. Sin embargo, señalan estos autores, existen dos problemas comunes para poder combinar datos moleculares y morfológicos. Por un lado, el hecho de que generalmente un

conjunto de datos tiene más caracteres (usualmente los moleculares) y se teme que predominen sobre el conjunto de datos con menos caracteres (usualmente los morfológicos), por lo cual se piensa que es necesario ponderarlos de forma diferencial en un análisis combinado. Por otra parte, el hecho de que generalmente en los estudios morfológicos los estadios de los caracteres asignados a un taxón terminal están basados en información de muchos organismos, mientras que en los estudios moleculares generalmente están basados en información de unos pocos organismos. En el trabajo que aquí se presenta fueron incluidos un mayor número de caracteres morfológicos que isoenzimáticos, y los estadios de ambos tipos de caracteres están basados en el mismo número de individuos. A pesar de ello, el árbol obtenido al conjugar la evidencia morfológica y la isoenzimática es más parecido al obtenido sólo con la evidencia isoenzimática. Posiblemente esto se deba a que existe una mayor correlación entre los caracteres isoenzimáticos que entre los morfológicos. En el árbol que resulta del consenso de los árboles obtenidos por separado, se pierde la resolución de la relación entre las variantes, por lo que con base en los resultados de este estudio, consideramos que es mejor alternativa analizar cada conjunto de datos por separado e interpretarlos de acuerdo a su naturaleza, de esta forma la integración posterior de las evidencias en un nuevo análisis hace que los resultados puedan ser más informativos. En un artículo posterior, usaremos los filogramas obtenidos con base en la evidencia isoenzimática y con base en morfología e isoenzimas, para graficar la evolución de los caracteres bajo selección artificial.

Agradecimientos -- Este artículo forma parte de la tesis doctoral que el primer autor realiza en el Centro de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Agradecemos la asistencia técnica de Filogonio May Pat en el mantenimiento de la colección de germoplasma y de Nidia Pérez por el entrenamiento técnico al primer autor en electroforesis en almidón. Agradecemos el apoyo financiero de la Comisión Nacional de Biodiversidad (CONABIO), del Jardín Botánico de Nueva York a través de su programa PREBELAC, y de la UACPyP-UNAM a través de su programa PADEP. El primer autor agradece también el apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por su apoyo a través del Programa de Cátedras Patrimoniales de Excelencia para obtener el Doctorado. LEE tuvo financiamiento del Proyecto PAPIIT de la D.G.A.P.A-UNAM No. IN205894. Agradecemos a Robert Bye y Abisai García del Jardín Botánico de la UNAM, la donación de ejemplares de *A. angustifolia* de los estados de Oaxaca, México y Veracruz para el Jardín Botánico Regional del CICY. Al primero agradecemos también su consejo y apoyo durante el desarrollo del proyecto. Apreciamos los comentarios y sugerencias de Robert Bye, Valeria Souza, Roger Ashburner, Germán Carnevalli, Ken Oyama, Marlene de la Cruz y Victor Chávez a una versión previa del manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Ashburner, G.R., W.K. Thompson, y G.M. Halloran. En prensa. RAPD analysis of South Pacific coconut palm populations. *Crop Science*.
- Barrett, M., M.J. Donoghue, y Sober, E. 1991. Against consensus. *Systematic Zoology* 40: 486-493.
- Bennaceur, M. C. Lanaud, M. H. Chevalier y N. Bounaga. 1991. Genetic diversity of the date palm (*Phoenix dactylifera* L.) from Algeria revealed by enzyme markers. *Plant Breeding* 107: 56-69.
- Castorena-Sánchez, I., R.M. Escobedo, y A. Quiroz. 1991. New cytotaxonomical determinants recognized in six taxa of *Agave* in the sections *Rigidae* and *Sisalanae*. *Canadian Journal of Botany* 69(6): 1257-1264.
- Colunga-GarcíaMarín, P., J. Coello-Coello, L. Espejo-Peniche, y L. Fuente-Moreno. Agave studies in Yucatan, Mexico II. 1993. Nutritional value of the inflorescence peduncle and incipient domestication. *Economic Botany* 47 (3): 328-334.
- Colunga-GarcíaMarín, P., E. Estrada-Loera y F. May-Pat. 1996. Patterns of morphological variation, diversity, and domestication of wild and cultivated populations of *Agave* in Yucatan, Mexico. *American Journal of Botany* 83(8): 126-140.
- , E. Hernández-Xolocotzi, y A. Castillo M. 1986. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío Guanajuatense. *Agrociencia* 65: 7-49.
- , y F. May-Pat. 1993. Agave studies in Yucatan, Mexico. I. Past and present germplasm diversity and uses. *Economic Botany* 47: 312-327.
- , y F. May-Pat. En prensa. Morphological variation of henequen germplasm and its wild ancestor under uniform growth conditions: diversity and domestication. *American Journal of Botany*.
- , y Zizumbo-Villarreal, D. 1993. Evolución bajo agricultura tradicional y desarrollo sustentable. En E. Leff y J. Carabias (coord.), *Cultura y manejo sustentable de los recursos naturales*, vol. 1, 123-163. CIIH-UNAM. Miguel Ángel Porrúa. México.
- Chakraborty, R. y C.R. Rao. 1991. Measurements of genetic variation for evolutionary studies. En C.R. Rao y R. Chakraborty (eds.), *Handbook of statistics*, vol. 8, 271-316. Elsevier Science Publishers B.V.
- De Landa, D. 1566. *Relación de las cosas de Yucatán*. Editorial Porrúa, S. A. México. (1978).
- Donoghue, M.J. y M. J. Sanderson. 1992. The suitability of molecular and morphological evidence in reconstructing plant phylogeny. En P.S. Soltis, D.E. Soltis y J. J. Doyle (eds.), *Molecular systematics of plants*, 340-368. Chapman and Hall. New York. NY.
- Doebley, J. 1989. Isozymic evidence and the evolution of crop plants. En D.E. Soltis and P.S. Soltis (eds.), *Isozymes in Plant Biology*. Advances in Plant Sciences Series. Vol. 4, 165-191. Dioscorides Press. Portland, OR.

- , 1992. Molecular Systematics and Crop Evolution. *En* P.S. Soltis, D.E. Soltis y J. J. Doyle (eds.), Molecular systematics of plants, 202-222. Chapman and Hall. New York. NY.
- Escalante, A. M., G. Coello, L. E. Eguiarte y D. Piñero. 1994. Genetic structure and mating systems in wild and cultivated populations of beans *Phaseolus coccineus* and *P. vulgaris* (Fabaceae). *American Journal of Botany*. 81: 1096-1103.
- Gentry, H. S. 1982. Agaves of continental North America. University of Arizona Press, Tucson, AZ.
- Gepts, P. 1995. Genetic markers and core collections. *En* T. Hodgkin, A.H.D. Brown, Th. J.L. van Hintum y E.A.V. Morales (eds.), Core Collections of Plant Genetic Resources, 127-146. John Wiley & Sons- IPGRI-Sayce Publishing. UK.
- Gregorius, H. R. 1987. The relationship between the concepts of genetic diversity and differentiation. *Theoretical and Applied Genetics* 74:397-401.
- Hakim-Elahi, A. 1981. Temporal changes in the population structure of the slender wild oat (*Avena barbata*) as measured by allozyme polymorphism. Ph.D. Thesis. University of California, Davis. CA.
- Harlan, J.R. 1975. Crops and man. Crop Science Society of America, Madison, WI.
- Hamrick, J.L., Godt, M.J.W., y Sherman-Broyles, S.L. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forest* 6: 95-124.
- Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon Formula. *Journal of Theoretical Biology* 29: 151-154.
- Kaemer, D., R. Afza, K. Wiesing, G., G. Kahal, y F.J. Novak. 1992. Oligonucleotide and amplification fingerprinting of wild species and cultivars of banana (*Musa* spp.) *Bio/technology*. 10: 1030-1035.
- Ladizinsky, G. 1985. Founder effect in crop-plant evolution. *Economic Botany*. 39: 191-199.
- Lester, R.N. 1989. Evolution under domestication involving disturbance of genetic balance. *Euphytica* 44:125-132.
- López H., R. y A. García de F. 1984. Manual de información básica de la región henequenera de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán. México.
- May, B. 1992. Starch gel electrophoresis of allozymes. *En* A.R. Hoelzel (ed.) Molecular genetic analysis of populations. Oxford University Press. New York. NY: 1-28.
- Miller, R. G. Jr. 1981. Simultaneous statistical inference. Springer-Verlag, New York, NY.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity of subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Science USA*, 70: 3321-3323.
- Nybor, H., S.H. Rogstad y B.A. Schaal. 1990. Genetic variation detected by use of the M13 "DNA fingerprint" probe in *Malus*, *Prunus* and *Rubus* (Rosaceae). *Theoretical and Applied Genetics* 79: 153-156.
- Orellana, R., L. Villers, V. Franco, y L. Ojeda. 1985. Algunos aspectos ecológicos de los Agaves de la Península de Yucatán. *En* C. Cruz, L. del Castillo, M. Robert y R. N. Ondarza (eds.), Biología y

- aprovechamiento integral del Henequén y otros Agaves, 39-54. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán.
- Piñero, D. 1982. Correlation between enzyme phenotypes y physical environment in California populations of *Avena barbata* and *Avena fatua*. Ph.D. Thesis. University of California, Davis. CA. 151 pp.
- Piñero, D. y L. Eguiarte. 1988. The origin and biosystematic status of *Phaseolus coccineus* spp. *polyanthus*: electrophoretic evidence. *Euphytica* 37: 199-203.
- Poole, R. W. 1974. An Introduction to Quantitative Ecology. Mc Graw-Hill Series in Population Biology. New York, NY.
- SAS. 1988. SAS/STAT user's guide, release 6.03 edition. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Shannon, C.E. and W. Weaver. 1949. The mathematical theory of communication. The University of Illinois. Urbana, Chicago, London.
- Slatkin, M. 1985. Somatic mutations as an evolutionary force. En P.J. Greenwood, P.H. Harvey y M. Slatkin (eds.), Evolution, Essays in honour of John Maynard Smith, 19-42. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sokal, R.D. y C.D. Michener. 1958. A statistical method for evaluation systematic relationships. *University of Kansas Science Bulletin* 28: 1409-1438.
- Soltis, D., C. Haufler, D. Darrow, y G. Gastony. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. *American Fern Journal* 73: 9-26.
- Stuber, J. Wendel, M. Goodman, y J. Smith. 1988. Techniques and scoring procedures for starch gel electrophoresis of enzymes from maize (*Zea mays* L.). Technical Bulletin 286, North Carolina State University, Raleigh. NC.
- Swofford, D.L. 1993. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, version 3.1. Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign, IL.
- van Hintum, Th.J.L., y A. Elings. 1991. Assessment of glutenin and phenotypic diversity of Syrian durum wheat landraces in relation to their geographic origin. *Euphytica* 55: 209-215.
- Wendel, J., y N. Weeden. 1989. Visualization and interpretation of plant isozymes. En D. Soltis y P. Soltis (eds.), Isozymes in plant biology. Advances in Plant Sciences Series. Vol. 4, 5-45. Dioscorides Press. Portland, OR.
- Wright, S. 1978. Evolution and the genetics of populations. Vol 4. Variability within and among natural populations. University of Chicago Press, Chicago. II.
- Zizumbo-Villarreal D., E. Hernández-Xolocotzi y H. Cuanalo de la C. 1988. Estrategias agrícolas tradicionales para el aprovechamiento del agua de lluvia durante el temporal: el caso de Yuriria, Guanajuato, Méx. *Agrociencia* 71: 315-340.

CUADRO 1. Número de poblaciones e individuos por población analizados por variante. Número de fenotipos isoenzimáticos encontrados por individuo y valores esperados del Índice de Shannon-Weaver $E(H')$ calculados según Hutcheson (1970)[†]s.e. Resultados de las pruebas de t (de acuerdo a Hutcheson, 1970) para la comparación de algunas variantes.

VARIANTE	No. POBLACIONES	No. INDIVIDUOS/ POBLACION	No. TOTAL DE FENOTIPOS/ No. TOTAL DE INDIVIDUOS	$E(H') \pm s.e$
<u>A. angustifolia</u> (todas las silvestres)	11		37 70	3.0561 ± 0.1160^a
Dunas costeras (D)	5	3, 5, 3, 4, 4	14 19	$2.1646 \pm 0.1858^{b,c}$
Selva baja (DF)	2	2, 8	6 10	1.4981 ± 0.1808^c
Selva mediana (SF)	3	1, 5, 12	12 18	1.9686 ± 0.2082
Chelem blanco (CHW)	1	10	2 10	0.2751 ± 0.2201
Chelem amarillo (CHY)	1	5	4 5	1.0321 ± 0.2882
Chelem verde (CHG)	1	8	6 8	1.4204 ± 0.2325
Henequén (todas las cultivadas)	6		3 76	0.1578 ± 0.0976
Sak ki (Sk)	5	5, 5, 5, 5, 7	1 27	cero
Yaax ki (Yk)	5	7, 7, 2, 4, 5	1 25	cero
Kitam ki (Kk)	3	2, 7, 15	1 24	cero
Sac ki de semilla (Sks)	2	5,49	19 54	2.17 ± 0.184^d

^a Significativamente mayor ($P < 0.001$) a la diversidad del henequén

^b Significativamente mayor ($P < 0.02$) a la diversidad de DF

^c No significativamente diferente ($P > 0.05$) a la diversidad de SF

^d No significativamente diferente ($P > 0.05$) a la diversidad de D

CUADRO 2. Sistemas isoenzimáticos probados para actividad y resolución de las bandas en tres variedades de henequén y poblaciones silvestres de *A. angustifolia* Haw., con 11 sistemas de corrida.

Abreviatura	Enzima	Número	Actividad enzimática/resolución de las bandas ^a										
			Sistema A ^b	Sistema B ^b	Sistema C ^b	Sistema D ^b	Sistema 7 ^c	Sistema 8 ^c	Sistema R ^d	Histidina ^e	Poulik ^e	PC ^f	
ACP	Fosfatasa ácida	3.1.3.2	B/B	B/M		B/M	N/N	B/R	B/M	B/M			
ALP	Fosfatasa alcalina	3.1.3.1		N/N					N/N				
ADH	Alcohol deshidrogenasa	1.1.1.1			N/N				N/N		N/N		
ADK	Adelinato quinasa	2.7.4.3	P/M	N/N	B/M	B/M			B/M		B/M		
AMP	Aminopeptidasa	3.4.11.1		P/M	N/N			B/R	N/N		N/N		
AMY	Amilasa	3.2.1.1		N/N									
CAT	Catalasa	1.11.1.6	N/N										
DIA	Diaforasa	1.6.2.2	N/N			N/N							
END	Endopeptidasa	3.4.	N/N	N/N					N/N				
EST	Esterasa	3.1.1.1	B/M	R/R	P/M				R/R		N/N		
FBA	Fructosa-bifosfato aldolasa	4.1.2.13	P/M			P/M			N/N				
GDH	Glutamato deshidrogenasa	1.4.1.2	N/N	N/N	P/M	P/M		P/M	N/N		P/M		
GOT	Glutamato oxaloacetato transaminasa	2.6.1.1	B/M	R/M	B/M			P/M	N/N		B/M		
G6PDH	Glucosa 6-fosfato deshidrogenasa	1.1.1.49	N/N		B/M	N/N			N/N		B/M		
GS	Glutamino sintetasa	6.3.1.2	N/N					N/N					
HEX	Hexoquinasa	2.7.1.1	N/N	N/N	N/N	N/N			N/N				
IDH	Isocitrato deshidrogenasa	1.1.1.42	N/N	P/M	N/N	B/M			N/N	N/N			
MDH	Malato deshidrogenasa	1.1.1.37	B/R	B/R	B/R	B/B	B/M	B/R	B/M	B/B			
PGI	Fosfoglucoisomerasa	5.3.1.9		R/M	B/M	B/R	B/M	R/M	B/M		B/M		
PGM	Fosfoglucomutasa	5.4.2.2.	N/N	N/N	N/N	B/R			N/N	N/N			
PPO	Polifenol oxidasa	1.10.3.2		N/N									
PRX	Peroxidasa anódica	1.11.1.7	N/N	B/R	B/M	B/R		B/R	N/N		N/N	B/R	
PRX	Peroxidasa catódica	1.11.1.7	B/B	B/R	R/M	B/R	N/N	B/R			N/N		
RBC	Ribulosa-bifosfato carboxilasa	4.1.1.39	N/N						B/R		B/M		
SKD	Shikimato deshidrogenasa	1.1.1.25	N/N	N/N	N/N	B/R			N/N				

^a B = buena, R = regular, P = poca, M = mala, N = ninguna

^b Stuber et al., 1988

^c Soltis et al., 1983

^d May, 1992

^e Hakim-Elahi, 1981

^f Buffer del electrodo: 0.065 M de L-Histidina ajustando a pH = 8 con LiOH. Buffer del gel: una parte de buffer del electrodo y tres de agua.



LEYENDAS DE FIGURAS

BIBLIOTECA
CENTRO DE ECOLOGIA

Figura 1. Procedencia de las plantas madres de los individuos analizados isoenzimáticamente en este estudio, y crecidos en el Jardín Botánico Regional del CICY en Mérida, Yucatán, México.

Figura 2. Patrones de bandeo de los sistemas enzimáticos analizados. **a.** ACP. **b.** PRX. **c.** MDH.

Figura 3. Dendrograma construido por un análisis de conglomerados jerárquicos UP GMA, de una matriz de similitud calculada a partir de una matriz de presencia o ausencia de 27 bandas isoenzimáticas en 146 individuos pertenecientes a las variedades actuales de henequén, las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* en la Península de Yucatán, y 10 individuos silvestres de *A. angustifolia* externos a la Península. D = Dunas, DF = Selva baja caducifolia; SF = Selva mediana subcaducifolia, CHG = *Chelem* verde, CHY = *Chelem* amarillo, CHW = *Chelem* blanco, Sk = Sak ki, Yk = Yaax ki, Kk = Kitam ki. Los números entre paréntesis indican el número de individuos que son idénticos en ese grupo.

Figura 4. Relaciones filogenéticas de las variedades actuales de henequén y las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* en la Península de Yucatán, basadas en la evidencia de 27 bandas isoenzimáticas. **a.** Uno de los tres árboles más parsimoniosos encontrados con una búsqueda exhaustiva. El árbol fue enraizado con el grupo de D, SF y DF como grupo externo. Longitud = 45 pasos; CI = 0.911 (CI = 0.867 excluyendo caracteres no informativos); HI = 0.089 (HI = 0.133 excluyendo caracteres no informativos); RI = 0.826. La longitud se muestra arriba de las ramas. **b.** Arbol consenso según la regla de mayoría al 50% de los tres árboles más parsimoniosos. Arbol enraizado con el grupo de D, SF y DF como grupo externo. El porcentaje de soporte de las ramas se muestra arriba de ellas. Los valores del análisis de remuestreo (*Bootstrap*) por arriba de 50 se muestran entre paréntesis abajo de las ramas.

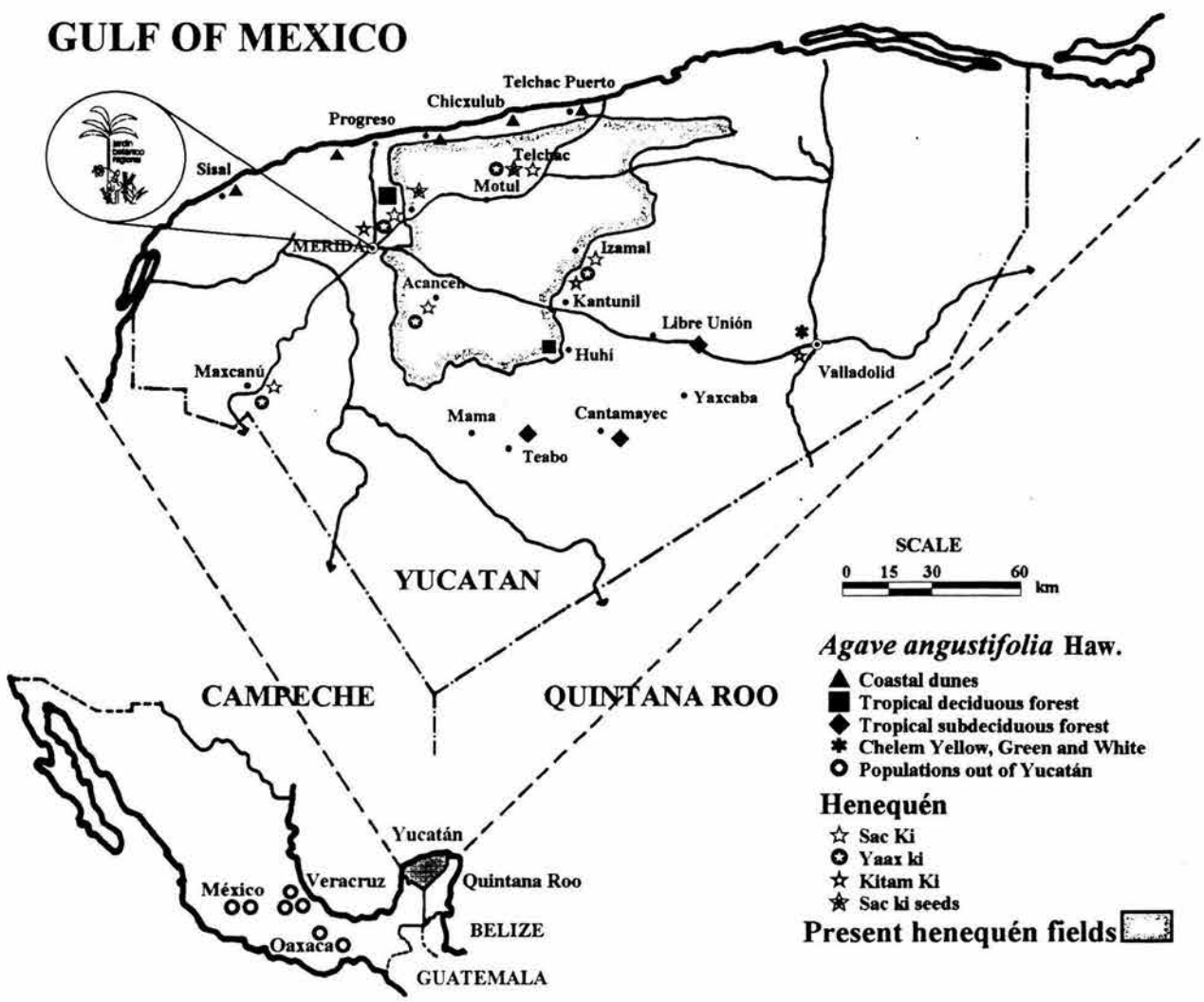
Figura 5. Relaciones filogenéticas de las variedades actuales de henequén, las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* en la Península de Yucatán, e individuos procedentes de tres estados de la República externos a la Península, basadas en la evidencia de 27 bandas isoenzimáticas. Único árbol más parsimonioso encontrado con la técnica *Branch and Bound*. Arbol enraizado con los individuos del estado de Veracruz como grupo externo. Longitud = 72 pasos; CI = 0.792 (CI = 0.779 excluyendo caracteres no informativos); HI = 0.208 (HI = 0.221 excluyendo caracteres no informativos); RI = 0.634. La longitud se muestra arriba de las ramas.

Figura 6. Relaciones filogenéticas de las variedades actuales de henequén y las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* en la Península de Yucatán, basadas en 66 caracteres morfológicos. Único árbol más parsimonioso encontrado con una búsqueda exhaustiva. Árbol enraizado con la técnica *Midpoint*. Longitud = 112 pasos; CI = 0.804 (CI = 0.716 excluyendo caracteres no informativos); HI = 0.295 (HI = 0.314 excluyendo caracteres no informativos); RI = 0.639. La longitud se muestra arriba de las ramas. Los valores del análisis de remuestreo (*Bootstrap*) por arriba de 50, se muestran entre paréntesis abajo de las ramas.

Figura 7. Relaciones filogenéticas de las variedades actuales de henequén y las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* en la Península de Yucatán, basadas en la evidencia conjunta de 27 bandas isoenzimáticas y 66 caracteres morfológicos. Único árbol más parsimonioso encontrado con una búsqueda exhaustiva. Árbol enraizado usando al grupo de D, DF y SF como grupo externo. Longitud = 164 pasos; CI = 0.799 (CI = 0.712 excluyendo caracteres no informativos); HI = 0.268 (HI = 0.310 excluyendo caracteres no informativos); RI = 0.607. La longitud se muestra arriba de las ramas. Los valores del análisis de remuestreo (*Bootstrap*) por arriba de 50 se muestran entre paréntesis abajo de las ramas.

Figura 8. Árbol consenso según la regla de mayoría al 50% de uno de los tres árboles más parsimoniosos obtenidos con la evidencia isoenzimática (Fig. 4a), y el único árbol más parsimonioso obtenido con la evidencia morfológica (Fig. 6).

GULF OF MEXICO



2



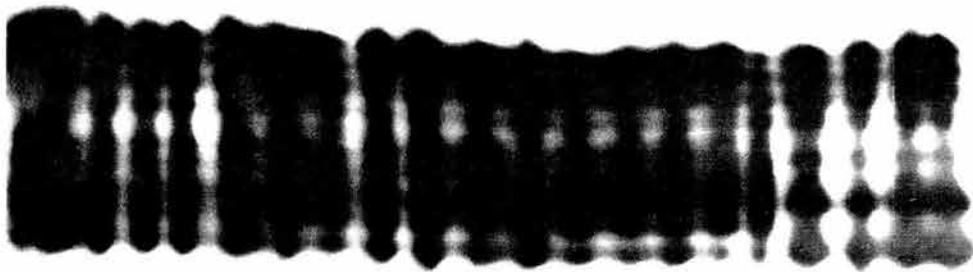
a

ACPH Sistema A 250v 40mA 6:15h 7.2cm 060494
 DUNAS 1-3 L1 4-8 L2 9-11 L3 12-15 L4 16-19 L5
 SELVA BAJA 20-21 L1 22-24 L4



b

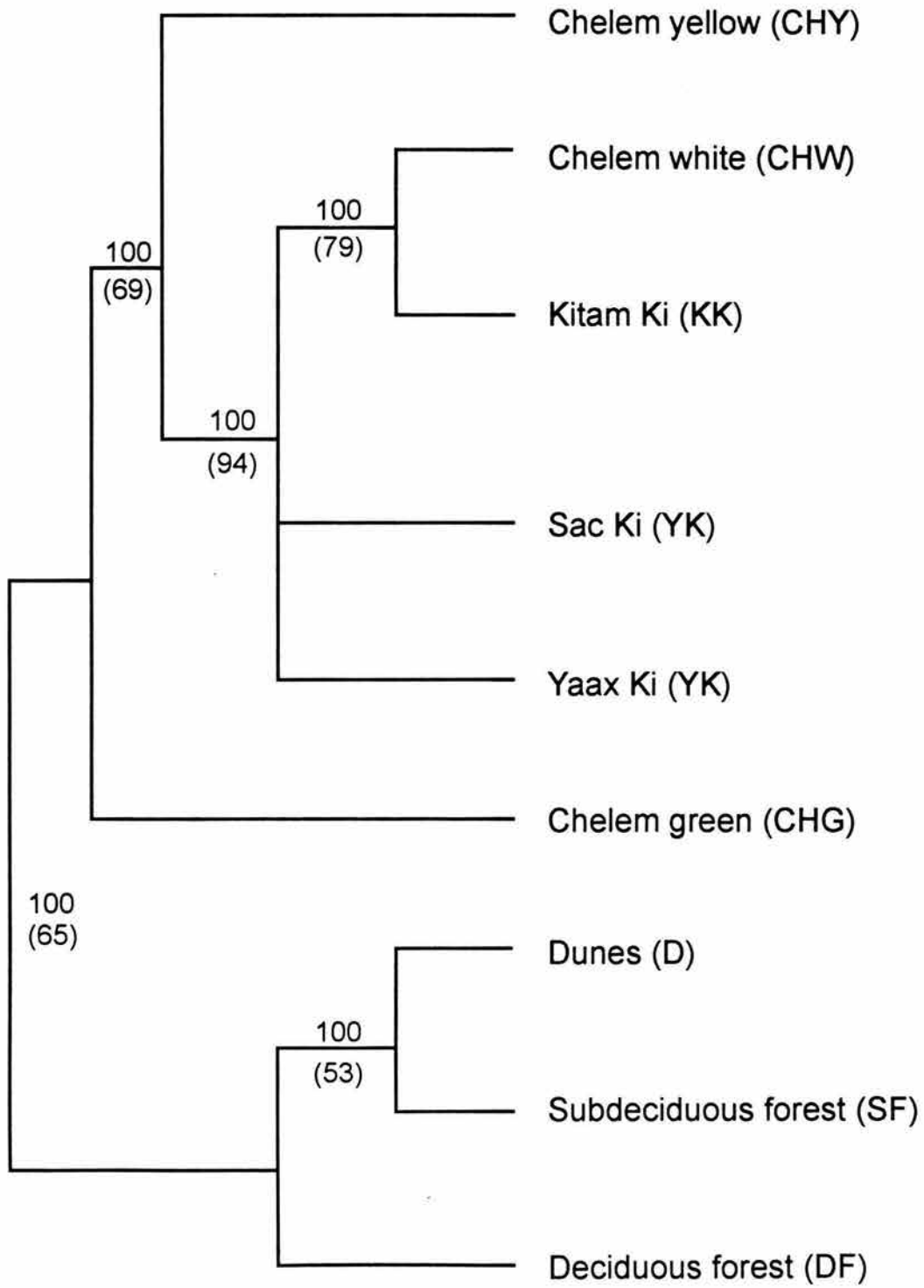
CIX Sistema A 300v 40mA 7:50h 7.5cm 240299
 DIARS 1-3 L1 4-8 L2 9-11 L3 12-14 L4 15-21 L5 23-24 L6

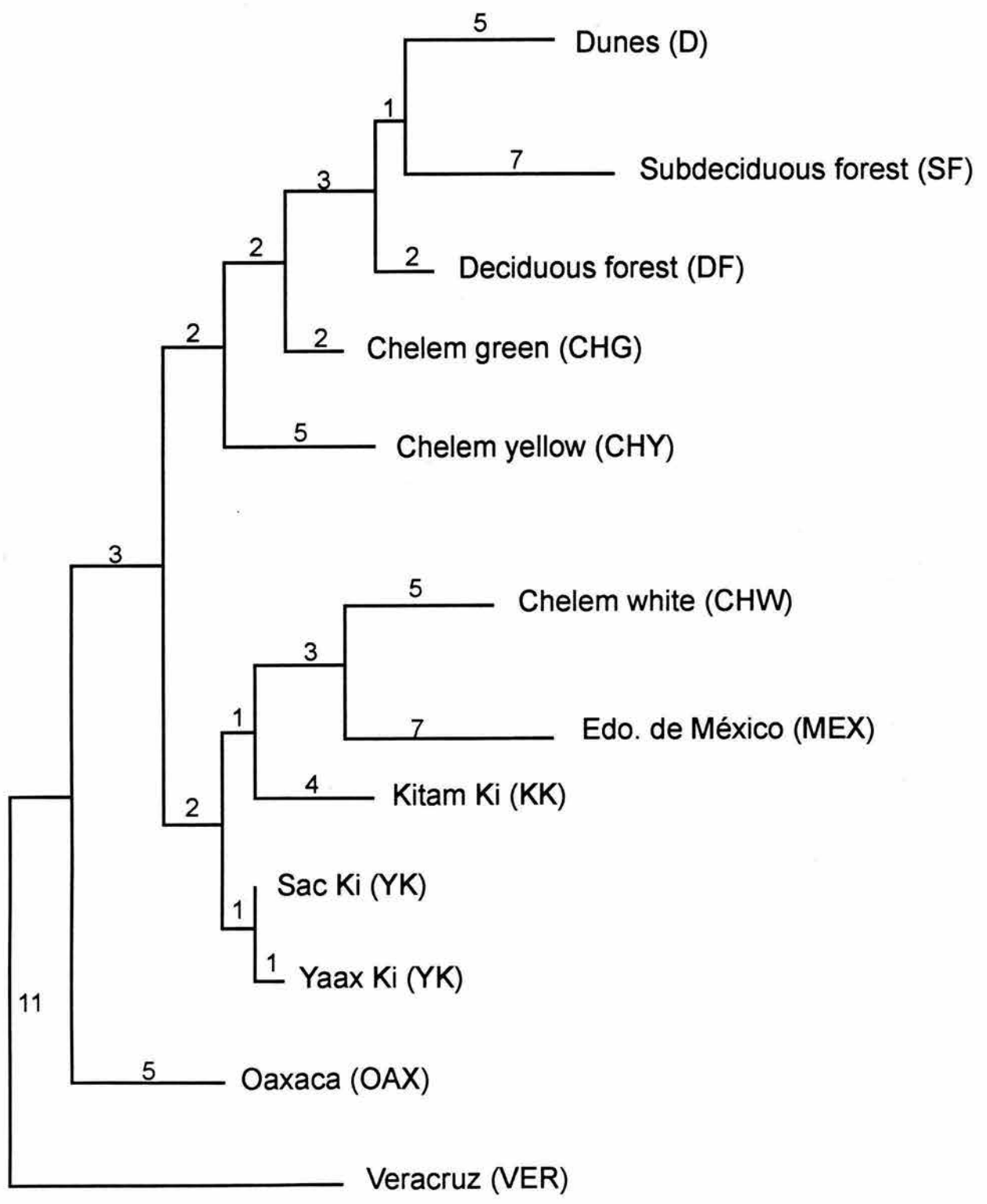


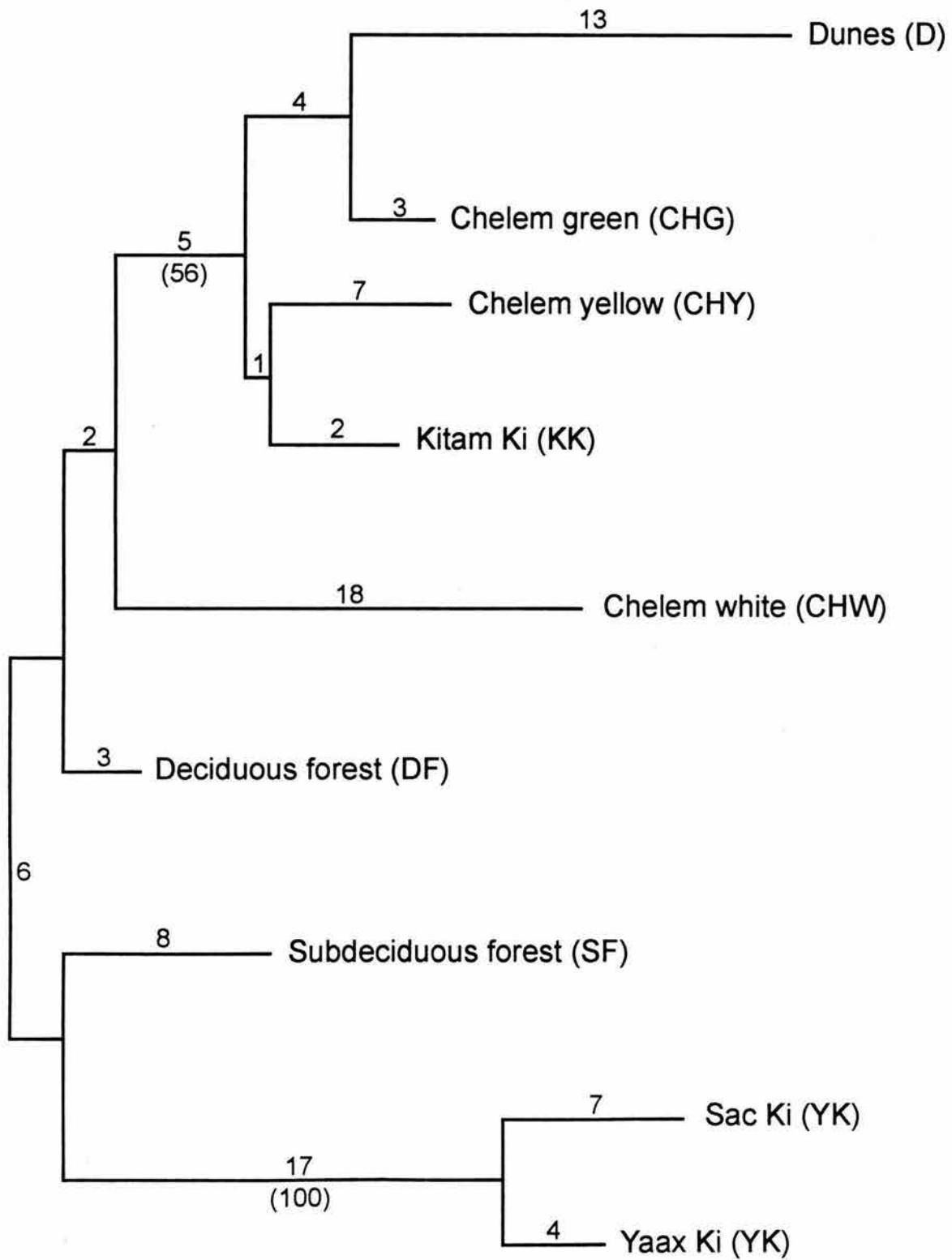
c

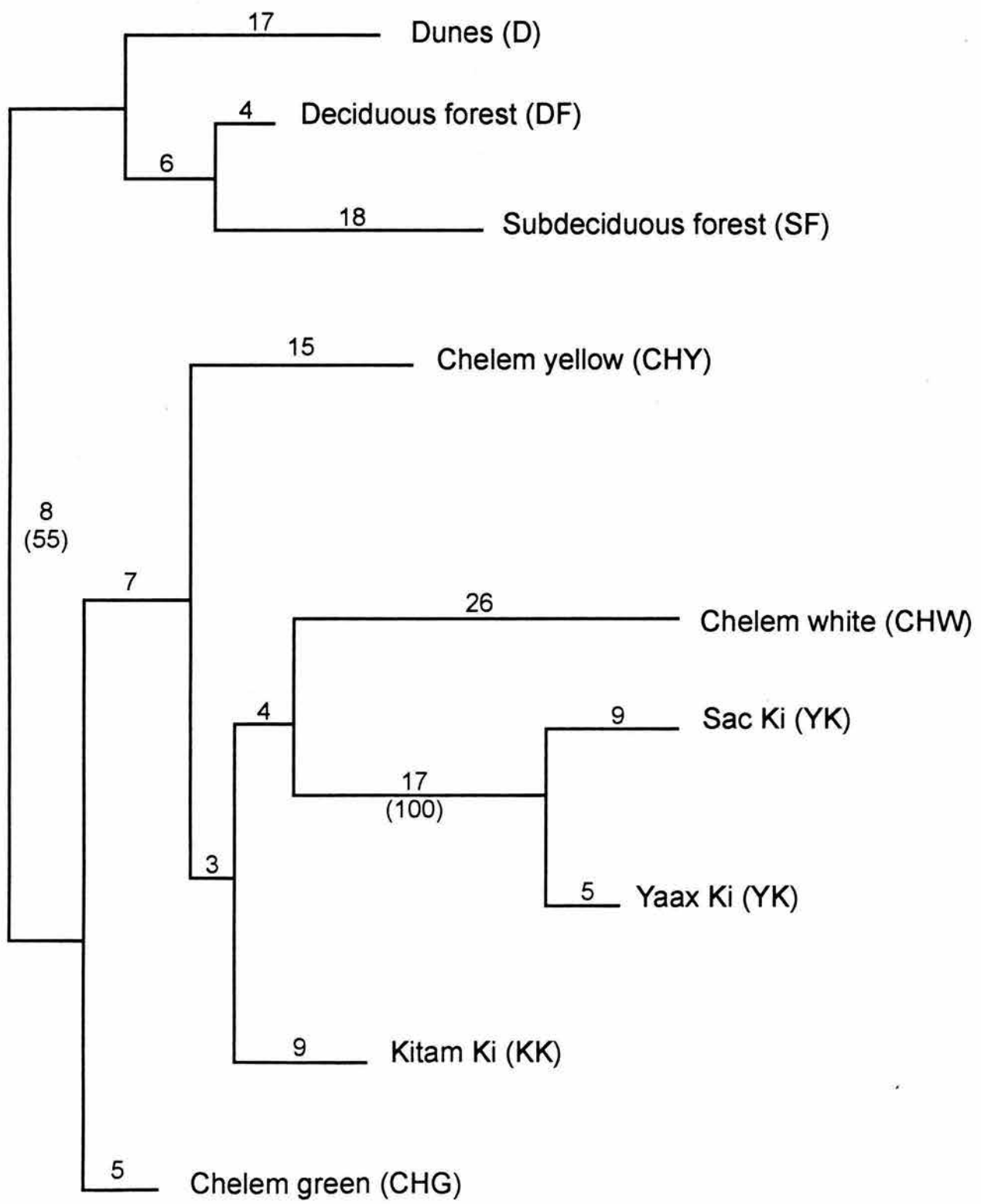
MDH Sistema D 200v 80mA 9:15h 5cm 110294
 1-5 SAKKI 8-14 YAAKI 17-20 KITAM KI R2

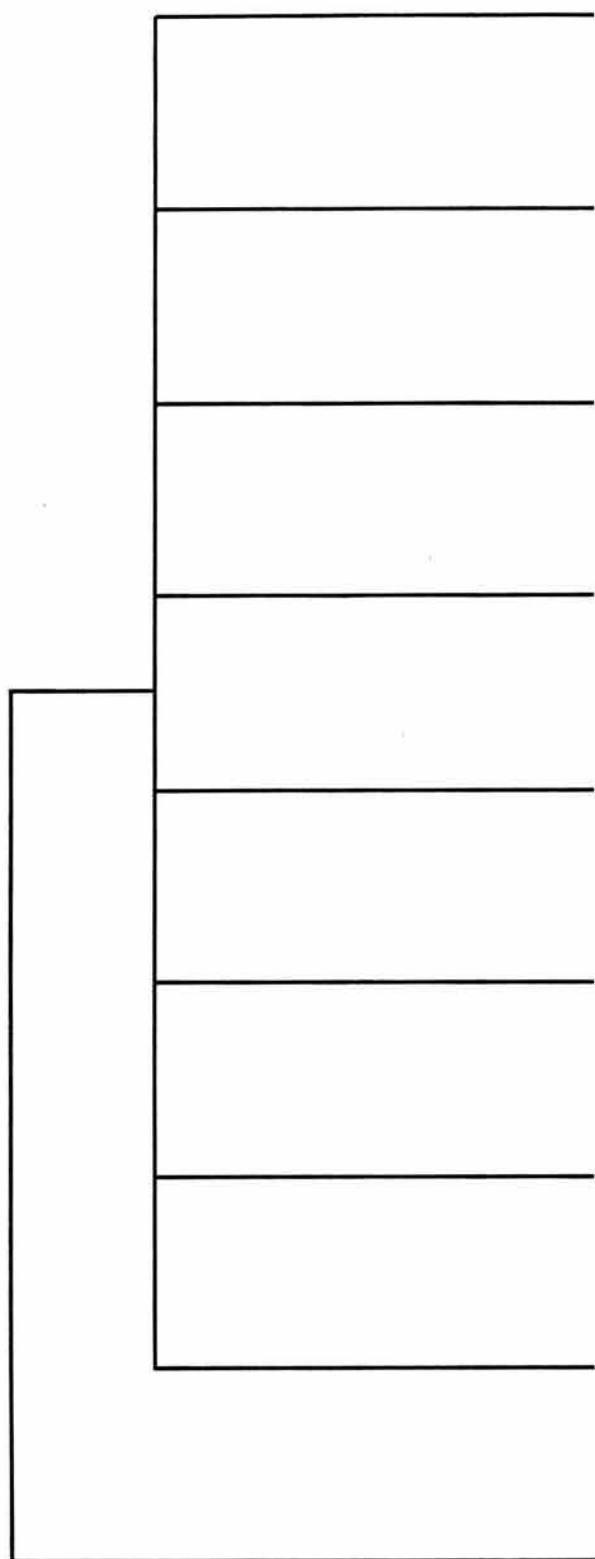
4b











Deciduous forest (DF)

Subdeciduous forest (SF)

Chelem yellow (CHY)

Chelem white (CHW)

Chelem green (CHG)

Sac Ki (YK)

Yaax Ki (YK)

Kitam Ki (KK)

Dunes (D)

APENDICE 1. Matriz de estadios de los caracteres por variante. Los primeros 27 caracteres corresponden a las bandas isoenzimáticas de los sistemas: ACP = fosfatasa ácida, MDH = malato deshidrogenasa y PRX = peroxidasa catódica. Los otros 66 caracteres corresponden a los caracteres morfológicos que se describen en el Apéndice 3. Los códigos de las poblaciones de Yucatán están descritos en el Cuadro 1. VER = Veracruz, OAX = Oaxaca, MEX = Estado de México. El significado de la codificación puede consultarse en la metodología. Datos faltantes porque las plantas aún no florecen.

Caracter	Variante												
	D	DF	SF	CHY	CHW	CHG	Sk	Yk	Kk	Sks	VER	OAX	MEX
ACP-1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ACP-2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ACP-3	1	0	0	0	0	0	0	0	4	0	2	0	2
ACP-4	2	2	2	2	0	0	0	0	4	0	0	0	0
ACP-5	2	1	1	0	4	1	0	0	0	1	3	0	4
ACP-6	4	4	3	4	1	4	4	4	4	3	2	2	0
ACP-7	2	2	2	0	4	2	0	0	0	1	3	0	4
ACP-8	4	4	4	4	1	2	4	4	4	4	2	3	0
ACP-9	2	1	2	0	4	2	0	0	0	1	3	2	4
ACP-10	4	4	4	4	1	4	4	4	4	4	2	4	0
ACP-11	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	3	2	4
ACP-12	3	4	4	4	0	3	4	4	0	4	0	4	0
ACP-13	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	3	0	2
ACP-14	2	2	3	1	0	1	4	4	0	4	0	3	0
MDH-1	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
MDH-2	4	4	4	4	4	4	4	4	0	4	2	2	4
MDH-3	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
MDH-4	4	4	4	4	4	4	4	4	0	4	2	2	4
MDH-5	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
MDH-6	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
MDH-7	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
MDH-8	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
MDH-9	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4
PRX-1	2	2	2	1	0	1	0	0	0	0	0	2	0
PRX-2	4	4	3	2	1	4	4	4	4	3	2	4	4
PRX-3	4	3	2	2	1	4	4	4	4	3	2	3	4
PRX-4	2	2	1	2	0	2	0	4	0	1	2	2	4
N1	1	1	2	0	1	1							
N2	0	1	1	0	2	0	2	2	0				
N3	0	0	0	0	0	0	2	1	0				
N4	0	0	0	0	0	0	1	1	0				
N5	1	1	1	1	0	1	1	1	1				
N6	1	1	1	1	0	1	1	2	1				
N7	0	0	0	0	0	1	2	2	1				
N8	0	0	1	1	0	0	2	1	0				
N9	0	0	0	0	0	0	1	1	0				
N10	0	0	0	0	0	0	1	1	0				
N11	0	0	0	0	0	0	1	1	0				
N12	0	0	0	0	0	0	1	1	0				
N13	0	0	0	0	0	0	0						
N14	0	1	1	1	2	1	1						
N15	0	0	0	0	0	0	0						
N16	0	1	1	1	2	1	1						
N17	1	1	2	1	0	2	2						
N18	0	0	0	0	0	0	0						
N19	2	1	2	1	0	2	1						
N20	0	0	0	0	0	0	0						
N21	2	1	1	1	0	1	1						
N22	2	1	2	0	0	1	1						
N23	0	0	0	0	0	0	0						

Continúa Apéndice 1.

	D	DF	SF	CHY	CHW	CHG	Sk	Yk	Kk	Sks	VER	OAX	MEX
N24	2	1	1	0	0	0	3						
N25	1	1	1	0	2	1	1						
N26	1	1	0	1	2	1							
N27	0	0	0	0	0	0							
N28	1	1	0	1	2	1							
N29	0	0	0	0	0	0							
N30	0	0	0	0	0	0							
N31	0	0	0	0	0	0							
N32	0	0	0	0	0	0							
N33	0	0	0	0	0	0							
N34	2	1	0	1	1	2							
N35	0	0	0	0	0	0							
N36	1	0	0	2	0	1	2	3	2				
N37	0	1	1	1	1	1	1	2	1				
N38	0	0	0	1	2	1							
N39	0	1	1	1	1	0	2	2	2				
N40	0	0	0	1	2	2	3	4	1				
N41	1	1	1	2	0	1	2	1	1				
N42	1	1	1	0	1	1	1	1	2				
N43	0	0	0	0	0	0	0	0	0				
N44	0	1	1	1	2	1	1						
N45	0	0	0	0	0	0	0						
N46	0	0	0	0	0	0	0						
N47	0	0	0	0	0	0	0						
N48	1	2	2	2	0	1							
N49	0	0	0	0	0	0							
N50	0	2	1	0	1	0							
N51		0	0	0	0	0	0						
N52		0	0	1	1	0	0	3	2	0			
N53		0	1	1	0	1	0	1	1	0			
N54		0	0	0	0	0	0	0	0	0			
N55		2	1	0	1	1	1						
C1		0	0	0	0	0	0	0	0	0			
C2		0	0	0	0	0	0	0	0	0			
C3		1	2	2	2	2	2	2	2	2			
C4		1	1	1	0 and 1	1	1	1	1	1			
C5		0 and 1	1	1	0 and 1	1	1	0	0	0			
C6		1	1	1	1	1	1	1	1	1			
C7		1	1	1	1	1	1	1	1	1			
C8		0	0	0	0	1	0						
C9		0 and 1	0	1	0	0	0 and 1	2					
C10		0	0	0 and 1	1	1 and 2	1	2	2	1 and 2			
C11		0	1	0 and 1	0	1	0 and 1	1	1	2			

APENDICE 2. Frecuencia en la que se encontraron las distintas bandas isoenzimáticas en cada variante estudiada. ACP = fosfatasa ácida, MDH = malato deshidrogenasa, PRX = peroxidasa catódica. Los códigos de las poblaciones de Yucatán están descritos en el Cuadro 1. VER = Veracruz, OAX = Oaxaca, MEX = Estado de México.

Caracter	Variante												
	D	DF	SF	CHY	CHW	CHG	Sk	Yk	Kk	Sks	VER	OAX	MEX
ACP-1	0.11	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ACP-2	0	0	0.22	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ACP-3	0.16	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0.33	0	0.5
ACP-4	0.42	0.4	0.39	0.4	0	0	0	0	1	0	0	0	0
ACP-5	0.37	0.2	0.22	0	0.9	0.13	0	0	0	0.05	0.66	0	1
ACP-6	0.89	1	0.72	1	0.1	0.88	1	1	1	0.67	0.33	0.33	0
ACP-7	0.37	0.4	0.33	0	0.9	0.38	0	0	0	0.09	0.66	0	1
ACP-8	0.89	1	0.78	1	0.1	0.38	1	1	1	0.93	0.33	0.66	0
ACP-9	0.37	0.2	0.39	0	0.9	0.38	0	0	0	0.09	0.66	0.33	1
ACP-10	0.89	1	0.78	1	0.1	0.88	1	1	1	0.96	0.33	1	0
ACP-11	0.21	0	0.28	0	0	0	0	0	0	0.04	0.66	0.33	1
ACP-12	0.58	1	0.78	0.8	0	0.63	1	1	0	0.91	0	1	0
ACP-13	0.21	0	0.17	0	0	0	0	0	0	0.02	0.66	0	0.33
ACP-14	0.32	0.5	0.67	0.2	0	0.25	1	1	0	0.8	0	0.66	0
MDH-1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
MDH-2	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0.33	0.33	1
MDH-3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
MDH-4	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0.33	0.33	1
MDH-5	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
MDH-6	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
MDH-7	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
MDH-8	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
MDH-9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
PRX-1	0.47	0.4	0.33	0.2	0	0.13	0	0	0	0	0	0.33	0
PRX-2	0.95	1	0.61	0.4	0.2	1	1	1	1	0.53	0.33	1	1
PRX-3	1	0.7	0.39	0.4	0.2	0.88	1	1	1	0.55	0.33	0.66	1
PRX-4	0.37	0.3	0.17	0.4	0	0.38	0	1	0	0.09	0.33	0.33	1

APENDICE 3. Caracteres morfológicos y sus estadios usados en el análisis filogenético. Los valores numéricos que pueden tomar los estadios de los primeros 55 caracteres pueden verse consultando el Apéndice 1 de este trabajo y el Cuadro 2 de Colunga-GarcíaMarín y May-Pat (En prensa). Los caracteres en cursivas no se declararon como ordenados. Para los que si se usaron como ordenados, el 0 es ancestral.

CARACTER	ESTADIOS	ORDEN
TALLO		
N1 Largo tallo	0, 1, 2	menos a más
HOJA		
N2 Largo hoja	0,1, 2	menos a más
N3 Ancho hoja parte media	0,1, 2	menos a más
N4 Ancho base hoja	0,1	menos a más
N5 Número de dientes	0,1	más a menos
N6 Largo dientes	0,1, 2	menos a más
N7 Ancho base dientes	0,1, 2	menos a más
N8 Distancia entre dientes	0,1, 2	menos a más
N9 Largo espina	0,1	menos a más
N10 Ancho base espina	0,1	menos a más
N11 Peso hoja	0,1	menos a más
N12 Peso fibra	0,1	menos a más
INFLORESCENCIA		
<i>N13 Largo pedúnculo</i>	0	
N14 Largo total inflorescencia	0,1, 2	menos a más
<i>N15 Número ramificaciones laterales</i>	0	
N16 Perímetro base pedúnculo	0,1, 2	menos a más
FLOR		
<i>N17 Largo anteras</i>	0,1, 2	
<i>N18 Largo filamentos</i>	0	
<i>N19 Largo tépalos</i>	0,1, 2	
<i>N20 Ancho tépalos</i>	0	
<i>N21 Profundidad inserción filamentos</i>	0,1, 2	
<i>N22 Largo tubo</i>	0,1, 2	

N23 Largo cuerpo del ovario	0	menos a más
N24 Largo cuello del ovario	0, 1, 2, 3	menos a más
N25 Ancho cuerpo ovario	0, 1, 2	

FRUTO

N26 Largo cápsula	0, 1, 2	más a menos
N27 Ancho cápsula	0	
N28 Largo hoja carpelar	0, 1, 2	más a menos
N29 Ancho hoja carpelar	0	
N30 Largo pedicelo	0	
N31 Ancho pedicelo	0	
N32 Largo semilla	0	
N33 Ancho semilla	0	
N34 Semillas normales por cápsula	0, 1, 2	más a menos
N35 Semillas anormales por cápsula	0	menos a más

HOJA

N36 Largo hoja/ancho hoja	0, 1, 2, 3	más a menos
N37 Ancho base hoja/ancho hoja	0, 1, 2	más a menos
N38 Largo hoja/largo tallo	0, 1, 2	menos a más
N39 Peso fibra/peso hoja	0, 1, 2	menos a más
N40 Largo dientes/ancho dientes	0, 1, 2, 3, 4	más a menos
N41 Distancia entre dientes/largo hoja	0, 1, 2	menos a más
N42 Largo espina/ancho espina	0, 1, 2	más a menos
N43 Largo espina/largo hoja	0	menos a más

INFLORESCENCIA

N44 Largo panícula	0, 1, 2	menos a más
N45 Largo panícula/largo total	0	menos a más

FLOR

N46 Largo tépalos/largo tubo	0	
N47 Largo/ancho cuerpo del ovario	0	menos a más

FRUTO

N48 Largo/ancho hoja carpelar	0, 1, 2	
N49 Largo/ancho semilla	0	menos a más

HOJA

N50 Núm. total hojas 0, 1, 2 menos a más

FRUTO

N51 Núm. total ovulos 0

HOJA

N52 Núm. dientes/largo hoja 0, 1, 2, 3 más a menos

N53 Largo dientes/largo hoja 0, 1 más a menos

N54 Superficie diente/ancho hoja 0 menos a más

FRUTO

N55 Núm. semillas normales/no. total óvulos 0,1, 2 más a menos

HOJA

C1 Forma margen hoja 0 ondulado, 1 recto
C2 Forma base hoja 0 convexa, 1 plana, 2 cóncava
C3 Forma punta hoja 0 convexa, 1 plana, 2 cóncava
C4 Forma hoja 0 lanceolada, 1 linear
C5 Forma dientes 0 rectos, 1 curvos
C6 Textura base espina 0 estriada, 2 lisa
C7 Forma punta espina 0 no decurrente, 1 decurrente

FRUTO

C8 Presencia estípites 0 presente, 1 ausente

FLOR

C9 Color filamentos 0 café con verde, 1 verde con café
2 verde-amarillento

HOJA

C10 Color hoja 0 verde-amarillento, 1 verde oscuro,
2 glauco

C11 Color margen hoja 0 verde-amarillento, 1 verde-verde,
2 verde-rojizo

CAPÍTULO 7

DISCUSIÓN GENERAL

DISCUSIÓN GENERAL

Los resultados alcanzados en este trabajo han sido discutidos de forma detallada y amplia en cada uno de los capítulos anteriores. A continuación presentamos un resumen de estas discusiones y una perspectiva general de los principales hallazgos obtenidos. Hemos evitado en este resumen las referencias bibliográficas, pero si el lector lo desea podrá consultar más detalles en cada una de las discusiones de los capítulos anteriores.

EVIDENCIA ETNOBOTÁNICA

La evidencia etnobotánica aquí proporcionada, indica que la diversidad de agaves cultivados en Yucatán se ha ido perdiendo paulatinamente como resultado de la intensificación de su cultivo con fines exclusivamente cordeleros. No contamos con referencias acerca de la diversidad generada por los mayas en el periodo prehispánico, pero suponemos que al menos era la misma, sino es que mayor, que la mencionada en los manuales agronómicos de fines del siglo XIX y principios del XX. De ocho variantes cultivadas descritas en estos manuales (una ya entonces apenas conocida), sólo se podían encontrar seis en 1940, y únicamente tres a fines de los ochentas, una de las variedades en poblaciones muy pequeñas.

Las descripciones agronómicas encontradas en estos manuales, sugieren que en el seno de la agricultura tradicional maya hubo una selección hacia distintos tipos de fibra, destinada a diferentes usos, y hacia la adaptación de las variedades cultivadas a diferentes condiciones de suelo y precipitación.

Esta selección redundó en variedades con características diferenciales agronómicas, morfológicas y en ciclo de vida. A partir de fines del siglo pasado, la lógica de la producción capitalista, intensiva, con fines únicamente cordeleros, desarrollada para atender las necesidades del mercado norteamericano, llevó a una drástica erosión genética de este cultivo, favoreciendo sólo a la variedad más apropiada al uso cordelero: el *Sak ki*, la cual produce mejor en los suelos pedregosos del noroeste del estado de Yucatán. Hacia 1915, durante el mayor auge henequenero, 300 000 ha del estado estaban cubiertas prácticamente con este genotipo de henequén, representado por unos 900 millones de plantas. Esta circunstancia canceló prácticamente las líneas evolutivas dirigidas a características de fibra y adaptaciones ecológicas que no fueran la de fibra para cordel, y los suelos pedregosos del noroeste de Yucatán.

Actualmente sólo pueden encontrarse tres variedades de henequén: *Sac ki*, *Yaax ki* y una variedad a la que hemos llamado *Kitam ki*. *Sac ki* es la variedad de uso preferido para cordelería. *Yaax ki* y *Kitam ki* sólo pueden encontrarse en poblaciones muy pequeñas y cultivadas principalmente con fines artesanales, ya que tienen una fibra relativamente más suave, especialmente *Kitam ki*. Esta variedad es poco conocida entre los agricultores y, aunque se le encuentra exclusivamente de forma cultivada, muchos la confunden con el silvestre. El *Sac ki* se corresponde claramente con la diagnosis de *A. fourcroydes* Lem. de Gentry (1982). Hacen falta descripciones taxonómicas válidas y completas de *Yaax ki* y *Kitam ki*.

Las características diferenciales de las variedades cultivadas aún

existentes, en cuanto a calidad de fibra, características biológicas, y adaptación al medio, nos indican que es necesario evaluar este material en relación a su potencial en mejoramiento genético y utilización en nuevos productos que pudieran ser de interés para la agroindustria henequenera, ya que la variedad favorecida en el último siglo para la producción de hilo agrícola, no es necesariamente la más adecuada para otros usos potenciales como la producción de celulosa química, los diferentes tipos de saponinas u otros materiales derivados de fibra.

En cuanto al ancestro silvestre, *A. angustifolia*, los resultados de la exploración etnobotánica sugirieron tres variantes: las poblaciones que crecen en la vegetación de Dunas costeras y las de la Selva baja caducifolia, y las de la Selva mediana subcaducifolia. Dentro de las poblaciones de la Selva mediana, los artesanos que trabajan la fibra reconocen tres variantes de acuerdo a su calidad. En orden de mejor a menor: *Chelem* blanco, *Chelem* verde, y *Chelem* amarillo. El *Chelem* blanco es considerado el más semejante al *Sac ki* y el *Chelem* verde al *Yaax ki*. Las evidencias etnohistóricas sugieren que estas variantes podrían representar clones en desuso de la época en que se cultivó el silvestre con fines textiles. Es conveniente desarrollar estudios que permitan definir la importancia de utilizar este material en un programa de mejoramiento genético.

La exploración etnobotánica indicó, por otra parte, que el uso especializado de un sólo producto del henequén, la fibra, es un esquema de aprovechamiento de la agroindustria henequenera y no de su utilización tradicional. Este uso especializado ha favorecido la fuerte crisis del cultivo al

desplomarse la demanda cordelera. Bajo agricultura tradicional, se encontraron 41 maneras de utilización, siendo el uso medicinal el que tiene más variedad de formas de uso. Es necesario emular esta manera integral de aprovechamiento del henequén bajo nuevos desarrollos tecnológicos. Su amplia gama de usos medicinales nos indican la posibilidad de encontrar otros principios activos de interés para la industria farmacéutica, además de las saponinas como fuente de esteroides. Los contenidos de azúcares y de fibra del tronco y del pedúnculo floral, abren perspectivas de utilización de estas estructuras actualmente desaprovechadas, que se pudren o son quemadas cuando termina el aprovechamiento de las hojas de la planta.

Aún cuando actualmente el uso de la fibra es definitivamente el uso central en el cultivo del henequén, otros usos como el de combustible, material de construcción y medicinal, son de gran importancia en la economía campesina. Uno de los usos más interesantes encontrados, es el aprovechamiento del tronco y el pedúnculo floral como alimento humano en épocas de escasez. Este uso pudo haber jugado un papel importante en los inicios del cultivo y domesticación de la especie, como en el caso de otros agaves mesoamericanos. El pedúnculo floral del silvestre presenta características agradables al gusto semejantes a las del cultivado, esto pudo haber sido, junto con el interés por la fibra, otra motivación para iniciar su cultivo y selección. La posterior prevalencia de especies anuales en la agricultura de la región, posiblemente dejó atrás la importancia de henequén en la dieta del área, por lo que no se detectan diferencias significativas entre el

domesticado y el silvestre en relación a su valor bromatológico y azúcares totales.

Las fuentes etnohistóricas reportan muy pocos usos del henequén. Dada la gran diversidad de usos encontrados en la actualidad, pensamos que esto se debe a la escasez de fuentes y a la pobreza de sus datos, y no al hecho de que estos usos no existieran desde la época prehispánica.

EVIDENCIA MORFOLÓGICA

El análisis de la variación morfológica, tanto en condiciones naturales de crecimiento, como en condiciones homogéneas, indicó que dentro de las tres variantes silvestres encontradas podríamos hablar de dos posibles ecotipos: uno formado por las poblaciones que crecen en las dunas costeras y la Selva baja caducifolia, y otro por las poblaciones que crecen en la selva mediana subcaducifolia. El ecotipo de la Selva mediana es el que presenta las características morfológicas más parecidas a los domesticados: fibras más largas y en mayor cantidad, así como inflorescencias más grandes. De las poblaciones de la Selva mediana, las que pertenecen a la variante *Chelem* blanco son las que se parecen todavía más a las cultivadas, ya que de todas las variantes silvestres, es la que tiene la fibra más larga y en mayor cantidad. Este resultado, coincide con la apreciación de los artesanos.

En las características indicadoras de domesticación, se observa una tendencia de mayor a menor en el sentido $Sac\ ki = Yaax\ ki > Kitam\ ki$. *Sac ki* y *Yaax ki* se diferencian de las silvestres en una dirección y magnitud similar que puede resumirse en cuatro síndromes de domesticación (por síndrome de

domesticación nos referimos a una combinación de caracteres que resultan en una característica de interés antropocéntrico o relacionada al proceso de selección artificial): gigantismo, mayor fibrosidad, menor espinosidad y menor capacidad reproductiva. Existe una correspondencia obvia entre estos síndromes y los intereses antropocéntricos que han guiado el proceso de selección artificial, por lo menos, durante el último siglo.

La selección humana ha cambiado aparentemente la estrategia fisiológica de asignación de recursos de las cultivadas *Sac ki* y *Yaax ki*, ya que un mismo aumento de peso en la hoja está correlacionado con dos veces más fibra en las cultivadas que en las silvestres, un mismo aumento en la longitud de la hoja con 1.6 veces más dientes en el silvestre que en el cultivado, y un mismo incremento en el número total de semillas con 5.3 veces más semillas normales en el silvestre que en el cultivado.

La mayoría de los caracteres que diferencian entre plantas cultivadas y silvestres presentan un coeficiente de variación más grande en las silvestres, sugiriendo esto su mayor diversidad genética. Los caracteres que fueron igual de variables, o más variables en el cultivado, corresponden a los caracteres de flor y fruto, probablemente por la ausencia de selección artificial sobre ellos. La variante cultivada *Sac ki* presentó un coeficiente de variación mayor en el peso de la fibra que en el largo de la hoja, esto puede estar asociado al hecho de que la desfibración mecanizada ha impuesto estándares muy estrechos en esta característica.

Kitam ki es la variante cultivada más parecida a las silvestres. La información etnobotánica, y el tipo de diferencias

morfológicas que tiene con ellas, sugieren un proceso de selección con dirección e intensidad distinta al de las otras variantes cultivadas.

Las mejores condiciones de crecimiento en el Jardín Botánico Regional del Centro de Investigación Científica de Yucatán (JBR-CICY) repercutieron, para todas las variantes, en un decremento del coeficiente de variación promedio de todos los caracteres morfológicos estudiados, un incremento en talla (especialmente en el largo de las hojas), una mayor cantidad de fibra, y una menor espinosidad. Esta respuesta positiva al cultivo pudo haber sido de gran importancia en las fases iniciales de la domesticación del henequén, ya que si por un lado existían poblaciones con características deseables para el hombre (en este caso las poblaciones de SF), y por otro lado los caracteres deseables (menor espinosidad, hojas más largas y mayor cantidad de fibra) presentaban alta plasticidad y respuesta positiva al cultivo, entonces la selección de estas variantes y su cultivo, pudieron haber sido el camino seguido por los antiguos mayas para la obtención del *Sac ki* y el *Yaax ki*.

EVIDENCIA ISOENZIMÁTICA

La evidencia isoenzimática indicó que todas las variantes de *A. angustifolia* silvestres tienen niveles relativamente altos de variación genética. De forma contrastante, las tres variedades de henequén tienen una muy pequeña fracción de la variación genética total encontrada en el complejo y, con los sistemas enzimáticos usados, ninguna variación se observa dentro de las tres variedades. Estos resultados coinciden con lo sugerido por los coeficientes de variación de los caracteres morfológicos.

La extremadamente pequeña fracción de la variación genética total contenida dentro de las variedades cultivadas es nuestro hallazgo principal. Este resultado podía ser esperado a partir de los análisis etnobotánicos y morfológicos, los cuales sugirieron una drástica erosión genética de la diversidad posiblemente generada y mantenida por los mayas en el periodo prehispánico.

La reducción de la diversidad genética en henequén, ha sido llevada al extremo por el favorecimiento de una sola variante a través de métodos de propagación clonal. Esta reducción genética no ha podido compensarse con otras fuerzas tales como la introgresión a partir de parientes silvestres, la hibridación con variedades cercanas y el entrecruzamiento dentro de una misma variedad, fuerzas que suelen favorecerse dentro de la agricultura tradicional mesoamericana, pero que no se favorecen actualmente en el cultivo del henequén. La única fuente adicional de variación genética bajo estas condiciones de cultivo tendría que ser la de las mutaciones somáticas. Sin embargo, es posible que dados los estrechos criterios de selección imperantes en el último siglo, estas mutaciones hayan sido eliminadas cuando fueron percibidas.

La severa pérdida de variación genética en el henequén sugerida por las evidencias obtenidas en este trabajo es, hasta donde sabemos, la más dramática reportada en la literatura. Para otras especies de propagación clonal como manzana y plátano, tampoco se ha encontrado variación dentro de clones, incluso usando técnicas como *DNA oligonucleotide fingerprinting*, las cuales reconocen la diversidad genética a un nivel muy sensitivo. Sin embargo, aún cuando en estos cultivos no se encontró

variación dentro de los clones que conforman las distintas variedades, se trata de especies cultivadas para las cuales existen muchas variedades. Este no es el caso del henequén, para el cual el número de variedades cultivadas se redujo en este siglo de siete a tres, con dos de las variedades casi extintas.

En fuerte contraste con el henequén, las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* tienen altos niveles de variación genética, dentro y entre variantes. Sus fenotipos individuales pueden encontrarse de forma esparcida en todo el árbol obtenido por UPGMA, sin formar conglomerados claros, como es de esperarse en una población natural con altos niveles de variación genética, alta tasa de entrecruzamiento y una dispersión del polen a grandes distancias, como se ha encontrado en varias *Agavaceae* (Eguiarte, datos sin publicar).

El tipo de fenotipos encontrados en las semillas de henequén estudiadas (las cuales rara vez se producen, y nunca son usadas para su cultivo), sugieren que la mayoría de estas semillas son el producto de polinización cruzada con individuos silvestres de *A. angustifolia*. Además, estos datos apuntan al hecho de que las variantes *Chelem* puedan tener un origen híbrido entre *A. angustifolia* y *A. fourcroydes*, tal y como es percibido por los artesanos.

Uno de los supuestos centrales de este trabajo, el origen del henequén a partir de las poblaciones de *A. angustifolia* que crecen en la Península de Yucatán - a nuestro juicio la hipótesis de origen más parsimoniosa -, parece ser apoyado por los resultados del análisis que incluyó a individuos que crecen fuera de la Península. Todas las poblaciones de la Península aparecen en este análisis como un grupo monofilético y las

poblaciones de Veracruz y Oaxaca como grupos externos a él. El agrupamiento de la población del estado de México con el *Chelem* blanco parece indicarnos que dado que *A. angustifolia* es una especie de amplia distribución, existen dentro de su rango de distribución poblaciones semejantes a algunas que crecen en la Península. Este análisis, sin embargo, debe verse como preliminar, puesto que el número de poblaciones externas a la Península consideradas, y el tamaño de muestra de cada población son muy pequeños, y los resultados probablemente están sesgados. Será necesario tener una muestra más grande de poblaciones de *A. angustifolia* en todo su rango de distribución para definir de forma adecuada el papel de esta especie en el origen del henequén, tomando en cuenta además los altos niveles de variación genética encontrados en sus poblaciones.

Una hipótesis alternativa a la manejada en esta investigación, es la del origen del henequén a partir de una especie de *Agave* diferente a *A. angustifolia*. La revisión biosistemática del género será un marco necesario para explorar esta posibilidad, o la de un origen híbrido, ya que a la fecha algunas de las especies de *Agave* reconocidas sólo lo son por conveniencia, pero no hay una base para mantenerlas como tales (Gentry, 1982).

Las relaciones filogenéticas dentro de las variantes silvestres y cultivadas de la Península, que pueden inferirse del análisis, tanto de la evidencia isoenzimática, como de la evidencia conjunta morfología-isoenzimas, son consistentes con las evidencias etnobotánicas y morfológicas presentadas con anterioridad. Ambos análisis sugieren dos líneas separadas de domesticación de las

variantes de henequén que pueden encontrarse hoy día en Yucatán: la de *Sac ki* y *Yaax ki*, seleccionadas para producir fibras más gruesas y en mayor cantidad, con fines fundamentalmente cordeleros, y la de *Kitam ki*, casi extinta, seleccionada para producir fibras más suaves con fines textiles. En esta línea posiblemente fue incluido el *Chelem* blanco a principios de siglo y posteriormente abandonado su cultivo.

La inclusión en ambos análisis de *Kitam ki* dentro del grupo monofilético de las variantes usadas por su fibra, aún cuando tiene un fenotipo de MDH diferente al de todas las plantas de Yucatán; nos hace pensar que es originaria de esta área y no una introducción reciente como habíamos sugerido con anterioridad.

La posición que ocupan el *Chelem* verde y el *Chelem* amarillo en ambos filogramas, sugiere su origen híbrido a partir de poblaciones silvestres y cultivadas. En otras plantas cultivadas de propagación vegetativa, el cultivo ocasional de material proveniente de semilla ha sido observado en agricultores tradicionales. En el caso del henequén la evidencia etnobotánica indica que las poblaciones híbridas pudieron y pueden aún ser de interés antropocéntrico con fines textiles, y otros usos tradicionales, toda vez que las variedades prehispánicas existentes para estos usos desaparecieron a principios de siglo. Estudios posteriores de las posibilidades de entrecruzamiento entre poblaciones silvestres y cultivadas, serán de gran importancia para entender el papel que ha tenido este fenómeno en la evolución del cultivo, quizás a través del fomento o tolerancia de materiales híbridos procedentes de semilla por parte de los campesinos. También serán im-

portantes para establecer posibilidades de incrementar su variación genética.

Las poblaciones silvestres incluidas en el estudio se mantienen como un grupo monofilético. La posición intermedia de la poblaciones de Selva baja en cuanto al número de cambios evolutivos ocurridos entre un taxa y otro, parece apoyar la hipótesis de dos ecotipos: Dunas y Selva mediana, y las poblaciones de Selva baja como una población genéticamente intermedia entre ellas.

Los resultados obtenidos en esta investigación se ajustan a las predicciones que según Doebley (1989) podemos hacer en un estudio isoenzimático de variación genética, si la forma silvestre estudiada es ancestral al cultivo: (1) el cultivo cae dentro del rango de variación de su supuesto progenitor (los fenotipos de las variantes cultivadas son iguales a algunos individuos silvestres), (2) el cultivo posee un subconjunto de la diversidad alélica encontrada dentro de su progenitor (sólo un fenotipo por cultivar), (3) además de que el cultivo tiene menos variación que el progenitor, la variación está distribuida de forma diferente. Para el caso de las cultivadas hay más variación entre variedades que dentro de las variedades, mientras que en el caso de las silvestres es al revés.

Las diferencias más importantes entre los resultados obtenidos con la evidencia morfológica y los obtenidos con la evidencia isoenzimática son: (1) aún cuando *Kitam ki* es una variedad cultivada, que no puede encontrarse en condiciones silvestres, si sólo se analizan sus caracteres morfológicos queda agrupada con los silvestres, por el hecho de que su selección se ha centrado en caracteres silvestres (por ejemplo la suavidad de la fibra), a diferencia de *Sac ki* y *Yaax ki* que han sido seleccionadas para una

fibra más gruesa y en mayor cantidad. Sin embargo, si se analizan sus caracteres isoenzimáticos queda agrupada con las otras variedades domesticadas, (2) la variante de Selva mediana queda como un grupo hermano de las cultivadas *Sacki* y *Yaax ki*, probablemente por su parecido morfológico, pero si se analizan sus características isoenzimáticas, queda dentro del grupo monofilético de las silvestres. Estas diferencias pueden explicarse por lo dicho por Gepts (1995) en el sentido de que los resultados de los marcadores moleculares o bioquímicos y los estudios sobre características morfológicas no siempre están correlacionados. Las discrepancias pueden atribuirse a posibles efectos selectivos más factiblemente asociados con características morfológicas que con marcadores moleculares.

Al conjugar la evidencia morfológica y la evidencia isoenzimática en el análisis filogenético, los resultados son más parecidos a los obtenidos sólo con la evidencia isoenzimática. Posiblemente esto se deba a que existe una mayor correlación entre los caracteres isoenzimáticos que entre los morfológicos. En el árbol que resulta del consenso de los árboles obtenidos por separado, se pierde la resolución de la relación entre las variantes, por lo que con base en los resultados de este estudio, consideramos que es mejor alternativa analizar cada conjunto de datos por separado e interpretarlos de acuerdo a su naturaleza, de esta forma la integración posterior de las evidencias en un nuevo análisis hace que los resultados puedan ser más informativos.

Finalmente, podemos decir que el caso de henequén es un caso extremo de pérdida de variación genética de un cultivo tradicional al incorporarse a una

economía de mercado. La diversidad generada bajo el sistema agrícola tradicional maya, como resultado de un uso integral y de la incorporación de su cultivo a sistemas agrícolas diversos, y dentro de una área geográfica más amplia, se perdió con un cambio en la orientación, intensidad y racionalidad de su cultivo. Por estas mismas razones, probablemente se rompió la liga con su ancestro silvestre.

PERSPECTIVAS

La poca variación genética encontrada dentro de las variedades cultivadas, con los sistemas isoenzimáticos analizados, pone en relieve la necesidad de mantener una colección viva de este germoplasma para preservar la poca diversidad aún existente, así como la de las variantes silvestres recolectadas por su fibra por los artesanos. La búsqueda de variación genética dentro de los clones de henequén cultivados actualmente, será un aspecto de gran relevancia para el futuro mejoramiento del cultivo. Detectar variación genética dentro de los clones parece sin embargo difícil, ya que posiblemente el tiempo transcurrido desde que apareció el cuello de botella podría ser demasiado corto para permitir una acumulación detectable de mutaciones somáticas. Probablemente se requerirán técnicas de análisis de regiones hipervariables del genoma (*VNTR fingerprints*) para poder encontrar variantes somaclonales que puedan ser relevantes desde el punto de vista productivo.

Otro aspecto importante para buscar la conservación de la diversidad, será el de fomentar un esquema más amplio de aprovechamientos, y no sólo el cordelero, de modo que se propicie la

utilización de todas las variantes, e incluso que impulse eventualmente el desarrollo de más diversidad genética. Bajo la lógica de la agricultura tradicional del henequén desarrollada por los mayas, la selección y mantenimiento de diversas variantes estaba ligado probablemente al aprovechamiento integral que hacían de él, así como a su cultivo dentro de una área geográfica mayor a la actual.

Los contrastantemente altos niveles de variación genética encontrados en *A. angustifolia*, también ponen de relevancia la importancia de conservar este germoplasma para un eventual incremento de la diversidad del cultivado a través de un programa cuidadoso de cruces y retrocruzas, las cuales quizás ocurren de vez en vez en forma natural, pero que el hombre actualmente no fomenta, debido a la preferencia que tiene por la propagación vegetativa del cultivo. Este tipo de programa requerirá del desarrollo de investigación básica de la biología reproductiva de estas especies. Híbridos de interés productivo podrían micropropagarse con técnicas actualmente ya desarrolladas en el Departamento de Biotecnología del CICY.

Los altos niveles de diversidad encontrados en las poblaciones de *A. angustifolia* sugieren que es necesario hacer un estudio más amplio para llegar a definir los tamaños mínimos de muestreo que aseguren una buena representación de la diversidad del germoplasma para desarrollar planes de conservación ex situ, y para ayudar a definir el área mínima necesaria para mantener la variación genética y tamaños viables de población para proyectos de conservación in situ, tanto en la zona de Dunas como en la de Selva mediana.

Dado lo intenso del desarrollo turístico en la zona de Dunas, y la gran

presión humana para convertir en áreas de cultivo las pocas zonas de vegetación remanentes en la Selva baja y la Selva mediana, es urgente proponer una área de conservación para el mantenimiento in situ del germoplasma silvestre de *A. angustifolia* en la Península de Yucatán. Una medida paralela que es necesario implementar, es la conservación de parte de la variación genética en un banco de semillas. Para ello será necesario realizar estudios de longevidad de semillas bajo almacenamiento.

Las diferencias en las propiedades físicas de la fibra, entre las variedades domesticadas y las poblaciones silvestres, es un aspecto de gran interés para el entendimiento de las tendencias evolutivas de este cultivo y sus usos potenciales. Este trabajo se encuentra actualmente en curso en una colaboración con la División de Materiales del CICY.

Diferentes aspectos de la metodología desarrollada en este trabajo pueden usarse como una herramienta de análisis de otros problemas del género *Agave*, e incluso de la familia Agavaceae. El análisis estadístico de la variación morfológica aquí presentado, puede ayudar a la estandarización de otros estudios comparativos. La definición de los caracteres estadísticamente útiles en la diferenciación de las variantes analizadas, puede ser aplicada en otras áreas y a otras poblaciones. Los índices de domesticación aquí desarrollados, se están aplicando para seleccionar material elite en un programa de mejoramiento por medio de propagación clonal in vitro, en una colaboración con el Departamento de Biotecnología del CICY, seleccionando no sólo el largo de la hoja, como tradicionalmente se ha hecho, sino también el peso seco de la fibra y la relación entre esta característica y el peso fresco de la

hoja, lo cual puede llevar a una mayor productividad.

Agave angustifolia, la especie ancestral del henequén, es la especie de más amplia distribución del género *Agave*. Está formada por un complejo de poblaciones del cual no han podido establecerse subdivisiones con base en los criterios taxonómicos clásicos. La metodología de análisis de la variación morfológica e isoenzimática seguida en este trabajo, podría usarse para aportar evidencias en torno a la hipótesis de la existencia, dentro de este complejo, de varias especies o subespecies. Esto a su vez ayudará a esclarecer el papel de esta especie en el origen del henequén.

Relacionado con la problemática anterior, tenemos el hecho de que otras tres especies del género *Agave* de importancia económica como bebidas alcohólicas, como son el tequila (*A. tequilana*), el mezcal (*A. angustifolia*) y el bacanora (*A. angustifolia*), parecen haberse derivado del mismo complejo genético que el henequén, es decir, del gran complejo de poblaciones incluidas en la especie *A. angustifolia*. La metodología aplicada para el caso de henequén podría usarse con objetivos análogos para el caso de estas tres especies.

El tipo de variación observada en la enzima Malato Deshidrogenasa, sugiere que esta enzima podría usarse como un marcador genético para dilucidar algunos problemas en la filogenia de la familia Agavaceae.

BIBLIOGRAFÍA

- Doebley, J. 1989. Isozymic evidence and the evolution of crop plants. *En: Isozymes in Plant Biology*. D.E. Soltis y P.S. Soltis (eds.). Advances in Plant Sciences Series. Volume 4. T.R. Dudley, General Editor. Dioscorides Press. Portland, OR: 165-191.
- Gentry, H. S. 1982. Agaves of continental North America. University of Arizona Press, Tucson, Az.
- Gepts, P. 1995. Genetic markers and core collections. *En: Core Collections of Plant Genetic Resources*. T. Hodgkin, A.H.D. Brown, Th. J.L. van Hintum and E.A.V. Morales (eds.). John Wiley & Sons- IPGRI-Sayce Publishing. UK: 127-146.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY), por su apoyo para la realización de mis estudios de doctorado y del proyecto de investigación que fue la base de mi tesis doctoral, de manera muy especial a su Director General, el Dr. Manuel L. Robert y al Director de la División de Biología Vegetal, el Dr. Victor Manuel Loyola Vargas, por todas las facilidades y el estímulo que me brindaron.

En las diferentes fases del trabajo numerosas personas me brindaron su ayuda, asesoría o enriquecieron mi trabajo con su crítica. En cada uno de los capítulos de la tesis se dan los créditos y agradecimientos respectivos, pero es un placer volver a dar aquí este reconocimiento. A mi Comité Tutorial, los Drs. Robert Bye, Daniel Piñero y Luis Eguiarte por sus valiosos consejos, guía y apoyo durante el desarrollo del proyecto. Al Dr. Daniel Piñero por su apoyo económico y logístico para la elaboración de las electroforesis. A Roger Orellana por haberme introducido a la problemática y la literatura de los Agaves en la Península de Yucatán. A Daniel Zizumbo Villarreal por sus valiosas sugerencias y compañía en el trabajo de campo, de laboratorio y en la elaboración de los manuscritos. Al desaparecido Dr. Efraím Hernández Xolocotzi por sus comentarios en el desarrollo de la fase etnobotánica de la investigación. A Filogonio May y Lamberto Sulub por su valioso apoyo técnico en el trabajo de campo. A Julián Coello por su insustituible asistencia técnica para los análisis bromatológicos e isoenzimáticos. A Lida Espejo y Lilia Fuente por su colaboración técnica en la elaboración de los análisis bromatológicos. A Silvia Terán por su ayuda en la consulta de las fuentes del

siglo XVI. A Enrique Estrada por su ayuda en la búsqueda de la literatura taxonómica y en la toma de datos morfológicos en condiciones naturales de crecimiento. A Nidia Pérez por haberme entrenado en la técnica de electroforesis en geles de almidón. A Rolando Cardeña y Mario Sumano por haber compartido conmigo sus experiencias en electroforesis. A Abisaí García del Jardín Botánico de la UNAM, la donación de ejemplares de *A. angustifolia* de los estados de Oaxaca, México y Veracruz para el Jardín Botánico Regional del CICY. A Exequiel Ezcurra por su asesoría en los análisis estadísticos. A los miembros de mi jurado por sus valiosos comentarios y sugerencias a los manuscritos de la tesis: Roger Ashburner, Valeria Souza, Ken Oyama, Marlene de la Cruz y Victor Chávez. A Lawrence Kaplan, Karl J. Niklas, Neil O. Anderson, Karen H. Clary, Germán Carnevalli y otros revisores anónimos por sus valiosos comentarios y sugerencias a los manuscritos. A Rossana Marrufo por la elaboración de las figuras.

En diferentes fases del proyecto se contó con apoyo financiero complementario de: la Comisión Nacional de Biodiversidad (CONABIO), el Jardín Botánico de Nueva York y la UACPyP-UNAM. Conté también con el apoyo económico del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) a través del Programa de Cátedras Patrimoniales de Excelencia para obtener el Doctorado.

A Libia Dorantes por su amistad y por la tranquilidad que me ha brindado su amoroso y diligente cuidado de mis hijos. A todas aquellas personas que en los últimos seis años me han brindado su cariño, apoyo, comprensión y estímulo, con lo cual han sido el fundamento para que iniciara y concluyera el doctorado.

RESUMEN

Se recopilaron evidencias etnobotánicas, morfológicas e isoenzimáticas, con el fin de: 1) discutir el proceso de origen y evolución del henequén bajo la selección del hombre, 2) caracterizar la diversidad del germoplasma disponible de este cultivo y de las poblaciones silvestres de las que pudo originarse, 3) aportar información básica para una estrategia de conservación y aprovechamiento integral del germoplasma silvestre y cultivado. Presumiblemente domesticado por los mayas a partir de *Agave angustifolia* Haw., el henequén ha mantenido gran relevancia económica y cultural en el estado de Yucatán. La evidencia etnobotánica indicó que de ocho variedades cultivadas registradas a principios de siglo, ya solo pueden encontrarse tres, una en poblaciones muy pequeñas. Para la especie silvestre la exploración reveló tres variantes de acuerdo al tipo de vegetación en que crecen y, dentro de las poblaciones de Selva mediana subcaducifolia, tres variantes apreciadas por los artesanos por su calidad de fibra. Aunque su uso pasado y presente más documentados es el de fibra, tanto poblaciones silvestres como cultivadas reciben más de 40 formas de uso tradicional. Su uso alimenticio, casi extinto, pudo haber tenido importancia en fases históricamente incipientes de su evolución bajo selección del hombre. El análisis de la variación morfológica bajo condiciones naturales de crecimiento, y bajo condiciones homogéneas durante 10 años en el Jardín Botánico Regional del CICY, indicaron que: 1) las poblaciones silvestres probablemente corresponden a dos ecotipos: uno que incluye a las poblaciones de Dunas y Selva baja caducifolia, y otro que corresponde a las poblaciones de Selva mediana, 2) El segundo ecotipo es el más parecido morfológicamente a las variantes cultivadas, y dentro de sus poblaciones, las más parecidas a ellas son las del *Chelem* blanco, reconocidas y apreciadas por los artesanos por la calidad de su fibra, 3) las variedades cultivadas *Sac ki* y *Yaax ki* se diferencian de las silvestres en una dirección y magnitud similar que puede resumirse en cuatro síndromes de domesticación: gigantismo, mayor fibrosidad, menor espinosidad y menor capacidad reproductiva. Existe una correspondencia obvia entre estos síndromes y los intereses antropocéntricos que han guiado el proceso de selección artificial, por lo menos, durante el último siglo, 4) *Kk* es la variante cultivada morfológicamente más parecida a las silvestres. El análisis de tres sistemas isoenzimáticos con electroforesis en geles de almidón, indicó que mientras las variantes silvestres tienen niveles relativamente altos de variación genética, ninguna variación se observa dentro de las tres variedades de henequén cultivadas. La extremadamente pequeña fracción de la variación total contenida dentro de las variedades cultivadas es un resultado esperado de los análisis etnobotánicos y morfológicos, los cuales sugirieron una drástica erosión genética de la diversidad posiblemente generada y mantenida por los mayas en el periodo prehispánico, como consecuencia de las estrategias agronómicas seguidas en las grandes plantaciones capitalistas, que con fines cordeleros, se desarrollaron en Yucatán a principios de este siglo. El análisis filogenético usando parsimonia indicó que el supuesto central de este trabajo, el origen del henequén a partir de poblaciones de *A. angustifolia* que crecen en la Península, está apoyado por los resultados del análisis que incluyó individuos externos al área. Las relaciones filogenéticas dentro de las variantes silvestres y cultivadas que crecen en la Península, inferidas de la evidencia isoenzimática, y de la evidencia conjunta morfología-isoenzimas, son consistentes con las evidencias etnobotánicas y morfológicas. Ambos análisis sugieren dos grandes clados: el de las poblaciones silvestres como un grupo monofilético con dos probables ecotipos, Dunas y Selva Mediana, y el de las variantes utilizadas por su fibra. Dentro de este grupo se observan dos líneas separadas de domesticación: la de *Sac ki* y *Yaax ki*, seleccionadas para producir fibras más gruesas y en mayor cantidad, con fines fundamentalmente cordeleros, y la de *Kitam ki*, casi extinta, seleccionada para producir fibras más suaves con fines textiles. En esta línea posiblemente fue incluido el *Chelem* blanco a principios de siglo y posteriormente abandonado su cultivo. La posición de las variantes *Chelem* en el filograma, sugieren su origen híbrido silvestre-cultivado.

ABSTRACT

Ethnobotanical, morphological and isozyme evidence were compiled with the view to: 1) discuss the origin and evolution of henequen by human selection; 2) characterize the germplasm diversity available in the cultivated populations as well as the wild populations from which it could have arisen; and 3) provide basic information for an integrated conservation and utilization strategy for cultivated and wild germplasm. Presumably domesticated by the Maya people from *Agave angustifolia* Haw., henequen has maintained great economic and cultural relevance in the state of Yucatan. Ethnobotanic evidence indicated that of the eight cultivated varieties registered at the beginning of the century, only three can now be found, one in very small populations. In the wild species, a survey revealed three variants consistent with the vegetation type in which they grow. Within the populations of the Tropical Subdeciduous Forest, three further variants were determined by the value of their fibers to artisans. Even though their most documented past and present use is for fiber, as the wild as well as domesticated populations have more than 40 forms of traditional usage. Its use as a foodstuff, presently very rare, could have had importance in the initial phases of its evolution under human selection. Analysis of morphological variation under natural conditions and for 10 years under homogenous conditions at the Regional Botanic Garden of CICY, indicated the following. 1) The wild populations probably correspond to two ecotypes; one that includes the Dune and Tropical Deciduous Forest populations, and the other that corresponds to the Tropical Subdeciduous Forest populations. 2) This last ecotype is the most similar to cultivated variants. Within its populations, the most similar to the cultivated is that known as *Chelem White*, recognized and appreciated by artisans for its fiber quality. (3) The cultivated *Sac ki* and *Yaax ki* differ from wild populations in four syndromes of domestication: gigantism, greater fibrosity, less thorniness, and less reproductive capacity. There exists an obvious correspondence between these syndromes and the anthropocentric interests that have guided the process of artificial selection, at least during the last century. 4) *Kitam ki* is the cultivated variety most similar to the wild populations. The analysis of three enzyme systems by starch gel electrophoresis indicated that while the wild variants had relatively high genetic variation, no variation was observed within the three cultivated henequen varieties. The extremely small fraction of the total variation contained within the cultivated varieties is expected from the ethnobotanical and morphological analyses, which suggested a drastic genetic erosion of the probable diversity generated and maintained by the Maya in the pre-hispanic period. This erosion is a consequence of the agronomic practices followed in the large private plantations that were established at the beginning of this century for the cordage industry. Phylogenetic analysis using parsimony indicated that the supposed base of this work, the origin of henequen from populations of *A. angustifolia* that grew in the Yucatan Peninsula, is supported by the results of the analysis that included individuals external to the area. The phylogenetic relationships within the wild and cultivated variants that grow in the Peninsula that were inferred by the isozyme and combined morphological and isozyme evidence were consistent with the ethnobotanical and morphological evidence. Both analyses suggested two large clades: that of the wild populations as a monophyletic group with two probable ecotypes, Dunes and Tropical Subdeciduous Forest; and that of the variants used for their fiber. Within this group, two separate lines of domestication were observed: that of *Sac ki* and *Yaax ki*, selected to produce more and thicker fibers, fundamentally for cordage; and that of the almost extinct *Kitam ki*, selected to produce softer fibers for textile production. Probably *Chelem White* was included in this line, as it may be cultivated at the beginning of the century and was later abandoned. The position of the *Chelem* variants in the phylogram suggested their origin as being a hybrid between the wild and cultivated variants.