

03058  
21



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

UNIDAD DE LOS CICLOS PROFESIONAL Y DE POSGRADO DEL C.C.H.  
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

DIFERENCIACION GENETICA E INTERACCION  
GENOTIPO-AMBIENTE EN *Anoda cristata*: SU  
IMPORTANCIA EN EL CONTEXTO DE LA  
DOMESTICACION INCIPIENTE

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

**DOCTORA EN ECOLOGIA**

P R E S E N T A :

**M. EN C. BEATRIZ RENDON AGUILAR**

CIUDAD UNIVERSITARIA

200328

MEXICO, D. F. 2000



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 Eduardo, por su gran amor, paciencia y comprensión  
y por ser mi compañero, consejero y amigo*

*A Orlando y Rodrigo, motor de mi vida, remanso de paz  
y símbolo de felicidad*

*A Guillermo, por enseñarme a amar el trabajo, a ser honesta  
y nunca claudicar*

*A Paulina, por enseñarme a amar la vida, a tener fortaleza  
y ser feliz aún en momentos difíciles*

*A Guillermo, Pedro, Paulina, Juan Carlos y Lidia,  
porque siempre están conmigo apoyándome*

*A Carmen, Fernando, Claudia y William,  
por su cariño y nobleza*

*A Isabel Echávarri, quién es símbolo feaciente  
de que la curiosidad y el amor al conocimiento no tienen edad límite,  
por su interés perenne hacia mi ser y por su gran amor*

*A los campesinos indígenas y mestizos de México, porque gracias a ellos  
nuestro país sigue conservando una gran riqueza  
en el conocimiento y uso de los recursos vegetales*

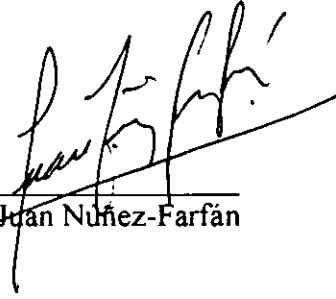
# DIFERENCIACIÓN GENÉTICA E INTERACCIÓN GENOTIPO-AMBIENTE EN *Anoda cristata*. SU IMPORTANCIA EN EL CONTEXTO DE LA DOMESTICACIÓN INCIPIENTE

M. en C. Beatriz Rendón Aguilar

## RESUMEN

*cristata* ("violeta") es una malvácea anual de amplia distribución en México, que habita ambientes de vegetación perturbada y vegetación secundaria como ruderal, así como en agrohábitats, como arvense. Es una herbácea con gran variación morfológica en su arquitectura, forma de las hojas y en la pubescencia. A pesar de su amplia distribución en México, estudios etnobotánicos reportan el uso de esta especie con fines alimenticios y medicinales restringido en la región central y sur del país. El presente estudio se realizó en la comunidad de Santiago Mamalhuazuca, municipio de Ozumba, Estado de México, área geográfica en donde el consumo y comercialización de este producto durante la época de lluvias ha sido constante a lo largo del tiempo. Para el uso alimenticio, la obtención del producto es mediante el corte (cosecha) que realizan de ramas de las plantas que crecen en sus agrohábitats (arvenses), dejando el resto de la planta en pie; este producto es para autoconsumo y comercialización. Las poblaciones ruderales no son recolectadas. A partir del estudio etnobotánico se planteó la hipótesis de que la asociación de *A. cristata* con los campesinos ha generado diferenciación local entre las poblaciones que crecen como arvenses en los solares, y las ruderales que crecen en las orillas del camino y en los sitios de vegetación perturbada. Asimismo, esta diferenciación podría ser producto de la diferenciación genética, o en plasticidad fenotípica. El análisis de las dos poblaciones que crecen en dos ambientes contrastantes (bosque natural y terreno de cultivo), mostró diferencias significativas en el origen y el hábitat para caracteres de supervivencia, fenológicos y de asignación de biomasa. Sin embargo, la respuesta plástica al ambiente fue en la misma dirección. Un análisis posterior utilizando familias de hermanos completos en los mismos ambientes (bosque natural vs terreno de cultivo), no mostró diferencias entre las poblaciones, aunque sí se detectaron diferencias genéticas en cada población en caracteres vegetativos, reproductivos y foliares. Se observó variación genética intrapoblacional (interacción genotipo-ambiente) en caracteres de adecuación (específicamente en la población arvense) y en caracteres foliares (en ambas poblaciones), lo que sugiere diferencias genéticas en las normas de reacción. Se observó convergencia fenotípica en el bosque natural (los valores promedio fueron menores y similares entre todos los genotipos), lo que indica que el bosque natural impone límites a la expresión fenotípica, incluso en la población ruderal que es la que procede de ese ambiente. Debido a la existencia de interacción genotipo-ambiente en varios caracteres analizados y a que el manejo de los campesinos consiste en la aplicación del corte para obtener el producto, se analizó la respuesta en la tolerancia de los genotipos al corte. El efecto del corte fue significativo en la mayoría de los caracteres analizados generando dos tipos de respuesta: sobrecompensación y subcompensación. La ausencia de diferencias significativas en la adecuación se consideró como tolerancia. Ambas poblaciones mostraron diferentes respuestas al corte en caracteres como producción de ramas, de adecuación y asignación de recursos a la raíz, sugiriendo nuevamente diferencias genéticas entre las poblaciones. La ausencia de interacción tratamiento x población nuevamente sugiere que la respuesta plástica es en la misma dirección. Sin embargo, se detectó variación genética intrapoblacional en la adecuación, lo

que sugiere la existencia de potencial evolutivo de la tolerancia. El resto de los rasgos mostró convergencia fenotípica en ambas poblaciones como resultado del corte, lo que indica que posiblemente se rebasó el umbral de respuesta de los genotipos a este factor ambiental. Es posible que un daño menor permita detectar las diferencias genéticas entre las familias. Los resultados obtenidos no apoyan la hipótesis de que los campesinos han generado diferenciación entre las poblaciones ruderal y arvense, o de que ha operado la selección artificial en *A. cristata*. Es probable que el papel de la plasticidad fenotípica ha sido fundamental en el éxito de *A. cristata* en los agrohábitats (solares). Sería importante explorar esta posibilidad analizando otras especies del género mediante el método comparativo.



Vo. Bo. Dr. Juan Nuñez-Farfán

**GENETIC DIFFERENTIATION AND GENOTYPE-ENVIRONMENT  
INTERACTION IN *Anoda cristata*. ITS RELEVANCE UNDER THE CONTEXT OF  
INCIPIENT DOMESTICATION.**

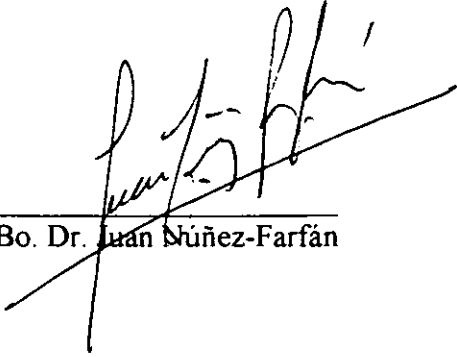
M. en C. Beatriz Rendón Aguilar

**ABSTRACT**

*A. cristata* (Malvaceae) is an annual herb widely distributed in Mexico. It grows in disturbed and secondary vegetation as a ruderal, and in agrohabitats, as an agrestal. It exhibits great morphological variation in its architecture, leaf form and pubescence. Despite its wide distribution in Mexico, ethnobotanical studies report its use as a food and medicinal plant only in some states in central and south regions of Mexico. The present study was carried out in the community of Santiago Mamalhuazuca, county of Ozumba, State of Mexico, where this plant is used and traded during the rainy season. Farmers obtain the product for food use by cutting leafy branches (harvest) of individuals growing in their agrohabitats (agrestals). The damaged plants can regrow. Product is cooked and consumed or traded in local markets. The ruderal plants are not gathered. From the ethnobotanical study I hypothesized that the association between this species and the campesinos has promoted local differentiation between populations growing as agrestals in orchards, and ruderals growing in roadsides or primary disturbed vegetation, and that this differentiation resulted from genetic differentiation or due to phenotypic plasticity. Analysis of both populations growing in two contrasting environments (natural forest vs cultivated field) showed significant differences due to the origin and habitat in survivorship, phenology and biomass allocation. Nevertheless, plastic response was similar for both populations. Using full-sib families in the same environments (natural forest vs cultivated field) no significant differences between both populations in vegetative and reproductive and leaf characters were found. However genetic variation within population was detected in vegetative, reproductive and leaf characters. Intrapopulation genetic variation was detected in fitness (genotype - environment interaction), and leaf characters, which suggests genetic differences in reaction norms. Phenotypic convergence was observed in the natural forest, suggesting that this environment imposes limits to phenotypic expression.

The existence of interaction genotype - environment in different characters, and because the campesinos cut leafy branches to obtain the green, the analysis of tolerance to clipping in different genotypes of *A. cristata* from both populations was carried out. The clipping was significant in almost all characters analyzed, promoting overcompensation and undercompensation. Where no significant differences were found (in fitness), the response was interpreted as tolerance. Both populations showed different responses to clipping in characters like branch production, fitness and biomass allocation, suggesting, again, genetic differences between populations. A no significant genotype - environment interaction showed that plasticity was in the same direction for both populations. Nevertheless, significant intrapopulation genetic variation in fitness suggest the potential for the evolution of tolerance. The remaining characters showed phenotypic convergence to the effect of clipping, which implies that the magnitude of the clipping ( $\pm 50\%$  of the plant) surpassed the threshold limit that would allow the expression of genetic variation in tolerance. The results in this study do not support the hypothesis that the campesinos have

promoted differentiation between ruderal and agrestal population or that have exerted of artificial selection in *A. cristata*; it is probable that phenotypic plasticity preceded the colonization of *A. cristata* in agrohabitats (orchards). It would be important to analyze this possibility in other species of the genus using a comparative approach.



---

Vo. Bo. Dr. Juan Núñez-Farfán

## **ÍNDICE GENERAL**

AGRADECIMIENTOS	v
RESUMEN	vii
ABSTRACT	viii
PRESENTACIÓN	ix
CAPÍTULO I. MARCO TEÓRICO	1
<b><i>Genética Evolutiva del proceso de domesticación en plantas</i></b>	
Enfoque de estudio sobre domesticación en plantas	4
<i>Antropológico-descriptivo</i>	4
<i>Enfoque cuantitativo</i>	4
<i>Biosistemática</i>	5
La Genética Cuantitativa y la Genética de Poblaciones en el estudio de los procesos bajo domesticación	5
<i>Variación fenotípica y la Genética Cuantitativa</i>	6
<i>Heredabilidad y respuesta a la selección</i>	6
<i>Interacción genotipo-ambiente</i>	12
<i>Variabilidad genética y la Genética de Poblaciones</i>	13
<i>Estimaciones genéticas</i>	14
<i>Estructura genética</i>	15
<i>Distancia y similitudes genéticas</i>	17
Discusión	18
Conclusiones	18
Agradecimientos	19
Literatura citada	19



CAPÍTULO II.	24
--------------	----

***Ethnobotany of Anoda cristata (L.) Schl. (Malvaceae) in Central Mexico: uses, management and population differentiation in the community of Santiago Mamalhuazuca, Ozumba, State of Mexico***

Abstract	26
Resumen	27
Methods	29
Results	31
<i>Study Area</i>	31
<i>Uses</i>	32
Food use	32
Nutritional value	33
Medicinal use	33
<i>Cultural activities</i>	34
<i>Commercialization</i>	35
<i>Levels of management</i>	35
Discussion	36
Acknowledgements	38
References	39

CAPÍTULO III.	52
---------------	----

***Population differentiation and phenotypic plasticity of wild and agrestal populations of the annual Anoda cristata (Malvaceae) growing in two contrasting habitats***

Abstract	54
Introduction	55
Study System	57
Materials and methods	57
<i>Material collection and Experimental design</i>	57
<i>Measurements</i>	58
<i>Statistical analysis</i>	59
Survivorship	59

Growth	59
Reproductive phenology	59
Biomass allocation and phenotypic plasticity	60
Results	60
<i>Survivorship</i>	60
<i>Growth</i>	60
<i>Reproductive phenology</i>	61
<i>Biomass allocation and Phenotypic plasticity</i>	61
Discussion	62
Acknowledgements	65
References	67

CAPÍTULO IV.	80
--------------	----

***Diferenciación genética y normas de reacción en caracteres vegetativos y reproductivos de dos poblaciones de Anoda cristata***

Introducción	82
Metodología	86
<i>Material de estudio</i>	86
<i>Obtención de las familias</i>	86
<i>Diseño experimental</i>	87
<i>Caracteres analizados</i>	88
Caracterización del ambiente lumínico	88
<i>Análisis estadístico</i>	89
Variación al ambiente entre y dentro de poblaciones	90
Variación en las normas de reacción entre las familias de ambas poblaciones	90
Relación entre la radiación fotosintéticamente activa (RFA) y algunas variables	91
Resultados	91
<i>Variación en la respuesta al ambiente entre poblaciones</i>	91
<i>Variación genética en la respuesta al ambiente dentro de las poblaciones</i>	92
<i>Relación entre la radiación fotosintéticamente activa (RFA) y algunas variables</i>	93
Discusión	94
Diferenciación genética entre la población ruderal y arvense	94

Plasticidad fenotípica	95
<i>Variación genética intrapoblacional</i>	97
<i>Variación genética en las normas de reacción</i>	99
<i>Plasticidad fenotípica y domesticación de plantas</i>	99
Agradecimientos	101
Bibliografía	102
CAPÍTULO V.	121
<b><i>Diferenciación genética y plasticidad fenotípica en <u>Anoda cristata</u>. Tolerancia a la corte en poblaciones arvenses y ruderales.</i></b>	
Introducción	123
Materiales y Métodos	127
<i>La especie</i>	127
<i>Diseño experimental</i>	128
<i>Análisis estadístico</i>	129
Resultados	131
<i>Variación genética inter e intrapoblacional</i>	131
Antes del tratamiento	131
Después del tratamiento	131
<i>Variación genética intrapoblacional y normas de reacción</i>	132
Discusión	133
<i>Respuesta compensatoria</i>	134
<i>Diferenciación genética</i>	138
<i>Variación genética de la tolerancia y adecuación</i>	139
<i>Tolerancia, prácticas agrícolas y domesticación</i>	140
Agradecimientos	141
Bibliografía	142
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	159

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Dr. Juan Núñez-Farfán, por aceptar ser mi asesor de tesis, por sus consejos y sugerencias y por su apoyo durante el trabajo de campo.

Al Dr. Bye y Dr. Ken Oyama, por formar parte de mi comité tutorial. Sus consejos y comentarios durante todo el proyecto de investigación fueron muy enriquecedores.

A los sinodales: Dr. Juan Núñez-Farfán, Dr. Alfonso Larqué, Dr. Robert Bye, Dr. Rodolfo Dirzo, Dr. Javier Caballero, Dr. Alejandro Casas y Dra. Cristina Mapes por sus sugerencias y comentarios.

A Eduardo Cuevas, Isabel Oble, Lydia Ramirez, Rosa Elvira Parra, Amelia Cornejo y Judith Zamudio por su apoyo incondicional durante el trabajo de campo y vivencias anexas que compartimos durante mi estancia en el laboratorio. Su amistad íntegra y honesta fue un gran soporte en todo momento.

A Juan Fornoni, quien a lo largo de mi trabajo aportó comentarios valiosos que me ayudaron a la interpretación de mis datos, así como por su compañerismo.

A Rafael Torres, María Borbolla, José Luis, Oscar y Jesús Vargas por su apoyo durante algunos momentos del trabajo de campo. A Jesús Vargas también le agradezco su apoyo en la elaboración de algunas figuras.

A Raúl Cueva del Castillo, Néstor Mariano, Ernesto y Salvador Sánchez Colón por su apoyo en la aplicación de algunas pruebas estadísticas.

De manera muy especial, quiero agradecer a Don Vicente y Doña Ofelia y a toda su familia por sus enseñanzas sobre el “alache” y otras plantas, por su dedicación en el cuidado de las parcelas experimentales ya que su compromiso fue más allá de lo obligatorio o necesario. Por ser parte activa de ese grupo de gente que aún bajo

condiciones de marginación y pobreza, han alcanzado la superación de su espíritu y su conocimiento a través de la práctica cotidiana y el contacto continuo con ese mundo que queremos y necesitamos compartir: las plantas.

El desarrollo de este proyecto de investigación recibió los siguientes financiamientos: Beca CONACYT (1996 a 1998), Programa Universitario de Alimentos (PUAL) quien apoyó el proyecto durante 1996 y 1997 y Programa de Apoyo (PADEP), quien también financió el proyecto durante dos años y, finalmente, apoyo económico por parte del Instituto de Ecología de la UNAM.

## RESUMEN

*A. cristata* ("violeta") es una malvacea anual de amplia distribución en México, que habita ambientes de vegetación perturbada y vegetación secundaria como ruderal, así como en agrohábitats, como arvense. Es una herbácea con gran variación morfológica en su arquitectura, forma de las hojas y en la pubescencia. A pesar de su amplia distribución en México, estudios etnobotánicos reportan el uso de esta especie con fines alimenticios y medicinales restringido en la región central y sur del país. El presente estudio se realizó en la comunidad de Santiago Mamalhuazuca, municipio de Ozumba, Estado de México, área geográfica en donde el consumo y comercialización de este producto durante la época de lluvias ha sido constante a lo largo del tiempo. Para el uso alimenticio, la obtención del producto es mediante el corte (cosecha) que realizan de ramas de las plantas que crecen en sus agrohábitats (arvenses), dejando el resto de la planta en pie; este producto es para autoconsumo y comercialización. Las poblaciones ruderales no son recolectadas. A partir del estudio etnobotánico se planteó la hipótesis de que la asociación de *A. cristata* con los campesinos ha generado diferenciación local entre las poblaciones que crecen como arvenses en los solares, y las ruderales que crecen en las orillas del camino y en los sitios de vegetación perturbada. Asimismo, esta diferenciación podría ser producto de la diferenciación genética, o en plasticidad fenotípica. El análisis poblacional de las dos poblaciones que crecen en dos ambientes contrastantes (bosque natural y terreno de cultivo), mostró diferencias significativas en el origen y el hábitat para caracteres de supervivencia, fenológicos y de asignación de biomasa. Sin embargo, la respuesta plástica al ambiente fue en la misma dirección. Un análisis posterior utilizando familias de hermanos completos en los mismos ambientes (bosque natural vs terreno de cultivo), no mostró diferencias entre las poblaciones, aunque si se detectaron diferencias genéticas en cada población en caracteres vegetativos, reproductivos y foliares. Se observó variación genética intrapoblacional (interacción genotipo-ambiente) en caracteres de adecuación (específicamente en la población arvense) y en caracteres foliares (en ambas poblaciones), lo que sugiere diferencias genéticas en las normas de reacción. Se observó convergencia fenotípica en el bosque natural (los valores promedio fueron menores y similares entre todos los genotipos), lo que indica que el bosque natural impone límites a la expresión fenotípica, incluso en la población ruderal que es la que procede de ese ambiente. Debido a la existencia de interacción genotipo-ambiente en varios caracteres analizados y a que el manejo de los campesinos consiste en la aplicación del corte para obtener el producto, se analizó la respuesta en la tolerancia de los genotipos al corte. El efecto del corte fue significativo en la mayoría de los caracteres analizados generando dos tipos de respuesta: sobrecompensación y subcompensación. La ausencia de diferencias significativas en la adecuación se consideró como tolerancia. Ambas poblaciones mostraron diferentes respuestas al corte en caracteres como producción de ramas, de adecuación y asignación de recursos a la raíz, sugiriendo nuevamente diferencias genéticas entre las poblaciones. La ausencia de interacción tratamiento x población nuevamente sugiere que la respuesta plástica es en la misma dirección. Sin embargo, se detectó variación genética intrapoblacional en la adecuación, lo que sugiere la existencia de potencial evolutivo de la tolerancia. El resto de los rasgos mostró convergencia fenotípica en ambas poblaciones como resultado del corte, lo que indica que posiblemente se rebasó el umbral de respuesta de los genotipos a este factor ambiental. Es posible que un daño menor permita detectar las diferencias genéticas entre las familias. Los resultados obtenidos no apoyan la hipótesis de que los campesinos han generado diferenciación entre las poblaciones ruderal y arvense, o de que ha operado la selección artificial en *A. cristata*. Es probable que el papel de la plasticidad fenotípica ha sido fundamental en el éxito de *A. cristata* en los agrohábitats (solares). Sería importante explorar esta posibilidad analizando otras especies del género mediante el método comparativo.

## ABSTRACT

*A. cristata* (malvaceae) is an annual herb widely distributed in Mexico. It grows in disturbed and secondary vegetation as a ruderal, and in agrohabitats, as an agrestal. It exhibits a wide morphological variation in its architecture, leaf form and pubescence. Despite its wide distribution in Mexico, ethnobotanical studies report its use as a food and medicinal plant only in some states in central and south regions of Mexico. The present study was carried out in the community of Santiago Mamalhuazuca, county of Ozumba, State of Mexico, where this plant is used and traded during the rainy season. Farmers obtain the product for food use by cutting leafy branches (harvest) of individuals growing in their agrohabitats (agrestals). The damaged plants can regrowth. Product is cooked and consumed or traded in local markets. The ruderal plants are not gathered. From the ethnobotanical study I hypothesized that the association between this species and the campesinos has promoted local differentiation between populations growing as agrestals in orchards, and ruderals growing in roadsides or primary disturbed vegetation, and that this differentiation is resulted from genetic differentiation or due to phenotypic plasticity. Analysis of both populations growing in two contrasting environments (natural forest vs cultivated field) showed significant differences due to the origin and habitat in survivorship, phenology and biomass allocation. Nevertheless, plastic response was similar for both populations. Using full-sib families in the same environments (natural forest vs cultivated field) showed no significant differences between both populations in vegetative and reproductive and leaf characters. However genetic variation within population was detected in vegetative, reproductive and leaf characters. Intrapopulational genetic variation was detected in fitness (genotype - environment interaction), and leaf characters, which suggests genetic differences in reaction norms. Phenotypic convergence was observed in the natural forest, which suggests that this environment imposes limits to phenotypic expression.

The existence of interaction genotype - environment in different characters analyzed, and because the campesinos cut leafy branches to obtain the green, The analysis of tolerance to clipping in different genotypes of *A. cristata* from both populations was analyzed. The clipping was significant in almost all characters analyzed, promoting overcompensation and undercompensation. Where no significant differences were found (in fitness), the response was interpreted as tolerance. Both populations showed different responses to clipping in characters like branch production, fitness and biomass allocation, suggesting, again, genetic differences between populations. A no significant genotype - environment interaction showed that plasticity was in the same direction for both populations. Nevertheless, significant intrapopulational genetic variation in fitness suggests the potential for the evolution of tolerance. The remaining characters showed phenotypic convergence to the effect of clipping, which suggests that the magnitude of the clipping ( $\pm 50\%$  of the plant) surpassed the threshold limit that would allow the expression of genetic variation in tolerance. The results in this study do not support the hypothesis that the campesinos have promoted differentiation between ruderal and agrestal population or that have exerted of artificial selection in *A. cristata*; It is probable that phenotypic plasticity precede the colonization of *A. cristata* in agrohabitats (orchards). It would be important to analyze this possibility in other species of the genus using a comparative approach.

## PRESENTACIÓN

El efecto del ambiente en los procesos evolutivos y de adaptación en poblaciones naturales es un aspecto que ha tomado gran relevancia en las últimas décadas, debido a que la variación fenotípica observada, es resultado de componentes genéticos y ambientales. La existencia de interacciones genotipo-ambiente promueve el potencial selectivo de distintas respuestas de los genotipos a diferentes ambientes, aunque también puede constituir una restricción a la selección si existe convergencia fenotípica en un ambiente particular. La existencia de interacciones genotipo-ambiente, representadas por las normas de reacción, manifiesta plasticidad fenotípica, cuya dirección y magnitud son susceptibles de evolucionar adaptativamente en ambientes heterogéneos. Estos aspectos deben ser evaluados con detenimiento para entender patrones de diferenciación local entre dos o más poblaciones, convergencia fenotípicas entre genotipos dentro de una población bajo diferentes condiciones, así como predecir cambios dentro de las poblaciones como resultado de la selección u otras fuerzas evolutivas.

La inclusión del componente ambiental (e.g. interacción genotipo-ambiente, plasticidad fenotípica) en los procesos de evolución bajo domesticación es relevante debido a que los estudios recientes han analizado la domesticación partiendo del supuesto de que los cambios morfológicos observables dentro de las poblaciones con diferente grado de manejo son un producto directo de la selección artificial (humana). Esto es válido en la medida en que la selección artificial efectivamente sea la única fuerza que esté operando dentro de estas poblaciones. Sin embargo, en especies vegetales que están en etapas incipientes de domesticación, es posible que la variación fenotípica observada sea producto de la interacción con el ambiente modificado por el hombre. Por tanto, es



importante analizar las respuestas de los organismos en sus componentes genético y ambiental.

En este estudio de tesis se analizó el proceso de domesticación incipiente en *Anoda cristata* (violeta, alache), una malvácea de amplia distribución en México y que es utilizada, principalmente en la región central del país, como alimento y en menor grado como planta medicinal. El interés por realizar el estudio con esta especie partió de los siguientes elementos:

- es una especie utilizada por algunos grupos indígenas y mestizos,
- se observan diferencias morfológicas entre poblaciones que están bajo manejo y aquellas que crecen en otras condiciones naturales
- la forma de manejo por parte de los campesinos sugiere que está en etapas incipientes de domesticación.

*Anoda cristata* es una especie de amplia distribución dentro de la República Mexicana. Se reporta en ambientes ruderales (orillas de caminos, terrenos baldíos) y arvenses (en diversos agrohábitats). Su uso (como alimento y medicinal) se encuentra restringido a la parte central y algunos estados del sureste de México. De los estados donde se reporta su uso, se seleccionó el Estado de México y específicamente la comunidad de Santiago Mamalhuazuca debido a que los campesinos recolectan esta planta, tanto para autoconsumo como para comercialización a nivel local, regional y nacional. En particular, la recolección ocurre durante la época de lluvias (julio-octubre), que es cuando este recurso está disponible. En comunidad de Santiago Mamalhuazuca se encuentran poblaciones ruderales y arvenses, siendo las arvenses las que son recolectadas

por los campesinos, lo que sugiere que existe un manejo diferencial entre ambas poblaciones.

El estudio de las poblaciones de *A. cristata* se abordó desde la perspectiva de evaluar la diferenciación local, generada tanto por las condiciones del hábitat (ruderal vs agrohábitat), como por las diferencias en el manejo (no recolectadas vs recolectadas). El efecto del hábitat y del manejo en la diferenciación se analizó en diferentes etapas del trabajo. Esta perspectiva tomó como base algunas de las herramientas desarrolladas por la genética ecológica, como una herramienta de valor para abordar el estudio de domesticación en plantas.

El trabajo de campo abarcó el período de 1995 a 1998. En 1995, se realizó la búsqueda de información, revisión de herbarios, entrevistas, colecta de semillas, evaluación inicial de poblaciones *in situ*. De 1996 a 1998 se realizaron los experimentos que constituyen los capítulos III, IV, y V, respectivamente.

La tesis está dividida en cinco capítulos. El primero consiste en una revisión sobre los enfoques que tiene el estudio de la domesticación y remarca la importancia de utilizar las técnicas desarrolladas por la genética cuantitativa y la genética de poblaciones. El presente estudio usó como enfoque el análisis de la variación genética, la plasticidad fenotípica y los patrones de interacción genotipo–ambiente, a nivel poblacional y entre familias, utilizando la metodología de los trasplantes recíprocos. Asimismo, experimentalmente se simuló el efecto del corte (cosecha) que los campesinos realizan en las plantas para la obtención de verdura (quelite), para evaluar la respuesta de distintos genotipos y detectar varianza genética de la tolerancia al corte. El segundo capítulo consiste en un estudio etnobotánico de *Anoda cristata* realizado en la comunidad de

Santiago Mamalhuazuca, Estado de México. En el se describen los aspectos sobre el uso, forma de recolección, valor nutricional y comercialización de *A. cristata*, se establece la comparación a partir de algunas características morfológicas de las poblaciones inicialmente elegidas (ruderal o silvestre vs arvense), y su relación con el manejo por el hombre. El tercer capítulo consiste en el análisis poblacional de la plasticidad fenotípica y la diferenciación morfológica de las dos poblaciones estudiadas (silvestre y arvense) dentro de la comunidad, como un primer acercamiento para entender y detectar la variación morfológica en las características de interés para los campesinos de la comunidad (hojas, ramificación). El cuarto capítulo comprende un análisis de la plasticidad fenotípica y las normas de reacción de diferentes familias genéticas obtenidas por autofecundación de cada una de las dos poblaciones, con el fin de determinar la existencia de variación genética de aquellos rasgos de interés. Finalmente, el quinto capítulo consiste en un análisis del efecto del corte en los componentes vegetativos y de adecuación, y en determinar la existencia de diferencias a nivel inter e intrapoblacional (familias). Asimismo, determinar si hay diferencias entre genotipos en su respuesta (normas de reacción) a la variación en el ambiente (con y sin corte). La práctica del corte o cosecha representa el factor de interacción más directo entre los humanos y las plantas de *A. cristata*. Por tanto, si las poblaciones silvestres no han estado sujetas a esta práctica se esperaría diferencias entre poblaciones ya sea en su capacidad de respuesta (valores promedio) o en sus normas de reacción.

## CAPÍTULO 1

**GENÉTICA EVOLUTIVA DEL PROCESO DE DOMESTICACIÓN EN  
PLANTAS**

## GENÉTICA EVOLUTIVA DEL PROCESO DE DOMESTICACIÓN EN PLANTAS

BEATRIZ RENDÓN Y JUAN NÚÑEZ-FARFÁN

Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México  
Apdo. Post. 70-275, México 04510, D.F. E-mail: farfan@servidor.unam.mx

**Resumen.** Los estudios sobre el proceso de domesticación incipiente en plantas han basado su análisis principalmente en los cambios en las características morfológicas, y han atribuido éstos al poder de la selección humana. Este trabajo resalta la importancia de analizar el proceso de domesticación incipiente en plantas a partir de los fundamentos teóricos y metodológicos desarrollados por la genética cuantitativa y de poblaciones. Considerando a la domesticación como un proceso evolutivo, su estudio debe incluir no sólo el análisis del cambio fenotípico y sus restricciones, sino también la detección de los procesos evolutivos distintos a la selección humana, que han moldeado la constitución genética de las poblaciones de plantas durante la domesticación.

**Palabras clave:** Genética evolutiva, domesticación, genética cuantitativa.

**Abstract.** Studies about the incipient domestication in plants often have based their analysis on morphological characteristics and have attributed those changes to the actions of artificial human selection. This paper remarks the importance of the analysis of incipient domestication in plants using the theoretical and methodological framework of both quantitative and population genetics. The premise of this work is that, considering domestication as an evolutionary process, much knowledge can be gained regarding the phenotypic change, its constraints, and the evolutionary mechanisms that have molded the genetic constitution of plant populations under domestication.

**Key words:**

*Hence, if man goes on selecting and thus augmenting any peculiarity, he will almost certainly unconsciously modify other parts of the structure, owing to the mysterious laws of the correlation of growth.*

C.R. DARWIN  
(CHAP. I, 1859)

El proceso de domesticación en plantas ha producido cambios tanto en las características de historia de vida, como en la estructura genética de las especies, a través de actividades humanas conscientes o inconscientes (Heiser 1988; Bye 1993). Comúnmente los estudios de domesticación han abordado la descripción de los patrones evolutivos, tanto desde el punto de vista genético como morfológico, entre plantas cultivadas y sus ancestros. Recientemente se ha incorporado la sistemática molecular al estudio de

la evolución de las plantas cultivadas, particularmente a aquellas productoras de granos (ver Doebley 1992; Gepts 1993). Los aspectos que la sistemática molecular ha analizado, hasta el momento, sobre la domesticación en plantas son: 1) identificación de los progenitores de las plantas cultivadas; 2) análisis de los niveles de variación genética en plantas cultivadas y sus ancestros, y 3) determinación de los niveles de introgresión entre plantas cultivadas y sus parientes silvestres (Doebley 1992). Sin embargo, las plantas cultivadas constituyen ejemplos exitosos de domesticación por lo que el análisis molecular y morfológico arroja diferencias, en ocasiones, obvias, ya que los taxa bajo comparación son morfológica y genéticamente muy distintos (ej. maíz y teosinte). En contraste, el análisis del proceso de domesticación en sus fases iniciales permite analizar cómo el cambio evolutivo morfológico podría estar restringido por la cantidad

de variación genética, por las relaciones entre las características (arquitectura genética), o por selección natural opuesta a la selección artificial. El análisis de la base genética que subyace al cambio morfológico inducido por selección humana, aun cuando podría ser objeto de análisis moleculares, no ha sido abordado a la fecha (Doebley 1992).

En el presente trabajo revisamos brevemente el estudio de la domesticación y sus enfoques, y hacemos énfasis la importancia de utilizar los fundamentos teóricos y metodológicos desarrollados por la genética cuantitativa y de poblaciones, para el análisis del proceso de domesticación incipiente en plantas. La genética cuantitativa no ha sido incorporada en los estudios de domesticación incipiente a pesar de su relevancia; su aplicación se ha orientado más a los programas de mejoramiento de plantas y animales ya domesticados (cultivares, accesiones, razas). Aunque la genética cuantitativa permite conocer la fracción de varianza genética disponible para la selección (natural o artificial), no ayuda a conocer la estructura genética de las poblaciones, ni los posibles procesos evolutivos que afectan o han afectado la variabilidad genética de las especies. Por ello, la genética de poblaciones en conjunción con la genética cuantitativa podrían ofrecer una mejor comprensión de la evolución de plantas durante las etapas tempranas del proceso de domesticación.

#### Enfoque de estudio sobre domesticación en plantas

El estudio de la domesticación ha sido abordado fundamentalmente desde el punto de vista morfológico y recientemente, como se mencionó en párrafos anteriores desde el punto de vista genético y de sistemática molecular. La descripción *in extenso* de estos enfoques no es el objetivo del presente artículo por lo que se remite al lector a la sección *Perspectivas* del número 62 del Boletín de la Sociedad Botánica de México, para algunos ejemplos.

**Antropológico-descriptivo.** Desde finales del siglo XIX se ha desarrollado un interés creciente por identificar los parientes silvestres de las plantas cultivadas económicamente más importantes, así como los sitios probables de origen y rutas tempranas de migración de cultivos comerciales y malezas asociadas. Parte de estas preguntas fueron parcialmente resueltas con los trabajos iniciales de De Candolle a finales del siglo XIX (1886). Durante la primera mitad del siglo XX, los antropólogos y arqueólogos propusieron teorías específicas respecto a los sitios probables de origen de las especies cultivadas, las causas que llevaron a la domesticación de las plantas y, en consecuencia,

al origen de la agricultura (Cohen 1977; Harris 1977; Flannery 1985). Si bien Darwin (1859) establece el papel del hombre en la evolución de los organismos a través de la selección metódica (consciente) e inconsciente, muchas de las teorías e hipótesis desarrolladas en estos años tomaron como único el "...paradigma de lo consciente" (Rindos 1984) y la selección inconsciente fue dejada de lado. Es evidente, sin embargo, la dificultad de obtener explicaciones causales sobre los procesos involucrados en la domesticación partiendo exclusivamente de registros arqueológicos y de los productos actuales (plantas domesticadas). A pesar de esto, los estudios arqueológicos han aportado elementos sobre los posibles cambios morfológicos ocurridos en muchas especies como resultado de la domesticación (Smith 1988), así como información valiosa sobre los sitios más probables de origen de un cultivo, en particular, de las culturas asociadas a dichos cultivos, y las posibles características ambientales en las que se desarrollaron (Wilkes 1995).

**Enfoque cuantitativo.** A partir de estas teorías y de los estudios comparativos a nivel morfológico entre especies cultivadas y sus supuestos parientes silvestres, se genera una línea divisoria entre aquellos enfoques que buscan responder el ¿dónde? y el ¿por qué? y aquellos que buscan analizar el ¿cómo? Así, a partir de la década de los 70 se desarrolla una corriente que estudia los patrones de variación morfológica entre los supuestos parientes silvestres y poblaciones domesticadas. La importancia de este enfoque reside en que profundizan en el análisis de la variación morfológica infraespecífica, procurando incluir poblaciones con diferente historia de manejo e interacción con poblaciones humanas. También ha sido del interés de este tipo de estudios conocer la influencia de los factores ambientales (bióticos y abióticos) más importantes vinculados con actividades agrícolas y su relación con eventos de domesticación. Algunos ejemplos de este enfoque se han realizado con especies del sur de Estados Unidos y México: Breiting (1982; 1986) con la "uña de gato" [*Probasceida parviflora* (Woot.) Woot. & Stuedl., Martyniaceae]; Vázquez (1991) con el "papaloquelite" [*Porophyllum macrocephalum* subesp. *Rudnale*, Asteraceae]; Casas y Caballero (1996) con la especie arbórea tropical "guaje rojo" [*Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex ADC) Benth. subesp. *esculenta*, Fabaceae]; y Colunga *et al.* (1996) con el "henequén" (*Agave fourcroydes* LEM., Agavaceae).

Estos estudios, al enfocar su análisis a nivel infra-específico y emplear técnicas cuantitativas, son metodológica y conceptualmente un aporte al estudio del proceso de la domesticación en México. Otros estudios se habían enfocado, en primer término, a

especies domesticadas de importancia económica mundial y, en segundo, a entender los efectos de la domesticación en rasgos reproductivos (producción de semillas/fruto) en especies cultivadas y sus parientes cercanos. Los estudios actuales requieren del análisis no sólo de caracteres reproductivos, sino también vegetativos utilizados por el hombre (tallos, hojas o tubérculos), y de la determinación de la base genética de la variación, para obtener generalizaciones robustas sobre los efectos de la selección humana durante la domesticación (Schwanitz 1966; Rindos 1984; Hanelt 1986).

**Biosistemática.** A los estudios de variación morfológica a nivel infraespecífico en especies bajo domesticación, la incorporación de los análisis genéticos ha dado lugar a estudios biosistemáticos para determinar la variabilidad genética de especies bajo domesticación y proponer orígenes y posibles relaciones evolutivas entre poblaciones con diferente grado de manejo. Tales estudios han usado también niveles jerárquicos arriba del nivel de especie (dentro de un género). A partir de estos estudios se han reforzado o modificado hipótesis respecto al origen y domesticación de muchas especies. Ejemplos de este enfoque los constituyen los estudios de Piñero y Eguíarte (1988) con el "trijol" *Phaseolus darwinianus* sin. *Phaseolus coccineus* L. ssp. *polyanthus* (Fabaceae) y dos especies emparentadas: *P. vulgaris* y *P. coccineus* L. ssp. *coccineus*, de Riesberg y Seiler (1990) con el "girasol" (*Helianthus annuus* L., Asteraceae), para determinar su ruta de evolución bajo domesticación y el probable sitio de domesticación; de Grun (1990) con la "papa" (*Solanum tuberosum* L. (Solanaceae), para determinar el origen de la papa cultivada, y de Wilson (1990) con el género *Chenopodium* (Chenopodiaceae) analizando la variación en la morfología foliar, caracteres agronómicos (p.ej., resistencia a plagas), estudio que, entre otras cosas, permitió determinar los eventos de diferenciación entre las poblaciones silvestres/malezas y domesticadas dentro de cada sección del género.

Dentro de los estudios biosistemáticos, la citogenética ha constituido una herramienta básica para entender las relaciones filogenéticas entre las plantas domesticadas y sus parientes silvestres. El análisis citogenético se ha enfocado a distintos niveles taxonómicos, por ejemplo analizando miembros de un género con especies domesticadas y silvestres, o bien a nivel infraespecífico analizando diferentes poblaciones. Generalmente, se hacen análisis de cariotipos complementado con experimentos de cruzamiento para la producción de híbridos y determinación de los genomas supuestamente ancestrales. Este tipo de estudios ha permitido entender el posible origen de

diversas especies domesticadas poliploides, como por ejemplo la "flor de jamaica" (*Hibiscus sabdariffa* L.; Menzel *et al.* 1983; Wilson y Menzel 1964 y 1967). El enfoque citogenético aplicado al estudio de la evolución de las plantas bajo domesticación ha sido de gran utilidad, sobre todo en algunos complejos de especies o poblaciones, para entender los procesos de hibridación-introgresión entre maleza-cultivo (por ejemplo, entre maíz y teosinte), y de evolución por poliploidía entre especies cercanas (Hilu 1993).

#### **La genética cuantitativa y la genética de poblaciones en el estudio de los procesos de evolución bajo domesticación**

Los enfoques mencionados anteriormente han aportado hipótesis interesantes sobre los posibles móviles de la domesticación, los sitios probables de origen de la agricultura, y los probables mecanismos que han determinado la evolución bajo domesticación. También ha sido de gran utilidad la introducción de nuevos enfoques metodológicos y de análisis para discernir de manera más clara estos eventos. El concebir a la domesticación como un proceso gradual en el que ocurren cambios morfológicos y genéticos ha permitido entender cómo interactúan las diferentes fuerzas evolutivas (selección natural, deriva génica, sistemas de apareamiento, migración), en un proceso dirigido, principalmente por los humanos, para adaptar a determinadas especies vegetales a los ambientes creados por éstos. Estas fuerzas podrían operar de manera sinérgica a la selección humana, pero también en sentido opuesto haciendo difícil la obtención de un producto diferenciado genéticamente, estable y con una combinación de rasgos deseables. Al igual que la selección en condiciones naturales, el poder de selección humana está limitado por la diversidad genética de las poblaciones y las correlaciones genéticas entre rasgos, algunos de los cuales podrían ser el objetivo de la domesticación.

Algunos autores sugieren que la intervención humana en la formación de nuevos cultivos es un proceso artificial diferente a la evolución y adaptación en la naturaleza (Van Raamsdonk 1993). Muchos procesos que no ocurren en la naturaleza (v. gr., rompimiento de barreras reproductivas mediante cruza artificiales) han sido posibles en cultivos creados por la biotecnología y la ingeniería genética. En este caso, la evolución bajo domesticación es totalmente diferente de cualquier evento natural. Sin embargo, en los eventos de domesticación incipiente bajo condiciones de manejo tradicional, es posible considerar que la evolución está operando bajo dos fuerzas igualmente importantes, la selección natural y la se-



lección artificial (Wilkes 1995). En las especies en proceso de domesticación incipiente es posible describir, medir y cuantificar la variabilidad fenotípica derivada de los procesos de selección artificial (p.ej., grado de divergencia entre poblaciones), la estructura genética de las poblaciones, así como los cambios en la plasticidad fenotípica y las respuestas correlativas a la selección. Es decir, se puede analizar la respuesta evolutiva a la selección antropogénica durante las fases incipientes.

*Variación fenotípica y la genética cuantitativa.* En los estudios que han intentado analizar y explicar la domesticación desde un punto de vista cuantitativo, en ocasiones se sobrevaloró el papel de la selección artificial como la fuerza única y más importante en los cambios morfológicos que manifiestan las poblaciones sometidas a diferentes grados de manejo. Como consecuencia de esta apreciación, toda la variación fenotípica registrada entre las poblaciones es atribuida, en mayor o menor grado, a la selección artificial. Sin embargo, pocas veces se analiza la base genética de esta variación, o las restricciones impuestas a la selección artificial por la varianza genética útil a la selección natural presente en las poblaciones.

Pocos estudios han aplicado elementos de la genética cuantitativa en plantas cultivadas sin manejo intencional, como el caso de *Hordeum vulgare* L. (Poaceae) (Allard, 1988). En este trabajo se caracterizaron los cambios morfológicos en la adaptabilidad en poblaciones experimentales y se trató de relacionar dichos cambios fenotípicos con cambios genéticos. Si bien fue un experimento que consistió en 60 generaciones, muchos de los aspectos de la genética cuantitativa no fueron integrados ni al diseño experimental ni al análisis de los datos.

El estudio genético de los caracteres bajo domesticación presenta varios problemas: 1) existen pocos polimorfismos mendelianos controlados por un solo locus que permitan una identificación genética de los fenotipos. Por el contrario, muchos de los caracteres que encontramos en la naturaleza son de origen poligénico, es decir, de distribución continua, por lo que los fenotipos no son fácilmente asignables a un genotipo (Hart y Clark 1989); 2) frecuentemente se ignora la posible correlación que puede existir entre caracteres (Falconer 1981). Las correlaciones genéticas entre caracteres son de gran interés puesto que podrían afectar los programas de selección en rasgos de interés humano; 3) por último, es necesario considerar también las interacciones genotipo-ambiente, que pueden ser muy importantes cuando poblaciones con poca variabilidad genética presentan una respuesta plástica de valor adaptativo (Falconer

1981) [ver casos de *Avena fatua* L. y *Avena barbata* Brot. (Poaceae), Jain y Marshall 1967]. Asimismo, la convergencia fenotípica en ciertos ambientes de genotipos que controlan los caracteres de interés en la domesticación podría enmascarar sus efectos genéticos y desalentar esfuerzos ulteriores de domesticación.

El marco teórico y metodológico de la genética cuantitativa (ver Falconer 1981) para el análisis de la variación fenotípica en especies cuyas poblaciones están sujetas a domesticación, nos permite entender los cambios evolutivos, predecir respuestas potenciales a la selección, e incluso deducir eventos de selección ocurridos en el pasado (Billington *et al.* 1988). Específicamente, es posible determinar: 1) la cantidad de varianza genética útil a la selección (natural o artificial) presente en las poblaciones; 2) las correlaciones genéticas entre características y estimar la selección indirecta (selección correlativa; véase Lunde y Arnold 1983) en rasgos no seleccionados por los domesticadores; 3) si los rasgos de interés son plásticos, a través de la obtención de las normas de reacción (de Jong y Stearns 1991) determinar en cuáles ambientes la expresión fenotípica es superior (en términos del valor promedio de la característica) y útil al domesticador.

*Heredabilidad y respuesta a la selección.* La genética cuantitativa nos permite conocer el potencial evolutivo de los diferentes atributos de historia de vida de las plantas o de rasgos útiles de éstas en respuesta a presiones selectivas naturales o artificiales. El objetivo básico de la genética cuantitativa es conocer la contribución genética y ambiental de la variación fenotípica. La fracción de la varianza fenotípica de un rasgo explicada por la varianza genética se conoce como heredabilidad ( $h^2$ ). La heredabilidad de un rasgo depende de las frecuencias alélicas y por tanto, es específica para un rasgo y una población (Falconer 1981).

Supongamos que analizamos una especie bajo proceso de domesticación, conformada por poblaciones dentro de un rango de distribución determinado. Pueden observarse diferencias morfológicas entre ellas; sin embargo, estas variaciones morfológicas pueden deberse exclusivamente a factores ambientales que moldean la respuesta de los genotipos a dichos ambientes, o bien, es posible que dichas variaciones tengan un componente genético importante y, por lo tanto, puede estar ocurriendo un proceso de diferenciación genética entre las poblaciones que, en un momento dado puede generar razas geográficas o subespecies (Harlan 1975). ¿Cómo discernir qué fracción de la variación morfológica que observamos es ambiental y cuánta es genética en origen? La ecuación general de la genética cuantitativa relaciona a

la varianza fenotípica ( $\sigma_p^2$ ) con sus componentes de varianza genética ( $\sigma_g^2$ ) y ambiental ( $\sigma_e^2$ ):

$$\sigma_p^2 = \sigma_g^2 + \sigma_e^2 \quad (1)$$

No obstante los terminos de varianza incluidos en esta ecuación hacen referencia a factores genéticos y ambientales en general. Por lo tanto, es deseable una partición más fina de dichas varianzas para determinar qué factores específicos pudieran estar interviniendo en la expresión de un fenotipo. La varianza genética puede contener varianza debida a la dominancia de algunos genes ( $\sigma_d^2$ ), a los efectos aditivos de los genes sobre el fenotipo ( $\sigma_a^2$ ), y a las interacciones dominantes ( $\sigma_{ad}^2$ ), aditivas ( $\sigma_{aa}^2$ ) o ambas ( $\sigma_{aad}^2$ ) entre genes (en general, se representan como  $\sigma_i^2$ ):

$$\sigma_g^2 = \sigma_a^2 + \sigma_d^2 + \sigma_i^2 \quad (2)$$

donde  $\sigma_i^2 = \sigma_{aa}^2 + \sigma_{ad}^2 + \sigma_{aad}^2$

De igual forma, la varianza ambiental ( $\sigma_e^2$ ) puede ser fraccionada en varios componentes. Por ejemplo, el peso en humanos al nacer está influido por efectos debidos al genotipo materno, y por efectos del ambiente materno general e inmediato, entre otros (Falconer 1981). En algunas circunstancias, es necesario analizar la variación ambiental dentro de individuos (como en el caso de rasgos que se repiten temporal o espacialmente), y la varianza ambiental entre individuos debida a condiciones permanentes o no localizadas. Estos tipos de variación ambiental se conocen como varianza ambiental especial ( $V_n$ ) y varianza ambiental general ( $V_g$ ), o de efectos específicos y generales, respectivamente (Falconer 1981). La importancia de la estimación de ambos tipos de variación ambiental (intra e interindividual) es evidente cuando no es posible estimar la heredabilidad de un rasgo usando la información de la ecuación (1). La proporción  $V_n/\sigma_p^2$  es el coeficiente de correlación intraclass, o la correlación entre medidas repetidas de un rasgo del mismo individuo, y se conoce como *repetibilidad* de un carácter. En estos casos, el objetivo es partir la varianza fenotípica en términos de  $V_n$  y ( $\sigma_g^2 + V_g$ ):

$$r = (\sigma_g^2 + V_g)/\sigma_p^2 \quad (3)$$

que indica la fracción de la varianza entre individuos, tanto genética como ambiental. Por lo tanto, esto permite la separación de la variación específica o especial del ambiente ( $V_n$ ) como una fracción de la total:

$$1-r = V_n/\sigma_p^2 \quad (4)$$

De esta forma, la *repetibilidad* es un indicador de la variación interindividual, considerando la variación intraindividual. Una alta variación intraindividual reduce la posibilidad de que la variación observada sea de origen genético.

La heredabilidad de un rasgo puede ser estimada usando la  $\sigma_g^2$  como

$$h^2_h = \sigma_g^2/\sigma_p^2 \quad (5)$$

o bien la  $\sigma_a^2$

$$h^2_N = \sigma_a^2/\sigma_p^2 \quad (6)$$

$h^2_h$  se conoce como heredabilidad en el sentido amplio, mientras que  $h^2_N$  se conoce como heredabilidad en el sentido estricto (Falconer 1981). Se considera la  $h^2_N$  como el estimador más útil en programas de mejoramiento y en condiciones naturales, ya que es sobre la varianza aditiva sobre la que opera la selección (Fisher 1958). La  $h^2_h$  como ya vimos, incluye componentes de dominancia e interacción, por lo que la respuesta a la selección en caracteres que contienen en su varianza genética componentes de dominancia o de interacción no es predecible directamente. Si existe dominancia la heredabilidad se puede sobreestimar ya que los genes dominantes no siempre se heredan a la siguiente generación, por lo que sus efectos pueden ser transitorios. En el caso de la varianza de interacción, los efectos son multiplicativos y dependerán de las combinaciones entre los alelos. Por lo tanto, ciertas combinaciones alélicas en los progenitores podrían no encontrarse en la progenie.

La relación entre la heredabilidad y la selección puede apreciarse a través de la ecuación de la respuesta a la selección (R):

$$R = Sh^2 \quad (7)$$

Donde R es la *respuesta* a la selección medida como la desviación promedio del carácter de la progenie respecto a la media poblacional de progenitores, S es el *diferencial* de selección, medido como la desviación promedio del carácter de los progenitores seleccionados (después de la selección) respecto al promedio del carácter de la población de progenitores (antes de la selección). Si sólo se conoce el diferencial y la respuesta a la selección (promedio del rasgo antes y después de la selección), entonces es posible obtener la *heredabilidad realizada*

$$(h^2_r = R/S), \quad (7a)$$

que es otra aproximación para conocer la varianza genética de un rasgo (Falconer 1981).

Los diseños más comunes para la estimación de la heredabilidad de rasgos cuantitativos son los de regresión progenitor-progenie y análisis intrageneracional (familias de hermanos completos o medios, primos, etc.). El cuadro 1 provee los componentes de covarianza genética o correlación intraclase (*t*) entre grupos de parientes. De los diseños intrageneracionales, el más empleado es el de medios hermanos paternos, debido a que permite la estimación de la varianza aditiva, libre de los efectos maternos y de la varianza de dominancia (Núñez-Farfán y Dirzo 1994).

Un ejemplo del cálculo de las heredabilidades para varias características de una planta con potencial económico para la extracción de resinas que sustituyan a las resinas de pino, se realizó usando un enfoque de análisis intrageneracional. Este estudio, aunque no es propiamente de domesticación, permite apreciar que metodológicamente es posible abordar el proceso de manera similar. El estudio con la planta silvestre *Grindelia camporum* Greene (Asteraceae) (McLaughlin 1986), involucró el análisis de 40 familias de medios hermanos arregladas en un diseño de bloques al azar, colocando tres plantas por familia por bloque, para un total de 600 plantas. Las plantas fueron medidas para características fenológicas y de producción de resinas (cuadro 2), ya que se considera que las resinas de esta planta pueden ser usadas como sustituto de las resinas de pino en la industria naviera. Si los rasgos de producción de resina tienen varianza genética en las poblaciones naturales, entonces pudiera ser posible seleccionar a las familias con valores genotípicos superiores (es decir, con mayor producción de resinas), y por ello es relevante la estimación de la heredabilidad. Los resultados indican que la mayoría de los caracteres poseen heredabilidades intermedias ( $0.18 \leq h^2 \leq 0.50$ ) indicando que existe el potencial para seleccionar familias con valores genotípicos superiores e incrementar la producción de resinas.

La estimación de los parámetros de la genética cuantitativa usando el método de regresión progenitor-progenie, puede ilustrarse con el estudio de la resistencia de plantas de camote [*Ipomoea batatas* (L.) Lam., Convolvulaceae] a coleópteros del suelo que dañan los tubérculos (Jones *et al.* 1979). El estudio fue diseñado para estimar la heredabilidad de la resistencia (estimada como el porcentaje de tubérculos dañados) a dos grupos de insectos herbívoros. Por una parte, se estimó el daño producido por especies de los géneros *Systema* y *Diabrotica*, y es tratado simplemente como el daño causado por el complejo *Diabrotica-Systema*. Por otra parte, se estimó el daño que produce a los tubérculos el escarabajo del camote ("sweet potato flea beetle"), *Chaetocnema confinis* Crotch. Se usaron 22 líneas de progenitores y sus respectivas progenies. Se obtuvieron, por lo tanto, el porcentaje de tubérculos dañados en cada línea progenitora y en cada progenie, usando de 30 a 117 camotes para la línea progenitora y cerca de 300 (de 19 hijos de cada línea progenitora) para obtener la media de la progenie. Ya que se trata de una regresión entre un progenitor y el promedio de su progenie, la pendiente de la regresión es equivalente a  $1/2h^2$ . Los resultados indican que la variación en la resistencia observada es heredable, ya que las heredabilidades fueron significativas tanto para el porcentaje de daño producido por el complejo *Diabrotica-Systema*, como para el producido por *Ch. confinis* ( $h^2 = 0.45$ ,  $h^2 = 0.40$ , respectivamente; véase apéndice 1A, B).

Para ilustrar la estimación de la respuesta a la selección, supongamos que realizamos un experimento de selección por truncamiento (i.e., ciertos progenitores se escogen únicamente debido al mérito de sus rasgos fenotípicos; Falconer 1981) con los datos de *I. batatas* del apéndice 1A. Seleccionamos a todos los progenitores que presentaron valores menores o iguales al 40% de tubérculos dañados por el Complejo *Diabrotica-Systema* (señalados en negritas en el apéndice 1A). En otro experimento de selección por trun-

**Cuadro 1.** Covarianzas genéticas, regresión o correlación intraclase, y heredabilidad de diferentes grupos de parientes empleados en genética cuantitativa (Modificado de Falconer 1981)

Parientes	Covarianza	Regresión (b) o correlación (t)	$h^2$
Hijos y un progenitor	$1/2 \sigma^2_a$	$b = (1/2) \sigma^2_a / \sigma^2_p$	$2b$
Hijos y ambos progenitores	$1/2 \sigma^2_a$	$b = \sigma^2_a / \sigma^2_p$	$b$
Medios hermanos	$1/4 \sigma^2_a$	$t = (1/4) \sigma^2_a / \sigma^2_p$	$4t$
Hermanos carnates (completos)	$1/2 \sigma^2_a + 1/4 \sigma^2_d + \sigma^2_{mi}$	$t = (1/2 \sigma^2_a + 1/4 \sigma^2_d + \sigma^2_{mi} / \sigma^2_p)$	$\geq 2t$

*b* = coeficiente de regresión; *t* = coeficiente de correlación intraclase

camiento seleccionamos a todos los progenitores que presentaron valores de daño por *Ch. confinis* menores o iguales al 19% de tubérculos dañados. Podemos calcular el diferencial de selección, *S*, como la diferencia entre el promedio de los progenitores seleccionados, menos el promedio de la población total de progenitores, para ambos experimentos de selección. Como ya conocemos la heredabilidad de cada tipo de daño, es entonces posible estimar la respuesta teórica esperada a la selección usando la ecuación (7). La *R* esperada para cada tipo de herbívoro es de -10.0 y -5.67, es decir se espera que el promedio poblacional de la generación siguiente sea menor en esas cantidades al promedio de los progenitores; es este entonces un ejemplo de selección artificial para incrementar la resistencia a herbívoros en *I. batatas* (véase apéndice 1). Sin embargo, como sí conocemos los valores de la progenie, podemos también calcular los promedios de la progenie seleccionada y calcular la *R* observada, como la diferencia entre el promedio de la progenie seleccionada menos el promedio de la población de progenitores. Se aprecia en el apéndice que las respuestas a la selección observadas son mayores que las teóricamente esperadas. No está por demás decir que si conociéramos sólo la *R* y la *S*, entonces también podríamos intentar la estimación de la heredabilidad realizada usando la ecuación (7a).

Finalmente, es deseable una medida que exprese de manera general la respuesta a la selección. Para caracteres con distribución normal, la desviación

estándar es una propiedad del carácter y de la población, ya que mide la variabilidad y establece las unidades en las cuales la respuesta se expresa (p.ej., porcentaje, cm, g, etc.). La respuesta a la selección (*R*) puede ser generalizada y usada con fines comparativos si el diferencial de selección (*S*) lo expresamos en unidades de desviación estándar fenotípica ( $\sigma_p$ ), lo que se conoce como *intensidad de la selección, i*:

$$i = S/\sigma_p \quad (7b)$$

Este cociente es interpretable en términos de cambio en el valor del rasgo (en unidades de desviación estándar respecto a la media antes de la selección) que produce la selección natural o antropogénica (Lande y Arnold 1983). Esta medida puede ser expresada en términos de desviaciones estándar fenotípica de la población y ha sido aplicada principalmente en mejoramiento animal y vegetal, aunque ha sido estimada en varios estudios con especies silvestres (Núñez-Farfán 1993), y es fácilmente aplicable en estudios de domesticación.

Los datos de los promedios de las familias y progenies, los cálculos de la heredabilidad, regresiones genéticas, respuesta a la selección e intensidad de la selección, se ofrecen en el apéndice 1 para el caso de la resistencia a los herbívoros en *Ipomoea batatas*, con la finalidad de que el lector no familiarizado con la genética cuantitativa maneje e interprete las estimaciones obtenidas.

**Cuadro 2.** Estimados de los componentes de varianza y heredabilidad de varios caracteres de *Grindelia camporum* (Asteraceae). Datos obtenidos de McLaughlin (1986).

Característica	Promedio	VARIANZAS <sup>1</sup>				<i>h</i> <sup>2</sup> ± E.S.
		$\sigma_e^2$	$\sigma_b^2$	$\sigma_c^2$	Varianza aditiva ( <i>V<sub>a</sub></i> )	
Fecha Primera floración	Julio 10	12*	56.4*	147.5	48.7	0.22±0.05
Fecha Pico de la floración	Agosto 26	16*	44.4*	104.7	64.1	0.39±0.07
Peso seco (g)	286.0	17*	91*	274	68.6	0.18±0.05
Porcentaje resina cruda	10.7	0.37*	0.73*	3.01	1.47	0.36±0.07
Número de ácidos	106.4	8.20*	9.4*	47.8	32.7	0.50±0.08
Resina/planta (g)	19.1	11.10*	22*	119.7	44.5	0.29±0.06

<sup>1</sup>  $\sigma_e^2$ , varianza debida a los efectos de familia;  $\sigma_b^2$  = varianza debida a los efectos del bloque;  $\sigma_c^2$ , varianza del error; *V<sub>a</sub>* = varianza aditiva (*V<sub>a</sub>* = 4 $\sigma_e^2$  = 41).  $\sigma_p^2$  =  $\sigma_e^2 + \sigma_b^2 + \sigma_c^2$ , donde la varianza fenotípica  $\sigma_p^2$  =  $\sigma_e^2 + \sigma_b^2 + \sigma_c^2$ .

\* significativo con *P* < 0.001

Nota: la varianza aditiva es cuatro veces la varianza familiar debido a que son medios hermanos y la covarianza entre ellos es 1/4 *V<sub>a</sub>*.

(Véase cuadro 1).

**Correlación entre caracteres.** Darwin (1859) entendió que el proceso de selección, natural o artificial, sobre un rasgo en muchas ocasiones produce cambios en otros caracteres debido a lo que él llamó las "misteriosas leyes de correlación del crecimiento" (op.cit., Capítulo 1). Los cambios producidos en otros caracteres que no son el objetivo de la selección se conoce como selección indirecta, correlativa o inconsciente (ver Lande y Arnold 1983). La relación, positiva o negativa, entre dos caracteres métricos de los individuos se conoce como correlación fenotípica, y al igual que la varianza fenotípica, la correlación fenotípica puede estar determinada por factores genéticos y ambientales. El análisis de la correlación entre caracteres es de mucho interés (Falconer 1981) debido a que la correlación puede estar determinada por efectos pleiotrópicos de genes de efectos mayores, o bien por ligamiento entre genes. También es importante, porque la selección en un rasgo puede producir cambios en otros no seleccionados y, finalmente, porque dependiendo del signo de una correlación genética entre rasgos, ésta puede constituir una restricción evolutiva, entendida como una limitante al curso o producto de la evolución (Arnold 1992).

Para ilustrar las correlaciones fenotípicas entre caracteres, tomemos el estudio realizado con la "uña de gato" (*Proboscidea parviflora* (Bretting, 1982; 1986), planta de cuyos frutos se obtiene fibra para elaborar cestas (figura 1). Se analizaron bajo condiciones controladas, poblaciones silvestres, malezoides y cultivadas del sur de Estados Unidos y Norte de México. La comparación de los promedios y las varianzas de diversos caracteres morfológicos, se correlacionaron con la forma de uso de esta especie (cuadro 3). Los cambios en características morfológicas como el color de la semilla, el tamaño de diferentes estructuras del fruto y de las flores, fueron un buen indicador de que había ocurrido divergencia debido a la acción humana (figura 1). Finalmente, se mostró que: 1] la longitud del *rostrum* y la cápsula es significativamente mayor en la variedad domesticada que en la silvestre; 2] existe una relación alométrica entre la longitud de la cápsula y la longitud del *rostrum*; y 3] el incremento alométrico es mayor en la variedad domesticada (Bretting 1986) (cuadro 4). Si los cambios producidos en el *rostrum* (figura 1) han ocurrido por la selección que las culturas han hecho para obtener producción de fibra, es posible que tales culturas no hayan seleccio-

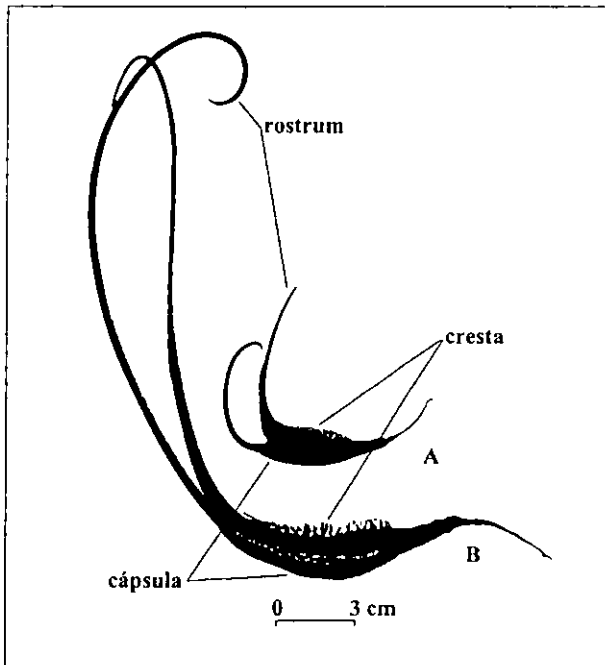


Figura 1. Frutos de *Proboscidea parviflora* var. *parviflora* (A) y *Hohokamiana* (B) (Modificada de Bretting 1986).

**Cuadro 3.** Valores promedio (límites de confianza al 95%) de 8 caracteres analizados para 23 poblaciones silvestres (*Proboscidea parviflora* var. *parviflora*) y 13 cultivadas (*Proboscidea parviflora* var. *Hohokamiana*) de *Proboscidea parviflora* (Tomado de Bretting, 1982).

Carácter	Cultivada	Silvestre	Diferencia
Longitud cápsula (cuerpo) del fruto (cm)	10 (8.9-11.2)	6.1 (5.5-6.8)	Significativa
Longitud de la cresta del fruto (cm)	5.4 (4.8-6.0)	3.6 (3.2-4.0)	No significativa
Longitud del <i>rostrum</i> del fruto ("garrá")(cm)	23.6 (20.5-26.7)	11.8 (10.2-13.5)	Significativa
Altura de la cresta del fruto (cm)	0.6 (0.52-0.68)	0.5 (0.41-0.51)	Significativa
Longitud de la antera (mm)	3.0 (2.6-3.2)	2.4 (2.2-2.6)	Significativa
Longitud del estilo (mm)	20.7 (19.1-21.5)	17.4 (16.6-18.1)	Significativa
Ancho + largo de la hoja (cm)	49.5 (43.1-55.9)	46.1 (43.4-48.8)	No significativa
Longitud del pedicelo (cm)	25.0 (23.6-26.4)	22.9 (20.6-25.1)	No significativa

nado el tamaño de la cápsula ni la altura de la cresta. Sin embargo, ambos caracteres muestran cambios entre las poblaciones cultivadas y silvestres, al igual que el tamaño del *rostrum* (cuadro 3). Por otra parte, se aprecia también que el tamaño de las partes sexuales (estilo y anteras) son significativamente más grandes en las cultivadas que en las silvestres, en contraste con el tamaño del pedicelo de la corola que no muestra cambios (cuadro 3). Obteniendo la correlación entre la longitud y el ancho del *rostrum* en poblaciones silvestres y cultivadas de *P. parviflora*, Bretting (1986) detectó que la magnitud de la correlación es distinta ( $r = 0.75$  y  $r = 0.98$ , respectivamente). Si la diferencia en la correlación se debiera únicamente a una respuesta geográfica, como es común debido a variación geográfica, la relación entre características debiera tener curvas similares aunque con diferentes ordenadas al origen o interceptos (i.e., cambio isométrico). Sin embargo, se observa que las pendientes cambian indicando que el cambio es alométrico ( $b_{\text{silvestres}} = 0.155$ ;  $b_{\text{cultivadas}} = 0.61$ , ambas estadísticamente significativas), lo que significa que un cambio en una parte de la estructura está generando un cambio mayor en otra(s) estructuras, y que posiblemente la evolución de los caracteres no se debe sólo a que el fruto es más grande en las poblaciones manejadas, sino a cambios en las relaciones entre rasgos.

Supongamos que deseamos determinar la importancia de los factores genéticos y ambientales como causas de la correlación fenotípica. Para ello, deberíamos conocer primero, no sólo los valores fenotípicos de pares de caracteres de los individuos, sino también sus valores genotípicos y desviaciones ambientales, para estimar las *correlaciones genéticas y ambientales* (Falconer 1981). Si además conocemos los valores

reproductivos ("breeding values"), se puede obtener la correlación entre valores reproductivos (véase Falconer 1981, caps. 7 y 19). Al igual que la varianza genética de un rasgo incluye varianzas de dominancia e interacción, podrían existir correlaciones entre las desviaciones debidas a la dominancia e interacción de los genes. No obstante, para fines prácticos es posible estimar sólo las correlaciones genéticas aditivas y las correlaciones ambientales que incluyan también a las desviaciones no aditivas. Una correlación ( $r$ ) es el cociente de la covarianza entre dos características ( $x, y$ ) sobre el producto de sus desviaciones estándar:

$$r_p = \text{COV}_{px} / \sigma_{px} * \sigma_{py} \quad (8)$$

siendo  $\text{COV}_{px} = r \sigma_{px} \sigma_{py}$  (9)

Si la covarianza fenotípica es el resultado de las covarianzas genéticas y ambientales ( $\text{COV}_{px} = \text{COV}_{gx} + \text{COV}_{ax}$ ), entonces se puede expresar esta suma en términos de correlación y desviaciones estándar usando la ecuación (9) como:

$$r_p \sigma_{px} \sigma_{py} = r_g \sigma_{gx} \sigma_{gy} + r_a \sigma_{ax} \sigma_{ay} \quad (10)$$

Si la heredabilidad es  $h^2 = \sigma_g^2 / \sigma_p^2$ , y  $e^2 = \sigma_a^2 / \sigma_p^2$ , entonces, obteniendo la raíz cuadrada y despejando, se puede sustituir  $\sigma_g = h \sigma_p$  y  $\sigma_a = e \sigma_p$  en la ecuación (10):

$$r_p \sigma_{px} \sigma_{py} = r_g h \sigma_{px} h \sigma_{py} + r_a e \sigma_{px} e \sigma_{py} \quad (11)$$

La división de esta ecuación por  $\sigma_{px} \sigma_{py}$  produce:

$$r_p = r_g h_1 h_2 + r_a e_1 e_2 \quad (12)$$

**Cuadro 4.** Valores promedio (desviación estándar) de caracteres del fruto, que es la parte útil para los indígenas, de dos variedades de *Proboscidea parviflora* (variedad silvestre = *P. parviflora* var. *parviflora*; variedad domesticada = *P. parviflora* var. *Hohokamiana*), obtenidos bajo condiciones de cultivo homogéneo (Tomados de Bretting, 1986).

Carácter	<i>P. parviflora</i> var. <i>parviflora</i>	<i>P. parviflora</i> var. <i>hohokamiana</i>
Ancho del <i>rostrum</i> (cm)	2.56 (0.58)	3.33 (0.75)
Longitud del <i>rostrum</i> (cm)	11.19 (3.40)	23.28 (4.99)
Longitud de la cápsula (cm)	1.99 (0.20)	2.75 (0.20)

Esta ecuación muestra que la correlación fenotípica está determinada por causas genéticas y ambientales. Si la heredabilidad de ambos caracteres fuera alta, entonces gran parte de la correlación será de naturaleza genética. Si por el contrario, ambas heredabilidades son cero, se hace evidente que la posible correlación fenotípica entre ambos caracteres  $x$  y  $y$  será de naturaleza totalmente ambiental. Una correlación genética puede tomar valores de  $-1$  a  $+1$ , y su magnitud expresa el grado con que dos caracteres métricos cualquiera de un organismo están determinados por los mismos genes. Para ejemplificar esto, consideremos el caso de dos rasgos medidos en *Gneldia camporum* (ver cuadro 2), como la biomasa total y el porcentaje de resina cruda. Aunque el porcentaje de resinas es el rasgo de interés, su obtención requiere a la vez obtener mayor cantidad de biomasa en hojas. Sin embargo, la biomasa seca de la planta está correlacionada negativamente con el porcentaje de resinas, haciendo imposible la selección simultánea de ambas características (figura 2). Este ejemplo remarca la importancia de las correlaciones genéticas tanto en evolución como en domesticación, ya que, hipotéticamente, en las poblaciones naturales de esta planta la cantidad de resinas pudiera tener un efecto defensivo contra herbívoros o patógenos, por lo tanto la selección debiera incrementar el rasgo. No obstante, el aumento en la producción de resinas se hace a expensas de reducir la biomasa vegetativa, la cual determina a la vez la cantidad de semillas producidas, y este es un componente de la adecuación ("fitness"). Por lo tanto, la selección favorecerá uno de los dos rasgos de acuerdo con la relación que mantenga con la adecuación. El análisis de las correlaciones genéticas y fenotípicas hace patente la existencia de costos ecológicos (defensa y adecuación) y fisiológicos (asignación de recursos a diferentes estructuras o funciones). Estos aspectos de las correlaciones genéticas, son importantes tanto en la evolución de las poblaciones naturales como de los organismos en proceso de domesticación. Un tratamiento completo sobre las restricciones a la evolución fenotípica es proporcionado por Arnold (1992).

En contraste con el ejemplo anterior, la correlación genética entre el daño producido por coleópteros del complejo *Diabrotica-Systema* y el daño producido por *Chaetocnema confinis* en *Ipomoea batatas* (el camote), es positiva y significativa, tanto en los progenitores como en los hijos ( $r_p = 0.518$ ,  $r_n = 0.775$ , respectivamente; véase apéndice 1C). Este resultado es relevante ya que indica que la resistencia a un tipo de herbívoro no compete o interfiere con la resistencia a otro herbívoro, y sugiere que el sistema defensivo de *Ipomoea batatas* funciona para un espectro grande de especies de coleópteros (Jones *et al.* 1979).

*Interacción genotipo-ambiente.* Como se mencionó en párrafos anteriores, la varianza fenotípica total observada es resultado de la suma del genotipo más el ambiente, para casos en los cuales se considera sólo un ambiente. Sin embargo cuando los mismos genotipos son expuestos a diferentes condiciones ambientales su respuesta podría ser distinta. Esto da lugar a un nuevo término en la ecuación de la varianza fenotípica conocido como interacción genotipo-ambiente. En diversos estudios se ha visto que los genotipos de una especie no responden de la misma manera a un ambiente determinado, sobre todo cuando los ambientes son heterogéneos en ciertos factores. Una especie puede sobrevivir en dichos ambientes si sus individuos son fenotípicamente flexibles o si existe suficiente variabilidad genética en la población (Bradshaw 1965). A toda la variación fenotípica ambientalmente inducida se le conoce como plasticidad, y al cambio en la expresión fenotípica de un mismo genotipo en varios ambientes se le conoce como plasticidad fenotípica (Falconer 1981). La plasticidad fenotípica se analiza a través de la obtención de normas de reacción (de Jong y Stearns 1991). Una norma de reacción es una función que transforma la variación ambiental en variación fenotípica, de manera que en las poblaciones pueden coexistir diferentes normas de reacción (figura 3). No obstante, la evolución de las normas de reacción dependerá de las correlaciones genotipo-ambiente, es decir, de la expresión de un mismo carácter en dos ambientes

distintos. Los modelos de Via y Lande (1985) demuestran que la correlación de la expresión fenotípica de un rasgo entre ambientes afecta la evolución del mismo. Correlaciones distintas de cero reducen la evolución fenotípica hacia los óptimos de cada ambiente, pero sólo las correlaciones de  $-1$  o  $+1$  impiden el alcance del fenotipo óptimo. Las correlaciones diferentes de cero de un carácter en dos ambientes dan lugar a interacciones genotipo-ambiente, y éstas han sido estimadas en un número importante de estudios en poblaciones naturales y malezas. Por ejemplo, han sido usadas para conocer si existen compromisos ("trade-offs") entre el desempeño de insectos herbívoros en dos diferentes ambientes (dos especies de plantas huésped; Via 1984). En términos de la domesticación, las correlaciones genotipo-ambiente deberían considerarse ya que podrían determinar de manera importante el éxito o no del proceso de selección humana. Por otra parte, en ausencia de varianza genética aditiva, útil a la selección, el conocimiento de las interacciones genotipo-ambiente podría constituir una alternativa para obtener los mejores resultados posibles, dentro de las limitaciones impuestas por la ausencia de varianza genética. Sin embargo, aún con presencia de varianza genética, es importante conocer qué condiciones ambientales favorecen la respuesta de ciertos genotipos.

Sin embargo, las correlaciones genotipo-ambiente no pueden ser calculadas de manera análoga a como se estiman las correlaciones entre dos rasgos en el mismo ambiente, ya que en este caso se hacen sobre

el mismo individuo, y no así las correlaciones genotipo-ambiente. Un método frecuentemente empleado es calcular la correlación entre promedios del mismo rasgo de familias (u otro grupo de parientes) expuestas a dos distintos ambientes (Via 1984). Una descripción completa de los métodos de estimación de las correlaciones genotipo-ambiente, así como el poder de las pruebas y confiabilidad de ellas puede consultarse en Windig (1997). En general, aunque incorrecta en principio, la estimación de correlaciones genotipo-ambiente usando promedios familiares son exactamente similares a las derivadas del análisis de varianza.

*Variabilidad genética y la genética de poblaciones.* Como se mencionó en párrafos anteriores, el estudio de los patrones de variación genética en poblaciones con diferente grado de manejo ha sido un enfoque ampliamente utilizado a partir de los años 80. Por lo tanto, es importante conocer los tipos de análisis de esta disciplina y la información que puede aportar a los estudios sobre domesticación en plantas.

A diferencia de la genética cuantitativa, que basa su análisis en el fenotipo, los análisis en genética de poblaciones se basan en el cálculo de las frecuencias alélicas y genotípicas de las poblaciones bajo estudio, para estimar posteriormente niveles de diversidad genética y grado de diferenciación entre las poblaciones de una especie. La genética de poblaciones nos ofrece la oportunidad de conocer qué fuerzas evolutivas, además de la selección humana, afectan la es-

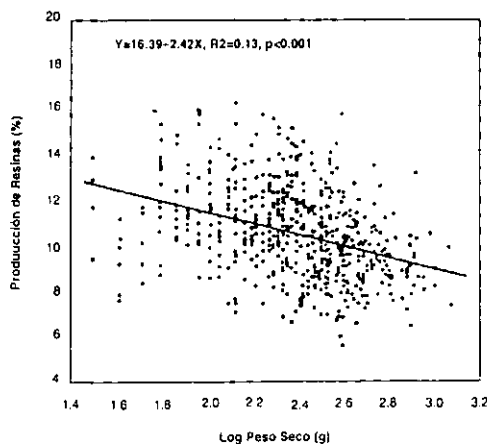


Figura 2. Regresión entre la producción de resina (porcentaje) y la biomasa seca de plantas de *Gundelia camporum* (Ver texto).



estructura genética de las poblaciones manejadas, en comparación con sus parientes silvestres. Comúnmente, la genética de poblaciones analiza los cambios en las frecuencias de los genes y los genotipos (i.e., microevolución) usando loci adaptativamente neutros, como los loci enzimáticos a través de electroforesis horizontal en geles (Pérez-Nasser y Piñero 1997), fragmentos polimórficos aleatorios de ADN (RAPDs), o electroforesis en geles de gradiente desnaturalizante (Strand *et al.* 1996, Otero *et al.* 1997). El análisis de la variación en una muestra adecuada de loci (usualmente de 10 a 30) y de organismos de una población (usualmente 30 o más), ofrece un panorama útil de la constitución genética de las poblaciones aun cuando dicha variación no esté relacionada con la adecuación (Lewontin 1974), o con los rasgos de interés para el hombre.

Algunos de los parámetros más importantes que se estiman en los estudios de genética de poblaciones, pueden ser usados en estudios de domesticación, ya que permiten, en primera instancia, estimar la variación genética presente en las poblaciones, y la diferenciación genética entre ellas. En segundo lugar, es posible inferir los efectos de diferentes procesos evolutivos (migración, selección, deriva génica y endogamia) que afectan la estructura genética de las especies. Aún cuando existen muchos estudios de genética de poblaciones en plantas cultivadas (Oli-

nishi, 1988; Koenig y Gepts, 1989) y en especies propuestas como posibles ancestros (Kercher y Conner, 1996), no existe homogeneidad respecto a los parámetros estimados, protocolos de muestreo, a diferencia de muchos estudios realizados con poblaciones naturales. Por ello, mucha de la información derivada de tales trabajos no es útil para la obtención de generalizaciones respecto a la cantidad de variación genética en plantas cultivadas (Hamrick y Godt 1997) o en proceso de domesticación, por lo que son necesarios más estudios de esta naturaleza diseñados apropiadamente (ver Bayerstock y Moritz 1996; Murphy *et al.* 1996). Pocos estudios, como los que a continuación se reseñan, han considerado las diferencias en el tipo de manejo de poblaciones de especies que se han utilizado con fines diferentes a los de grano. Estos estudios se tomaron como base para describir los parámetros relevantes a estimar en un análisis de genética de poblaciones y que, insistentemente, deben homogeneizarse en estudios futuros.

*Estimaciones genéticas.* A partir de los geles obtenidos con las diferentes enzimas utilizadas se obtienen las frecuencias genotípicas de cada población. A partir de las frecuencias genotípicas se calculan las frecuencias alélicas. Para analizar la variabilidad genética de las diferentes poblaciones se obtiene la proporción de loci polimórficos ( $P$ ) como:  $P = x/m$ , donde  $x$  es

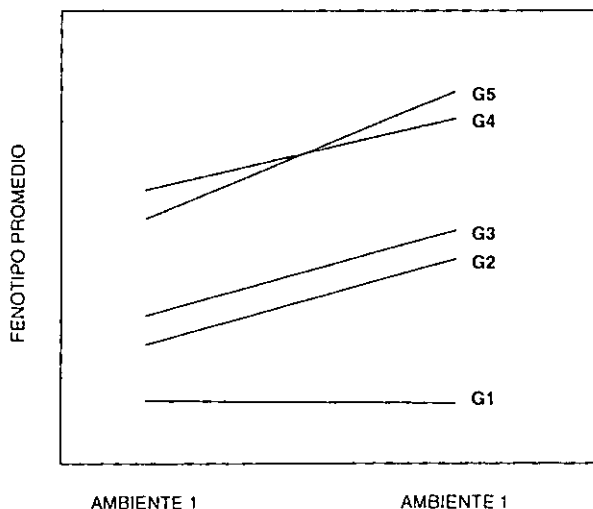


Figura 3. Normas de reacción para 5 genotipos que ocupan dos ambientes ( $A_1$  y  $A_2$ ). El único genotipo que no es plástico es el genotipo 1. Los genotipos 2 y 3 presentan respuesta plástica pero no interacción genotipo-ambiente; los genotipos 4 y 5 presentan interacción genotipo-ambiente.

el número de loci polimórficos y  $m$  es el número total de loci analizados. Generalmente se utiliza el criterio de polimorfismo del 99% (i.e., el alelo más común no excede la frecuencia de 0.99). Un valor de  $P=1$  indica que todos los loci tienen dos o más alelos. A partir de las frecuencias alélicas, se obtiene la heterocigosis promedio esperada ( $H$ ) como:

$$H = 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2$$

donde  $p_i$  es la frecuencia de los alelos del locus  $i$  hasta el  $n$ .  $H$  toma valores de 0 a 1 (Hedrick 1983). También es posible calcular el número de alelos promedio por locus como:

$$n_a = \sum_{i=1}^m \frac{n_i}{m}$$

donde  $n_i$  es el número de alelos observados en el locus  $i$ , y  $m$  es el número de loci bajo análisis.

**Estructura genética.** Los estadísticos que permiten entender cómo está repartida la variación genética de una especie en diferentes niveles jerárquicos (dentro y entre poblaciones, así como la variabilidad total), son los índices de fijación ( $F$ ) y los estadísticos  $F$  de Wright ( $F_s$ ,  $F_{st}$ , y  $F_{it}$ ) (Wright 1978). El índice de fijación mide el grado de endogamia en un locus cualquiera a través de comparar la heterocigosis observada respecto a la esperada en una población en equilibrio Hardy-Weinberg (i.e., no afectada por ninguna fuerza evolutiva). Este se define como

$$F = 1 - \frac{H}{2pq}$$

donde  $H$  es la heterocigosis observada en la población, y  $2pq$  es la proporción de heterocigotos esperada para cualquier par de alelos en el locus.  $F$  toma valores de -1 a +1, y los valores extremos indican un exceso y una deficiencia de heterocigotos, respectivamente. Valores de  $F = 0$  indican que la población se encuentra en equilibrio Hardy-Weinberg (Hedrick 1983).  $F_{st}$  mide el grado de endogamia total en la población (el conjunto de las poblaciones, que en términos de estos estadísticos pueden ser consideradas como subpoblaciones; Wright 1978).  $F_{it}$  mide la reducción en la heterocigosis individual promedio a nivel de toda la población (el conjunto de todas las subpoblaciones) en relación a una población en apareamiento al azar (Hardy-Weinberg) y con las mismas frecuencias génicas (alélicas).  $F_{it}$  es el coeficiente total de endogamia de un individuo, e incluye la con-

bución de apareamientos no aleatorios dentro de las subpoblaciones ( $F_{is}$ ), más una contribución debida a la subdivisión en sí misma,  $F_{it}$  (Hartl y Clark 1989). Si  $p_i$  es la frecuencia de un alelo en el locus  $i$  en la población total,

$$F_{it} = \frac{H_o - H_e}{H_e}$$

donde  $H_o$  es la heterocigosis individual promedio observada en la subpoblación, y

$$H_e = \frac{\sum_{i=1}^n p_i(1-p_i)}{n}$$

es la heterocigosis promedio esperada en una población de apareamiento aleatorio, donde la suma de todos los loci es  $n$ .  $F_{it}$  mide la reducción en la heterocigosis individual promedio debida a apareamientos no aleatorios dentro de la subpoblación (Hartl y Clark 1989) como:

$$F_{it} = \frac{H_o - H_e}{H_e}$$

donde  $H_e$  es la heterocigosis promedio esperada, para todos los loci, a nivel de subpoblación. Finalmente,  $F_{st}$  es una medida de diferenciación genética entre subpoblaciones, e implica una reducción en la heterocigosis de una subpoblación debido a deriva génica al azar (Hartl y Clark 1989); esta medida también es útil si el objetivo es inferir los patrones de flujo génico entre ellas:

$$F_{st} = 1 - \frac{H_s}{H_t}$$

$F_{st}$  y  $F_{it}$  toman valores de -1 a +1 y miden la desviación en las frecuencias genotípicas respecto a una población ideal con las mismas frecuencias génicas, a nivel de toda la población y a nivel de las subpoblación, respectivamente.

La significancia de los estadísticos  $F$  o sus equivalentes se puede obtener mediante el programa desarrollado por Weir (1990; véase también Álvarez-Buylla *et al.* 1996). Este programa usa las frecuencias alélicas de todos los loci, para estimar los coeficientes  $F$ , el error estándar de los estimados mediante la técnica de "jackknife" sobre todos los loci, y el intervalo de confianza de los estimados (al 95%) mediante la técnica de remuestreo denominada "Bootstrap".

El estadístico  $F_{it}$  es sumamente útil ya que permite estimar indirectamente el flujo génico (Slatkin

1994) mediante la expresión derivada por Wright (1951):

$$F_{st} = \frac{1}{4Nm + 1} \quad (13)$$

donde  $N$  es el tamaño de la población,  $m$  es la fracción de inmigrantes a  $N$ . A partir de  $F_{st}$  se puede estimar indirectamente el flujo génico entre las subpoblaciones que integran la población (Wright 1951) como:

$$Nm = \frac{1}{4} \left( \frac{1}{F_{st}} - 1 \right) \quad (14)$$

Valores de  $Nm \ll 1$  producen una fuerte diferenciación entre las subpoblaciones (i.e., deriva génica actuando independientemente en cada subpoblación; Slatkin 1994), mientras que si  $Nm > 1$ , las subpoblaciones se comportan como una sola población panmictica y el flujo génico restringe el efecto de la deriva génica (Kimura y Maruyama 1971, Hartl y Clark 1989, Slatkin 1994).

No existe forma de estimar  $m$  indirectamente de manera independiente (Slatkin 1994), por lo que la aproximación es estimar  $Nm$  a partir de  $F_{st}$ . Los estimadores promedio de  $Nm$  requieren, para ser confiables, ser insensibles a la acción de otras fuerzas evolutivas como la mutación y la selección natural. Crow y Aoki (1984) y Takahata y Nei (1984), han demostrado que  $G_{st}$  (el estimador de  $F_{st}$  para loci multialélicos) no depende ni de la tasa de mutación  $\mu$ , ni del número de alelos ( $k$ ). La expresión de  $G_{st}$  incluye sin embargo un factor que toma en cuenta el número de subpoblaciones en la población:

$$G_{st} = \frac{1}{4aNm + 1} \quad (15)$$

donde

$$a = \left( \frac{n}{n-1} \right)^2$$

y  $n$  el número de subpoblaciones; conforme el número de subpoblaciones se incrementa,  $G_{st}$  se aproxima a la  $F_{st}$  de Wright a una tasa de  $1/m$ , siempre que  $\mu \ll m$  (Crow y Aoki, 1984, Takahata y Nei 1984, Hartl y Clark 1989).

Recientemente Slatkin (1993) ha encontrado que  $F_{st}$  puede ser usado para obtener información sobre el aislamiento por distancia (*sensu* Wright 1946). Para ello, se estima la  $F_{st}$  entre pares de poblaciones separadas una distancia  $k$ , y obtiene un estimado de  $Nm$

de la ecuación (14). Dicho estimador se designa como  $\hat{M}$  (Slatkin 1993). Para el caso de flujo génico en una dimensión (v.gr., poblaciones distribuidas linealmente a lo largo de ríos, costas, orillas de caminos o cultivos como en el caso de muchas malezas),

$$\hat{M} = \frac{4Nm}{k} \quad (16)$$

mientras que para flujo génico en dos dimensiones (cada población intercambia genes con las poblaciones contiguas en cualquier dirección),

$$\hat{M} = \frac{4Nm}{\sqrt{k}} \quad (17)$$

Para poblaciones en equilibrio entre la deriva y la migración la relación:

$$\log(\hat{M}) = a + b \log(k) \quad (18)$$

predice una pendiente ( $b$ ) de  $-1$  y de  $-0.5$  para flujo génico en una y dos dimensiones, respectivamente (Slatkin 1993, 1994), lo cual indica que la diferenciación entre poblaciones será más marcada si sólo existe flujo génico en una dirección. Un ejemplo de la aplicación puede encontrarse en Núñez-Farfán *et al.* (1996).

Slatkin (1985) desarrolló otros métodos para estimar el flujo génico indirectamente. Uno de ellos conocido como el de los alelos exclusivos ("private alleles"), que son aquellos que se encuentran sólo en una población. La estimación de  $Nm$  requiere conocer la frecuencia promedio de los alelos exclusivos,  $\bar{p}(1)$ , y Slatkin (1985) encontró que existe una relación entre su frecuencia y  $Nm$ :

$$\ln \bar{p}(1) = \{(-0.505)(\ln Nm)\} - 2.44 \quad (19)$$

La lógica de este método de estimación es que si existe alto flujo génico entre las poblaciones cualquier alelo exclusivo de una población debería tener una frecuencia muy baja en la población en la que se encuentra. Si alcanza frecuencias intermedias o altas, entonces el flujo génico no es suficiente para reducir su frecuencia y homogeneizar las poblaciones. El uso de los alelos exclusivos podría ser de mucha utilidad para determinar la magnitud de intercambio y diferenciación genética entre las poblaciones de plantas bajo proceso de domesticación y sus parientes silvestres.

*Distancias y similitudes genéticas.* La estimación de las distancias y similitudes genéticas entre poblaciones es de utilidad para la obtención de fenogramas, que constituyan hipótesis de las relaciones genealógicas entre, por ejemplo, poblaciones bajo domesticación y poblaciones silvestres. Nei (1972) ha propuesto estimadores sin sesgo tanto de las similitudes como de las distancias genéticas. Los valores de similitud toman valores de 0, si no comparten alelos un par cualquiera de poblaciones, a 1 si ambas tienen las mismas frecuencias alélicas:

$$I = \frac{J_{xy}}{\sqrt{J_{xx} J_{yy}}}$$

donde  $J_{xy}$  es la probabilidad de que dos alelos tomados al azar de una población sean idénticos,  $J_{xx}$  y  $J_{yy}$  son las probabilidades de homocigosis en la población X y Y, respectivamente (Hartl y Clark 1989). La distancia genética toma valores de 0 si las poblaciones tienen frecuencias alélicas idénticas, hasta  $\infty$  si las poblaciones no comparten alelos, y se estima como:

$$D = -\ln I.$$

Para obtener las relaciones evolutivas entre las poblaciones se pueden aplicar técnicas numéricas (cluster analysis) usando los estimadores insesgados de la similitud en la frecuencia de los alelos de cada loci (Nei 1972), y obtener un fenograma, por ejemplo mediante el método de UPGMA (promedios aritméticos de par-grupo, no ponderados), el cual asume una tasa de evolución constante. Sin embargo, es probable que la tasa evolutiva entre loci enzimáticos no sea la misma, por lo que es posible obtener árboles filogenéticos de las poblaciones usando algoritmos que relajen esta condición, como el de Ficht-Margoliash (Swofford y Selander 1989).

A continuación se presentan dos ejemplos en los que se muestra el cálculo de estos estadísticos, los supuestos de los que parten y las hipótesis que los análisis permiten corroborar.

*Setaria viridis* (L.) Beauv. (Poaceae), es una gramínea de amplia distribución en las regiones templadas del mundo. Junto con otras especies arvenses y la especie domesticada *Setaria italica* (L.) Beauv., *S. viridis* es considerada una especie de importancia económica debido a su gran agresividad como maleza en los cultivos. El estudio de Wang *et al.* (1995) tuvo como objetivos: 1) analizar la diversidad genética en esta especie; 2) investigar patrones de diversidad genética a diferentes niveles y escalas geográficas (continentes, regiones, campos de cultivo); 3) entender las relaciones sistemáticas entre la especie malezoide y

la domesticada. A partir de semillas procedentes de 168 accesiones, correspondientes a 4 continentes y 13 países (la mayoría *S. viridis*, y sólo 4 fueron de *S. italica*) se realizó un análisis de isoenzimas. En 13 enzimas analizadas se obtuvieron 28 loci diferentes, y el porcentaje de loci polimórficos fue alto ( $P = 64.3\%$ ), sin embargo la diversidad genética estimada como la heterocigosis promedio observada fue baja ( $H = 0.07$ ) debido a que en la mayoría de los loci tuvo un alelo en frecuencia elevada y uno o dos alelos raros. Asimismo, el número promedio de alelos por loci ( $A$ ) fue de 1.86.

Para estimar el grado de diferenciación entre las poblaciones ( $G_{ST}$ ), la diversidad genética total ( $H_T$ ) se fraccionó en sus componentes dentro ( $H_D$ ) y entre poblaciones ( $D_{ST}$ ), de manera que  $G_{ST} = D_{ST}/H_T$ . Los resultados indican que existe una fuerte diferenciación entre poblaciones ( $G_{ST} = 0.65$ ) y similar a los valores observados para malezas ( $G_{ST} = 0.33-0.8$ ; Wang *et al.* 1995). Si usamos el valor de  $G_{ST}$  para estimar un estimado del flujo génico mediante la fórmula (14) obtenemos un valor de  $Nm = 0.134$  migrantes por generación. Como se mencionó antes, valores  $Nm$  menores de 1 producen una fuerte diferenciación entre poblaciones por deriva o selección. En este caso la diferenciación es, en parte, producto de la intervención humana.

Para establecer las posibles relaciones genéticas entre las accesiones de *S. italica* y de *S. viridis*, se encontró que ambas son muy similares genéticamente y sólo un alelo fue exclusivo de *S. italica*. Un análisis de componentes principales usando las frecuencias alélicas de los loci polimórficos no distingue a las dos especies de *Setaria*. Esta gran similitud genética, aunada a una gran similitud morfológica y la ocurrencia de hibridización, sugiere que *S. italica* es una forma domesticada de *S. viridis*.

El estudio de Escalante *et al.* (1994), usando electroforesis en geles de almidón, con poblaciones silvestres y cultivadas de *Phaseolus coccineus* (silvestre= spp. *formosus* y cultivada= spp. *coccineus*) y una población cultivada de *P. vulgaris*, permitió estimar los niveles de variación genética, frecuencias alélicas, cálculo de los coeficientes  $F$  de Wright, y tasas de entrecruzamiento. Los resultados indican que: 1) los niveles de variación dentro y entre las poblaciones de *P. coccineus* son similares, lo que indica que la domesticación no ha erosionado la variabilidad genética; 2) la variabilidad genética en *P. vulgaris*, estimada como la heterocigosis promedio es baja (0.016); 3) que la diferenciación genética es mayor entre las poblaciones cultivadas que en las silvestres de *P. coccineus*, lo cual se corresponde con las expectativas de la evolución bajo domesticación ( $F_{ST} = 0.21$  versus 0.07, respectivamente), y que

la endogamia es mayor también en las poblaciones cultivadas ( $F_{st} = 0.23$  versus  $0.28$ ); finalmente, las tasas de entrecruzamiento son intermedias y similares dentro de cada grupo (Escalante *et al.* 1994).

Estudios de genética de poblaciones se han realizado empleando otros marcadores en poblaciones silvestres y domesticadas de muchas especies de interés humano. Por ejemplo, el estudio realizado con el girasol (*Helianthus annuus*, Asteraceae) mediante la técnica de los RAPDs, mostró que las variedades cultivadas antiguas y las variedades americanas (de uso tradicional) formaron un grupo homogéneo genéticamente, mientras que los cultivares modernos no constituyen un grupo coherente (Arias y Riesberg 1995). Esta falta de coherencia se debe posiblemente a procesos de hibridación intra e interespecífica para la producción de las variedades modernas. Otro tipo de marcador para estimar el flujo genético entre poblaciones arvenses y cultivadas, ha sido empleado en *Cucurbita argyrosperma* Huber, *C. fraterna* L.H.Bailey y *C. moschata* Duch. Ex.Poir (Cucurbitaceae) (Wilson *et al.* 1994). En este estudio, con base en el uso del marcador del sabor del fruto (amargo o dulce, y controlado por loci dominantes) de poblaciones cultivadas y poblaciones silvestres, se ha sugerido que la presencia del sabor dulce en los individuos de *C. argyrosperma* se debe al intercambio genético con otra especie domesticada, *C. pepo*. Por otra parte, el análisis de electroforesis de isoenzimas mostró que no existe flujo genético entre *C. argyrosperma* con *C. fraterna* y *C. moschata*, pero sí lo hay entre *C. fraterna* y *C. moschata*.

## Discusión

La aplicación de la genética cuantitativa a los estudios de domesticación incipiente en plantas permitirá explicar el cambio observado en poblaciones de especies que están siendo sometidas a diferentes tipos de manejo (recolectada, tolerada, inducida) (Casas y Caballero, 1995), o bien creciendo en diferentes ambientes antropogénicos (vegetación secundaria, campos de cultivo, solares) o con diferente grado de manejo (silvestre, ruderal, arvense o domesticada). La variación intraespecífica puede ser evaluada en sus componentes ambiental y genético. Determinar si aquellos rasgos que son utilizados (hojas, tallos, flores) están siendo sometidos, o son susceptibles de ser sometidos a presiones de selección humana (si hay varianza aditiva). El análisis de los componentes de la variación fenotípica permite cuantificar la respuesta plástica de las poblaciones creciendo en diferentes agrohábitats, así como los patrones de evolución derivados de la selección natural y/o humana. El potencial de evolución bajo domesticación de los

rasgos utilizados por la gente (hojas, frutos, semillas, tubérculos) puede ser explorado a partir del cálculo de sus heredabilidades. Un carácter puede ser utilizado continuamente por la gente (las hojas de los quelites o los tubérculos de los camotes) pero si no es un carácter con variación genética en la población, no podrá ser sometido a selección artificial. Finalmente, las interacciones que ocurren entre los genotipos y el ambiente, permitirá establecer las mejores condiciones para que los genotipos respondan o se manifiesten de la mejor manera (incremento en tamaño, producción, color o sabor de determinado rasgo). El complementar el análisis de la variación morfológica con la genética de poblaciones permitirá cuantificar la variabilidad genética presente dentro de las especies y determinar los procesos evolutivos que están modificando o manteniendo la variabilidad genética dentro y entre las poblaciones. Una especie bajo domesticación incipiente, con muy poca variabilidad genética pero con alta plasticidad fenotípica (generalista), puede ser tan exitosa como aquella con gran diversidad genética pero con requerimientos ambientales muy específicos (especialistas). La incorporación simultánea de estos análisis al del proceso de domesticación incipiente en plantas permitirá establecer hipótesis evolutivas, predecir respuestas, y posiblemente explicar procesos de evolución pasada, en especies que conformaron la agricultura en mesoamérica.

## Conclusiones

Los estudios sobre domesticación realizados a la fecha han usado diferentes enfoques:

1] El enfoque comparativo, en donde se utiliza información morfológica y genética (sistemática molecular) entre las especies domesticadas y los supuestos parientes silvestres. Esta información se ha complementado con estudios citogenéticos y biogeográficos e incluso arqueológicos y etnohistóricos.

2] El enfoque morfológico, que se basa en el análisis infraespecífico de poblaciones de una misma especie o subespecie con diferente grado de manejo. Estos estudios parten de analizar características arquitectónicas, florales, de asignación de recursos y relacionar la variación fenotípica observada con posibles eventos de domesticación.

En el presente trabajo sugerimos que una mejor comprensión del proceso de domesticación puede obtenerse mediante:

1] La incorporación de la genética cuantitativa y de poblaciones para inferir las fuerzas evolutivas que

favorecen o limitan el poder de la selección humana, y

2] El análisis de los cambios fenotípicos y su base genética. El marco conceptual de ambas disciplinas permitirán abordar estas preguntas básicas de la domesticación e incluso usarlas para incrementar el poder de domesticación.

Aunque los fundamentos de la genética cuantitativa y de poblaciones han sido empleados de manera aislada en el estudio de la domesticación en plantas para describir los patrones, el énfasis del presente trabajo es sobre el análisis del proceso, y por ello proponemos la incorporación de ambas disciplinas. Como ha sido enfatizado por Doebley (1992) el análisis del cambio fenotípico inducido por la selección humana hace necesario el conocimiento de su base genética.

**Agradecimientos**

Agradecemos la revisión y sugerencias al manuscrito de Luis E. Eguarte Fruns, Juan E. Fornoni, Ken Oyama, Alejandro Casas y los revisores anónimos. R. Bye, L.E. Eguarte Fruns y D. Piñero nos facilitaron literatura útil al presente trabajo. J. Fornoni preparó algunas de las Figuras. Agradecemos el apoyo financiero brindado por el Programa Universitario de Alimentos (PUAL 030.97) durante 1996 y 1997.

**Literatura citada**

Allard R.W. 1988. Genetic changes associated with the evolution of adaptedness in cultivated plants and their wild progenitors. *The Journal of Heredity* 79:225-238.

Alvarez-Buylla E. R., Chaos A., Piñero D. y Garay A. A. 1996. Demographic genetics of a pioneer tropical tree species: patch dynamics, seed dispersal, and seed banks. *Evolution* 50:1155-1166.

Arias D.M. y Riesberg L.H. 1995. Genetic relationships among domesticated and wild sunflowers (*Helianthus annuus*, Asteraceae). *Economic Botany* 49:239-248.

Arnold S.J. 1992. Constrains on phenotypic evolution. *American Naturalist* 140:86-107.

Baverstock P.R. y Moritz C. 1996. Project design. En: Hillis D.M., Moritz C. y Mable B.K. Edrs. *Molecular Systematics*. Sinauer Ass., Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, 17-27.

Billington H.L., Mortimer A.M. y McNeilly T. 1988. Divergence and genetics structure in adjacent grass populations. I. Quantitative genetics. *Evolution* 42:1267-1277.

Bradshaw A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13:115-155.

Bretting P.K. 1982. Morphological differentiation of *Proboscidea*

*parviflora* ssp. *parviflora* (Martyaceae) under domestication. *American Journal of Botany* 69:1531-1537.

Bretting P.K. 1986. Changes in fruit shape in *Proboscidea parviflora* ssp. *parviflora* (Martyaceae) with domestication. *Economic Botany* 40:170-176.

Bye R. 1993. The role of humans in the diversification of plants in Mexico. En: Ramamoorthy T.P., Bye R, Lot A. y Fa J. Edrs. *Biological diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Plenum Press, Nueva York, 707-731.

Candolle A., de. 1886. *Origin of cultivated plants*. (Reprint of second edition, English translation). Hafner, New York. 468 pp.

Casas F.A. y Caballero J. 1995. Domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Ciencias* 40:36-55.

Casas F.A. y Caballero J. 1996. Traditional management and morphological variation in *Leucaena esculenta* (Fabaceae: Mimosoideae) in the mixtec region of Guerrero, Mexico. *Economic Botany* 50:167-181.

Colunga-García, P., Estrada-Loera, E. y May-Pat, F. 1996. Patterns of morphological variations, diversity, and domestication of wild and cultivated populations of *Agave* in Yucatan, Mexico. *American Journal of Botany* 83:1069-1082.

Crow J.F. y Aoki K. 1984. Group selection for a polygenic behavioral trait: estimating the degree of population subdivision. *Proceedings of the Natural Academy of Science* 81:6073-077.

Darwin C. R. 1859. *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London.

De Jong G. y Stearns S.C. 1991. Phenotypic plasticity and the expression of genetic variation. En: Dudley E. C. Edr. *The Unity of Evolutionary Biology*. Vol. II, Dioscorides Press, Oregon, 707-717.

Doebley J. 1992. Molecular Systematics and crop evolution. En: Solris, P.; D.E. Soltis y J.J. Doyle (eds.). *Molecular Systematics of Plants*. Chapman and Hall, New York. 202-222.

Escalante A.M., Coello G., Eguarte L.E. y Piñero D. 1994. Genetic structure and mating systems in wild and cultivated populations of *Phaseolus coccineus* and *P. vulgaris* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 81:1096-1103.

Falconer D.S. 1981. *Introduction to quantitative genetics*. 2<sup>nd</sup>. Ed., Longman, London.

Fisher R. A. 1958. *The genetical theory of natural selection*. 2<sup>nd</sup>. Ed., Dover, New York.

Flannery K.V. 1985. Los orígenes de la agricultura en México: las teorías y la evidencia. En: Rojas T. y Sanders W. T. Edrs. *Historia de la agricultura. Época prehispánica siglo XVI*. INAH, México, 237-266.

Gepts P. 1993. The use of molecular markers in crop evolution studies. En: M.K. Hecht et al. *Evolutionary Biology*. Plenum Press, New York.

- Grun P. 1990. The evolution of cultivated potatoes. *Economic Botany* 44 (supplement):39-55.
- Hamrick J.L. y Godt M.J.W. 1997. Allozyme diversity in cultivated crops. *Crop Science* (37):26-30.
- Hartl D.L. y Clark A.G. 1989. *Principles of Population genetics*. 2<sup>nd</sup> ed. Sinauer Ass. Inc. Publ. Sunderland, Massachusetts.
- Hanelt P. 1986. Pathways of domestication with regard to crop types (grain, legumes, vegetables). En: Bariggozi C. Edr. *The origin and domestication of cultivated plants*. Development in agricultural and managed-forest ecology. 16. Elsevier Science Publ., 179-199.
- Harris D.R. 1977. Alternative pathway toward agriculture. En: Reed C. A. Edr. *Origins of agriculture*. Mouton, The Hague, Netherlands. 135-177.
- Hedrick P. W. 1983. *Genetics of Populations*. Science Books International, Boston, Massachusetts.
- Heiser Ch.B. 1988. Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Euphytica* 37:77-81.
- Hilu K.W. 1993. Polyploidy and the evolution of domesticated plants. *American Journal of Botany* 80:1494-1499.
- Jain S.K. y Marshall D.R. 1967. Population studies in predominantly inbreeding species. X. Variation in natural populations of *Avena fatua* y *Avena barbata*. *American Naturalist* 101:19-33.
- Jones A., Schalk J.M. y Dukes P.D. 1979. Heritability Estimates for resistances in sweet potato to soil insects. *Journal of American Society of Horticultural Sciences* 104:424-426.
- Kercher S. y Conner J.K. 1996. Patterns of genetic variability within and among populations of wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* 83 (11):1416-1421.
- Kimura M. y Maruyama T. 1971. Patterns of neutral polymorphism in a geographically structured population. *Genetic Research* 18:125 - 131.
- Koening R. y Gepts P. 1989. Segregation and Linkage of genes for seed proteins, isozymes and morphological traits in common bean (*Phaseolus vulgaris*). *The Journal of Heredity* 80:455-459.
- Lande R. y Arnold S.J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37:1210-1226.
- Lewontin R. C. 1974. *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia University Press, New York.
- McLaughlin, S.P. 1986. Heritabilities of traits determining resin yield in gumweed. *The Journal of Heredity* 77:368-370.
- Menzel M.Y., Goetz S.G. y Adamson W.C. 1983. Some pieces of the African genome puzzle in *Hibiscus* section *Furcaria* (Malvaceae). *American Journal of Botany* 70:285-297.
- Murphy R.W., Sites J.W. Jr., Butl D.G. y Haufler C.H. 1996. Proteins: isozyme electrophoresis. En: Hillis D.M., Moritz C. y Mable B.K. Edrs. *Molecular Systematics*. 2<sup>nd</sup>. Edition. Sinauer Ass., Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, 51-120.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist* 106:283 - 292.
- Núñez-Farfán J. 1993. Selección natural en el campo: revisión de la evidencia reciente. En: Núñez-Farfán J. y Cordero C. Edrs. *Tópicos de Biología Evolutiva. Diversidad y Adaptación*. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, 19-59.
- Núñez-Farfán J. y Dirzo R. 1994. Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. in central Mexico: Natural selection of resistance to herbivorous insects. *Evolution* 48:423-436.
- Núñez-Farfán J., Domínguez C.A., Dirzo R. y Eguiarte L. E. 1996. *Estudio genético de las poblaciones de Rhizophora mangle en México*. Comisión Nacional para el Uso de la biodiversidad (CONABIO B 214), México.
- Ohnishi O. 1988. Populations genetics of cultivated common buckwheat, *Fagopyrum esculentum* Moench. VII. Allozyme variability in Japan, Korea and China. *Japan Journal of Genetics* 63:507-522.
- Otero Arnaiz, A., de la Cruz M., y Oyama K. 1997. El uso de los RAPDs como marcadores moleculares en plantas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 60:85-117.
- Pérez Nasser N. y Piñero D. 1997. Isoenzimas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 60:77-84.
- Piñero D. y Eguiarte L.E. 1988. The origin and biosystematic status of *Phaseolus coccineus* ssp. *polyanthus*: electrophoretic evidence. *Euphytica* 37:199-203.
- Riesberg L.H. y Seiler G.J. 1990. Molecular evidence and the origin and development of the domesticated sunflower (*Helianthus annuus*, Asteraceae). *Economic Botany* 44 (3 supplement):79-91.
- Rindos D. 1984. *The origins of agriculture. An evolutionary perspective*. Academic Press, Inc. New York. 325 pp.
- Schwanz F. 1966. *The origin of cultivated plants*. Harvard Univ. Press. Cambridge, MA.
- Slatkin M. 1985. Rare alleles as indicators of geneflow. *Evolution* 39:41-52.
- Slatkin M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* 47:264-279.
- Slatkin M. 1994. Gene flow and population structure. En: Real L. Edr. *Ecological genetics*. Princeton University press, New Jersey, 3-17.
- Smith C.E. 1988. Evidencia arqueológica actual sobre los inicios de la agricultura en América. En: Manzanilla L. Edr. *Coloquio V. Gordon Childe. Estudios sobre las revoluciones neolítica y urbana*. Instituto de Investigaciones Antropológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 91-112.
- Strand A. E., Milligan B. E., y Pruitt C. M. 1996. Are populations islands? Analysis of chloroplast DNA variation in Aquilegia. *Evolution* 50:1822-1829.
- Swofford D. L. y Selander S. H. 1989. *Biosys-1: a computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and systematics*. Release 1.7. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.

- Takahata N. y Nei M. 1984. Fst and Gst statistics in the infinite island model. *Genetics* **107**:501-504.
- Van Raamsdonk L.W.D. 1993. Wild and cultivated plants: the parallelism between evolution and domestication. *Evolutionary Trends in Plants* **7**:73-84.
- Vázquez R.M. del C. 1991. *Tendencias en el proceso de domesticación del papaloquelite* (*Porophyllum ruderale* (Jacq.) Cass. subsp. *macrocephallum* (DC.) R.R. Johnson. *Asteraceae*). Tesis de Maestría en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 153 pp.
- Via S. 1984. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. II. Genetic correlations in larval performance within and among host plants. *Evolution* **38**:896-905.
- Via S. y Lande R. 1985. Genotype-environment interactions and its evolutionary significance. *Evolution* **39**:47: 1009-1031.
- Wang R.L., Wendel J.F., Dekker J.H. 1995. Weedy adaptation in *Setaria* spp. I. Isozyme analysis of genetic diversity and population genetic structure in *Setaria viridis*. *American Journal of Botany* **82**:308-317.
- Weir B. S. 1990. *Genetical analysis*. Sinauer Ass., Sunderland, Massachusetts
- Wilkes G. 1995. The Ethnobotany of artificial selection in seed plant domestication. En: Schultes R.E. y Von Reis, S. *Ethnobotany. Evolution of a discipline*. Dioscorides Press. Portland, Oregon, 203-208.
- Wilson F.D. y Menzel M.Y. 1964. Kenaf (*Hibiscus cannabinus*), Roselle (*Hibiscus sabdariffa*). *Economic Botany* **18**:80-91.
- Wilson F.D. y Menzel M.Y. 1967. Interspecific hybrids between Kenaf (*Hibiscus cannabinus*) and Roselle (*Hibiscus sabdariffa*). *Euphytica* **16**:33-44.
- Wilson H.D. 1990. Quinoa and Relatives (*Chenopodium* sect. *Chenopodium* sbssect. *Cellulata*). *Economic Botany* **44** (3 suppl):92-110.
- Wilson H.D., Lira R. y Rodríguez I. 1994. Crop/weed gene flow: *Cucurbita argyrosperma* Huber and *C. fraterna* L.H. Bailey (Cucurbitaceae). *Economic Botany* **48**:293-300.
- Windig J. J. 1997. The calculation and significance testing of genetic correlations across environments. *Journal of Evolutionary Biology* **10**:853-874.
- Wright S. 1946. Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics* **31**:39-59.
- Wright S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* **15**:97-159.
- Wright S. 1978. *Evolution and genetics of populations*. Vol. 2. Chicago University Press, Chicago.



**APÉNDICE 1.** (A) Valores promedio en porcentaje de daño producido a los tubérculos por escarabajos, tanto en los progenitores como en la progenie de 22 líneas de *Ipomoea batatas* (Convolvulaceae). (B) Regresión entre progenitor-progenie para dos tipos de herbívoros, para obtener la heredabilidad y las correlaciones genéticas entre los dos tipos de daño producidos por ellos. (C) Experimento de selección artificial en el cual se seleccionaron a las líneas parentales con 40 % o menos del daño para *Diabrotica-Systema* (en negritas en El Cuadro A), y del 19% o menos de daño para el caso de *Chaetocnema confinis* (también en negritas en El Cuadro A). Se calculó el diferencial de selección (S), la respuesta a la selección esperada (R) y observada (Robs.), y la intensidad de la selección,  $i$  (D).

#### A. porcentaje de tubérculos dañados por escarabajos

Línea Parental	<i>Diabrotica-Systema</i>		<i>Chaetocnema confinis</i>	
	Progenitores	Progenie	Progenitores	Progenie
w-2	68	38.7	25	19.9
w-3	63.3	31.2	2	10.9
w-4	41.3	3.3	20	11.5
w-8	14	23.2	2.3	6.9
w-9	16	30.3	0	9
w-11	31.3	19.4	5	5.3
w-12	84.3	37.3	9.3	10.1
w-13	40	21.5	18.7	8.8
w-15	37.3	30.1	36.3	15.3
w-23	36.3	25.1	13.7	10.9
w-33	38.7	21.3	6.3	10.8
w-36	81	47	56.7	18.2
w-39	49.3	26.7	3	8.5
w-41	44.3	34.8	28.7	11.3
w-42	46	36.6	34	20
w-43	10.3	22.3	0	6.5
w-45	77	23.6	21	8.5
w-48	65	35.4	8.3	9.5
w-50	65.7	31.6	59	16.8
w-51	89.7	40.3	40	23.4
w-52	41.7	16.7	18.3	6.7
w-178	64	37.8	63.3	18.4
Promedio	50.20	30.17	21.40	12.14
Varianza	489.00	59.62	368.06	25.30
Desv. Estándar	22.11	7.72	19.18	5.03

#### B. Regresión

	<i>Diabrotica-Systema</i>	<i>Chaetocnema confinis</i>
Intercepto $\pm$ E.E.	18.879 $\pm$ 6.192	7.818 $\pm$ 3.359
Pendiente ( $b$ )	0.225 $\pm$ 0.060	0.202 $\pm$ 0.037
R <sup>2</sup>	0.415	0.595
N	22	22
G.L.	20	20

C.	Heredabilidades		Correlaciones Genéticas ( $r_g$ )	
	$h^2$	E.E.	Entre caracteres	
			I	II
I. porcentaje Daño por <i>Diabrotica-Systema</i>	0.45	0.12	1.00	0.518** (En los progenitores)
II. porcentaje Daño por <i>Chaetocnema confinis</i>	0.40	0.07	0.775**	1.00 (En las progenies)

Nota: la  $h^2$  en la regresión progenitor-progenie es igual a  $2b$  (Véase Cuadro 1)

D. Respuesta a la selección

	<i>Diabrotica-Systema</i>	<i>Chaetocnema confinis</i>
$\bar{X}$ padres selecc.	27.987	7.241
$\bar{X}$ hijos selecc.	24.15	8.658
S	-22.22	-14.16
$R = Sh^2$	-10.00	-5.67
R observada	-26.05	-12.74
$i = S/s_p$	-1.00	-2.82

---

**CAPÍTULO II**  
**(manuscrito en revisión)**

**ETHNOBOTANY OF *Anoda cristata* (L.) SCHL. (MALVACEAE) IN CENTRAL MEXICO: USES, MANAGEMENT AND POPULATION DIFFERENTIATION IN THE COMMUNITY OF SANTIAGO MAMALHUAZUCA, OZUMBA, STATE OF MEXICO.**

*Beatriz Rendón<sup>1</sup>, Robert Bye<sup>2</sup> and Juan Núñez-Farfán<sup>1</sup>*

**(Remitido para su revisión a *Economic Botany*)**

<sup>1</sup>Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-275, México 04510, D. F., México  
Tel. (+52 5) 622-9005; Fax (+52 5) 622-8995 and 616-1976

<sup>2</sup>Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.  
Apartado Postal 70-275, México 04510, D. F., México  
Tel. (52 5)6229046

<sup>2</sup> *Corresponding author*; E-mail: rbye@mail.ibiologia.unam.mx

**Rendón, Beatriz; Juan Núñez-Farfán** (*Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-275, México 04510, D. F., México*), and **Robert Bye** (*Jardín Botánico, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-275, México 04510, D. F., México*). ETHNOBOTANY OF *ANODA CRISTATA* (MALVACEAE) IN CENTRAL MEXICO: USES, MANAGEMENT AND POPULATION DIFFERENTIATION IN THE COMMUNITY OF SANTIAGO MAMALHUAZUCA, OZUMBA, STATE OF MEXICO. *Anoda cristata* is a common weed used for food and medicine in central Mexico where the annual herbs grow among field crops during the rainy seasons. People prefer robust, tender herbs from the agricultural fields because these plants “develop better”. Hence, the plants are tolerated within the conventional agricultural activities and benefit indirectly from the improvements in the agrohabitat. The people do not select conscientiously for individuals with specific morphological characteristics but rather they select for plants at the level of the habitat. This step may precede that of direct management of individual plants. It is possible that these differences in the level of interaction between humans and plants (i.e., within the ruderal and agrestal habitats) may promote morphological and genetic differences over time.

ETNOBOTÁNICA DE *ANODA CRISTATA* (MALVACEAE) EN MÉXICO. USOS, MANEJO Y DIFERENCIACIÓN POBLACIONAL EN LA COMUNIDAD DE SANTIAGO MAMLUAZUCA, OZUMBA, ESTADO DE MÉXICO. *Anoda cristata es una maleza muy común utilizada como medicina y alimento en el centro de México durante la época de lluvias. La gente prefiere las plantas robustas y tiernas que crecen en los campos de cultivo porque se "desarrollan mejor". Ahí, las plantas son toleradas dentro de las prácticas agrícolas tradicionales y se benefician indirectamente de las alteraciones que se hacen al agrohabitat. La gente no selecciona conscientemente individuos con características morfológicas específicas, sino que seleccionan a las plantas a nivel del habitat. Este paso puede ser previo al manejo directo de individuos particulares. Es posible que estas diferencias en el nivel de interacción entre los hombres y las plantas (entre el habitat ruderal y arvense) puede promover diferencias morfológicas y genéticas a través del tiempo.*

*Key words: Anoda cristata; edible green; Mexico; agricultural activities; morphological differentiation.*

*Anoda cristata* (L.) Schlecht. exhibits a wide morphological variation in its growth habit (e.g. decumbent to erect) and leaf form (e.g. ovate, hastate, or lobulate with variable margins) (Fryxell 1988). Previous analysis of development and growth of four accessions from four sites in North America with different geographic and climatic conditions demonstrated the patterns of variation in this taxon (Vangessel et al. 1998). In Mexico this species is highly variable also. Based upon herbarium specimens, *A. cristata* is known to grow in different environments in almost all states of Mexico where it ranges in altitude from 0 (Tabasco) to 2650. (Hidalgo y Estado de México). It is associated with different types of vegetation such as pine-oak forests, tropical (deciduous and subdeciduous) forests and xeric vegetation. As a ruderal, it is found mainly along roadsides. Also, it grows as an agrestal with different crops (*Zea mays* L., *Capsicum annuum* L., *Physalis philadelphica* L., *Medicago sativa* L.). In fact, *A. cristata* is most common in México, although it is known to occur naturally from United States to Bolivia, Argentina and Chile (Fryxell 1988; Vangessel and Westra 1997; Vangessel et al. 1998), and to be an exotic weed in other parts of the world such as Australia (Mitchell 1982).

Previous ethnobotanical studies indicate that its most important use is that as food. In this case, young, tender leaves and buds are consumed as “quelites” and can be eaten alone or combined with squash, beans or corn (Bye 1981 and 1982; Casas et al. 1994; Vázquez 1986). Its medicinal use is less important; the entire plant, including flowers, is infused with other plants to produce a tea which is drunk to treat stomach inflammation, fever, cough and wounds or a hair-rinse to reduce balding (Alcorn 1984; Casas et al. 1994; Castro 1988; Gómez and Chen de la Cruz 1985; Martínez et al. 1995). In addition, the above ground plant is used occasionally as fodder.

Frequent utilization of *A. cristata* by humans is found principally in the central and south regions of Mexico, mainly the states of Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Chiapas, San Luis Potosí, Puebla and State of Mexico, but it is also reported in Chihuahua (Bye 1982). Accordingly, many local names have been applied to this species (Table 1).

Table 1 here”

The purpose of this paper is: 1) to describe the interaction between the inhabitants of the indigenous community of Santiago Mamalhuazuca, State of México, and *A. cristata*, including aspects of its use, harvest and commercialization; and 2) to describe the differences between ruderal and agrestal populations based upon morphological and reproductive characters.

## METHODS

Specimens in herbaria (MEXU, ENCB, FCME) were studied in order to obtain information about geographic localities, patterns of morphological variation and ethnobotanical data. A review of ethnobotanical literature provided information on localities, ethnic groups, and characteristics of utilization.

The community of Santiago Mamalhuazuca, county of Ozumba, State of Mexico, was selected based upon the above information as well as field experience of the authors (B.R. and R.B.) along with socioeconomic and historical literature.

Using data from unstructured interviews with residents and field observations, two local populations of *A. cristata* were detected: a) ruderal populations which grow along roads, near abandoned crop fields or in the vicinity of modified natural vegetation, and b) agrestal



populations which grow in various agrohabitats, such as orchards, maize, tomato and medicinal plant fields (Table 2).

able 2 here”

Individuals from each population were selected and measured for the following morphological characters: height (cm), number of branches, cover (area based upon two measurements of diameter) ( $N= 69$  to  $71$  individuals from ruderal populations and  $104$  to  $107$  individuals from agrestal populations). Reproductive characters included the number of immature and mature fruits ( $N= 34$  individuals from ruderal populations and  $100$  individuals from agrestal populations). Variables were transformed and analyzed. Means and standard errors were obtained for each measured character and One-way ANOVA was applied to all variables only at population level (JMP 3.1 1995).

Structured interviews (Martin 1995) were applied to 31 persons (26 women and 5 men) of Santiago Mamalhuazuca and other communities belonging to the county of Ozumba (which represent 0.17% of the total population of this county and 2% of the community of Santiago Mamalhuazuca). Each interview consisted on 24 questions, which included five about each family's socioeconomic condition and the remainder about their knowledge, level of interaction with *A. cristata*, agricultural practices applied to this herb, uses of the plant and level of use (home consumption, local commercialization, etc.).

Nutritional value of *A. cristata* was analyzed using conventional techniques for humidity, crude protein, crude fiber, ash and free nitrogenous compounds. Two samples of 500 g each of fresh aerial portion were submitted to Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Results were compared with taxa of some edible vegetables consumed in the Ozumba region and reported in the literature.

## RESULTS

### STUDY AREA

Ozumba is located in the Neotransvolcanic Belt (18° 58' 00" N – 98° 46' 30" W, 2,300 m.a.s.l.) between the Popocatepetl Volcano and Chichinautzin Volcano (Gobierno del Estado de México 1988; Martínez 1988) (Figure 1). In the north and central parts of the county of Ozumba the mean monthly temperature ranges from 12°C to 18°C, while the southern section is warmer with temperature varying from 18°C to 22°C. The mean annual precipitation is 700 mm.

Figure 1 here”

Ozumba county has a population of 18,056 inhabitants (48.5% male, 51.5% female). Most of the people are “mestizos”. A few older people speak “nahuatl” or “mexicano” and, in few cases, teach this language to their relatives.

Agriculture is the most important productive sector which includes almost 30% of the economically active people. Land use also reflects the importance of agriculture in this county. Of the county’s 4,802 ha , 67.23% has been modified by agriculture. The remaining 32.77% is allocated to forests, urban zone and industrial uses or has been eroded.

Ozumba was settled in prehispanic times and, during the 15<sup>th</sup> and 16<sup>th</sup> centuries, was an important social, political, and economic center (Vera 1997). In accordance with Spanish policies, soon after of the Spanish Conquest of Mexico during the mid 16th century many isolated settlements were concentrated in a few sites. Among these congregations Santiago Mamalhuazuca and Ozumba were established (Acuña 1985; Jalpa 1997). Later, in 17<sup>th</sup> century, Chimalhuacan Chalco was formed and has remained to this day as an

important town with agricultural production, while Santiago Mamalhuazuca was subordinated to Ozumba. The traditional market plays a remarkable role within the region as well as in adjacent areas in the states of Morelos, Puebla and Federal District.

Santiago Mamalhuazuca is an important agricultural community. Its current population of 1426 inhabitants (7.9% % of the total population of Ozumba) is divided among 698 of men (48.9%) and 728 women (51.1%) (INEGI 1990).

Local products are sold in the Ozumba "tianguis", which is a periodic market of prehispanic origin and functions on Tuesdays and Fridays (Gobierno del Estado de México 1988; Martínez 1988). Various products are sold in this "tianguis" as well as exchanged for other items through "trueque", a traditional barter system. Maize, beans, chilies, medicinal plants and many other products are available, including such "quelites" as *A. cristata*.

## USES

### *Food use*

*Anoda cristata* is commonly known as "violeta" (93.55% of the interviewers); other names used are "alache" (45.16%), "amapola" (3.22%), and "xihuitl" (3.22%). This species is usually consumed during the rainy season, from August to November. All interviewees reported eating the tender leaves of *A. cristata* alone or mixed with other plants.

The leafy branches are harvested when the rainy season begins by cutting the plants near the base of the stem. Individual young plants with large, tender and glabrous leaves are preferred over mature branching plants. Older individuals can be harvested with large

leaves, young leaves, buds, flowers and immature fruits. When the plant develops fruits and the leaves change color or develop a coarse texture, it is considered unpalatable by 58.1% of the interviewees.

All the people of Santiago Mamalhuazuca prepare “violeta” as follows: fresh leaves and buds are separated from the branches, washed with clean water, and placed in a pot with water and “tequesquite blanco”(a natural carbonate). This mixture is boiled and stirred continuously until the leaves soften and the water becomes a slightly slimy. Then, salt is added according to one's preference. When ready, it is mixed and eaten with mushrooms, squash, beans or meat or consumed separately. It may be spiced with lemon juice and chili pepper.

#### *Nutritional value*

Food analysis (Table 3) of *A. cristata* indicates that it has high protein content that is greater than “cebollinas” (*Allium cepa* L.), “espinaca” (*Spinacia oleracea* L.), “lengua de vaca” (*Rumex crispus* L.) and “verdolaga” (*Portulaca oleracea* L.), and less than “haba” (*Vicia faba* L.), “malva” (*Malva parviflora* L.) and “cenizo” (*Chenopodium berlandieri* Moq.) (Bourges et al. 1996: 93-120). Also, it has a high content of polysaccharides, which make this species a very important source of energy. Chemical analysis did not include other substances related with slimy characteristics.

le 3 here”

#### *Medicinal use*

Less than half of the interviewees (41.9%) used *A. cristata* for medicinal purposes. The most frequent medicinal use (53.85%) was as a cough remedy. The flowers of “violeta”

were mixed with “gordolobo” (*Gnaphalium* sp.), “bugambilia” (*Bougainvillea* sp.), “tejocote” (*Crataegus pubescens* (HBK.) Standl.) and “cinnamom” (*Cinnamomum* sp.) to prepare an infusion which was sweetened with honey. Fewer people (23.1%) used the plant for kidney problems (based upon the “fresh” nature of the plant). It was also drunk in cases of stomach aches and liver problems associated to hepatitis.

### CULTURAL ACTIVITIES

As a weed, this plant is not promoted intentionally by people in the agrohabitats. The seeds from the dry schizocarps disperse naturally after the rainy season. People do not select or keep the seeds for sowing in the next season. Subsequent plants emerge after the initiation of the rainy season. Later, during the weeding practice, people spare plants that are robust and have good leaves. Even though some insect pests cause problems (according to 45.16% of the interviewees), they do not apply any pesticides because insects or fungi do not cause serious damage to the plants.

People identify places where the plants grow better. These sites usually have rich organic, moist soils and are associated with cultivated fields of maize, bean, tomato and medicinal plants or within orchards. In these agrohabitats, “violeta” plants receive indirectly the benefits of fertilization and irrigation given to the main crop. Plants cut during the weeding resprout easily. Thus, one plant may be pruned more than once during the growing season. Less robust plants with smaller leaves are not preferred by the people and are left for cows and other livestock to eat.

## COMMERCIALIZATION

The commercialization of "violeta" occurs during the rainy season. Half of the interviewees (51.6%) sold the plants in the market. The "manojos" of "violeta" gathered in the field were sold at the regional market of Ozumba (31.25%), where local people and those from nearby communities purchase their greens. A high proportion of the gatherers (68.75%) occasionally go to other markets in neighboring states (Morelos, Federal District and Puebla) to sell this "quelite". There is a great demand for these plants as food and medicine. A "manejo" (500 to 700 gm of fresh weight) of "violeta" sold for an equivalent of 20 US cents in the Ozumba market. This "quelite" is less expensive than such leafy vegetables as "verdolaga" (*Portulacca oleracea*) and "quiltonil" (*Amaranthus berlandieri*) which normally sell for an equivalent of 50 and 40 US cents, respectively per 500 gm of fresh weight.

## LEVELS OF MANAGEMENT

At least two kinds of plant populations can be distinguished in Santiago Mamalhuazuca (Table 4): 1) ruderal populations which grow along roads in disturbed areas, and 2) agrestal populations found in different agrohabitats (cultivated fields and orchards). As a consequence, differences occur in their life histories, especially the vegetative development, which suggest that these populations may respond differently to selection pressures, both natural and artificial.

ble 4 here"

In the life history of a ruderal population (Figure 2a), the vegetative phase of "violeta" is subject to two kinds of pressures: 1) biotic pressures, because some of the individuals

growing in ruderal places can be grazed by animals, and 2) abiotic pressures from microenvironmental factors (e.g., light, moisture, soil). These pressures differ in the case of the life history of an agrestal population (Figure 2b). First, humans influence both the vegetative and the reproductive plant stages by gathering young stems and, consequently, stimulating new branches and, therefore, more leaves. Second, environmental effects allow the plants to grow in a more predictable microenvironment. The differences between these two habitats in terms of environmental conditions and levels of human interaction can affect vegetative and reproductive characters and, consequently, promote phenotypic or genetic variation of both populations.

Figure 2 here”

A preliminary comparison of individuals growing in their respective habitats is shown in Table 4. Height, plant cover, number of mature fruits and number of branches are significantly higher in the agrestal population than in the ruderal population. Nevertheless, branches/height ratio and mature fruits/branches ratio in the two populations were not significantly different.

In general, higher values for these characters in agrestal populations is expected because of more favorable conditions for growth (Table 2). There is less competition with other species, sufficient water supply, fertile soil and adequate light. The lack of differences in architectural proportions suggests that these plant parts grow isometrically.

## DISCUSSION

*Anoda cristata* is an important edible green of indigenous people of Santiago Mamalhuazuca, State of Mexico. It is less important as a medicinal plant. People tolerate

“violeta” in various agrohabitats. These different levels of interaction (agrestal vs. ruderal) with people can promote a differential response within populations due to different selection pressures.

In Santiago Mamalhuazuca, both ruderal and agrestal populations of *A. cristata* exist given the different microenvironmental conditions. Two distinct patterns of morphological variation in vegetative and reproductive characters were observed in the two populations and suggest that a morphological differentiation has occurred. This morphological differentiation can have an impact in the evolution of this species under domestication, because genetically controlled characters which are preferred by people can be selected and populations diverge genetically.

Based upon the interviews in Santiago Mamalhuazuca the following generalizations can be made about the importance of *A. cristata* in this community : *Anoda cristata* is a complement to the people's diet during the rainy season. Level of management is minimal and consists of conventional agricultural activities that benefit indirectly the plants growing in the agrohabitats. Hence in this indigenous community, this species is tolerated (Bye 1993). People do not select conscientiously for individuals with specific morphological characteristics (e.g., bigger leaves, more glabrous leaves) or through gathering a specific portion of the population and saving the seeds of selected plants with desirable characteristics (as is done in other crops such as maize, bean, squash). Selection occurs at the level of the habitat, a step prior to the direct management of individuals (Rindos1984).

People preferred those plants growing in “good” places (agrestal habitats with moisture retention, fertilized soil and less weediness) because plants “developed better”. In this



case, environmentally induced morphological variation (phenotypic plasticity) is an important component in the domestication process.

These differences in the level of interaction between humans and plants, as well as the artificial environments they create, may promote morphological and genetic divergence over time. In Santiago Mamalhuazuca the ruderal and agrestal populations of *A. cristata* differed in four of seven morphological characters. It is important to understand the genetic bases of these morphological differences in order to evaluate the role of environment and human selection in process of domestication. These aspects will be analyzed in future studies.

#### ACKNOWLEDGEMENTS

We thank Eduardo Adolfo Delgadillo Cárdenas, Isabel Oble Delgadillo, Graciela González Soto, Rosa Elvira Parra Padilla and Lydia Ramírez Hernández for their assistance during field data collection. Jesús Vargas helped with the elaboration of the figures. This work was supported by grants from the Programa Universitario de Alimentos (PUAL) of the Universidad Nacional Autónoma de México to J. N-F. and by the Programa de Apoyo para Estudios de Posgrado (PADEP) of the Universidad Nacional Autónoma de México to B.R. B. Rendón is grateful to CONACyT for the scholarship granted for graduate studies. J. Núñez-Farfán is grateful to CONACyT and DGAPA, UNAM for the scholarship granted for a sabbatical leave at the University of Connecticut, Storrs.

## REFERENCES

- Acuña, R.** 1985. Relaciones Geográficas del siglo XVI: México. Tomo I y Tomo II. Instituto de Investigaciones Antropológicas. Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Alcorn, J. B.** 1984. Dynamics of Huastec Ethnobotany. Resources, Resources Perception and Resources Management at Teenek Tsabaal, México. Ph.D Thesis. University of Texas, Austin. 982 p.
- Bourges, R. H., J. Morales de León, M. E. Camacho P. and G. Escobedo O.** 1996. Tablas de composición de alimentos. Instituto Nacional de la Nutrición Salvador Zubirán México. Pp. 93-120.
- Bye, R.** 1981. Quelites - ethnoecology of edible greens - past, present and future. Journal of Ethnobiology 1: 109-123.
- Bye, R.** 1982. Lista de identificaciones (de las plantas). In: Ralámuli Nu'tugala Goáme (Comida de Tarahumaras). A. Mares Trias (ed.). D. Burgess. Chihuahua, Chih. Pp. 496-501.
- Bye, R.** 1993. The role of humans in the diversification of plants in Mexico. Pages 707-731 in T.P. Ramamorthy, R. Bye, A. Lot and J. Fa eds., Biological diversity of Mexico: Origins and distribution. Oxford Univ. Press, New York.
- Casas, A., J. L. Viveros and J. Caballero.** 1994. Etnobotánica mixteca: sociedad, cultural y recursos naturales en la montaña de Guerrero. Instituto Nacional Indigenista. México.
- Castro R., A. E.** 1988. Estudio comparativo del conocimiento sobre plantas medicinales utilizadas por dos grupos étnicos del county de Pahuatlán, Puebla. Tesis de Biología

- (Licenciatura), Escuela Nacional de Estudios Profesionales-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 254 p.
- Fryxell, P. A.** 1988. Malvaceae of Mexico. Systematic Botany Monographs. 25: 1-522.
- Gobierno del Estado de México.** 1988. Ozumba. Los Municipios del Estado de México. Toluca. Pp. 350-355.
- Gobierno del Estado de México.** 1993. Panorámica Socioeconómica del Estado de México. Toluca. Pp. 335-338.
- Gómez, S. L. del C. and I. Chen de la Cruz.** 1985. Conocimiento y usos medicinales de la flora de Amatlán, county de Tepoztlán, Morelos. Tesis de Biología (Licenciatura), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 185 p.
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.** 1990. Resultados definitivos tabulados básicos (Integración territorial). XI Censo General de Población y Vivienda. INEGI, México.
- Jalpa, T.** 1997. Algunas consideraciones sobre la población de Ozumba en el siglo XVII. Pages 9-18 *in* Rosaura Hernández R., coord., Ozumba. Cuadernos municipales. Zinacantepequec, México.
- JMP.** 1995. Jmp Statistics and graphics guide. SAS Institute Inc. Cary, NC. 593 p.
- Martin, G. J.** 1995. Ethnobotany. A methods manual. Fondo Mundial para la Naturaleza. Chapman and Hall. London. 268 p.
- Martínez, J. M.** 1988. Monografía Municipal. Ozumba. Región III. Gobierno del Estado de México. 86 p.
- Mitchell, A. S.** 1982. Economic Aspects of the Malvaceae in Australia. Economic Botany 36 : 313-322.

- Martínez-Alfaro, M. A., V. Evangelista, M. Mendoza, G. Morales, G. Toledo and A. Wong.** 1995. Catálogo de plantas útiles de la Sierra Norte de Puebla, México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México.
- Rindos, D.** 1984. The origins of agriculture: An evolutionary perspective. Academic Press, Inc. London.
- Vangessel, M. J. and P. Westra.** 1997. Economics and efficacy of postemergence spurred anoda (*Anoda cristata*) control in pinto beans (*Phaseolus vulgaris*). Weed Technology 11: 329-334.
- Vangessel, M. J., J. Schroeder and P. Westra.** 1998. Comparative growth and development of four spurred anoda (*Anoda cristata*) accessions. Weed Science 46 : 91-98.
- Vázquez, R. M. del C.** 1986. El uso de las plantas silvestres y semicultivadas en la alimentación tradicional en dos comunidades campesinas del sur de Puebla. Tesis de Biología (Licenciatura), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 104 p.
- Vera, M. G.** 1997. Las pautas de residencia en una comunidad de hiladores y tejedores de Nueva España en la última década del siglo XVIII. Pages 19-36 in Rosaura Hernández R. coord., Ozumba. Cuadernos municipales. Zinacantepequec, México.

Table 1. Common names applied to *Anoda cristata* in México, based upon herbarium specimens (1), ethnobotanical literature (2) and this study (3).

COMMON NAME	LANGUAGE	STATE	REFERENCE
Alache		Distrito Federal	1, 2, 3
		State of México	
		Guerrero	
		Puebla	
Alachi	Mixteco	Guerrero	1, 2, 3
		Puebla	
Altea		Michoacán	1, 2
		Puebla	
Alushi		Puebla	1, 2
Amapola de campo		Distrito Federal	1, 2, 3
		State of México	
Amapola o amapolita	Mixteco	Chiapas	1
		Veracruz	
Amapola o amapolita morada	Mixteco	Chiapas	1, 2, 3
		Distrito Federal	
		State of México	
		Jalisco	
		Puebla	
Bimalva		Michoacán	1, 2
		Puebla	
Campanita		Veracruz	1
Hierba del ojo		Veracruz	1

Table 1. (cont.)

COMMON NAME	LANGUAGE	STATE	REFERENCE
Itsukua tsipata	Tarasco	Michoacán	2
Malva		Guerrero	1, 2, 3
		Michoacán	
		Morelos	
		Sonora	
		Jalisco	
		Aguascalientes	
Malva chica		Guanajuato	1
Malva de castilla		n.r.	2
Malvavisco		Michoacán	1, 2
		Puebla	
Momol	Tzotzil	Chiapas	1
Pie de gallo		Oaxaca	1, 2
Quesitos		Hidalgo	1
		Sonora	
Rehué	Rarámuri	Chihuahua	1
Tulipancillo		Veracruz	1
Violeta		Distrito Fedral	1, 2, 3
		Guerrero	
		Michoacán	
		Morelos	
		Veracruz	
Violeta de campo		Veracruz	1, 2

Table 1. (cont.)

COMMON NAME	LANGUAGE	STATE	REFERENCE
Violeta silvestre		Sinaloa	1, 2
Yao nundo		Guerrero	1
Yax noch	Tzotzil	Chiapas	1
Yaxal	Tzeltal	Chiapas	1
Xihuitl	Mexicano	State of Mexico	3
Yiwa taio / yiwa tiio	Mixteco	Guerrero	1, 2

1) Herbario MEXU & IPN; Fryxell, 1988; registro personal.

2) Bye, 1982; Alcorn 1984; Gómez y Chen de la Cruz 1985; Castro 1988; Casas, Viveros y Caballero 1994; Martínez et al. 1995.

3) Field interviews with local farmers in State of México, Puebla, Guerrero, Aguascalientes and Oaxaca

Table 2. Some environmental characteristics associated with ruderal and agrestal populations of *Anoda cristata*. (source: direct observations in Santiago Mamalhuazuca).

ENVIRONMENTAL CHARACTER	RUDERAL POPULATION	AGRESTAL POPULATION
Vegetation	Forest of <i>Pinus</i> spp. and <i>Juniperus</i> sp.	Cultivated fields of <i>Zea mays</i> , <i>Phaseolus</i> spp., <i>Physalis philadelphica</i> , <i>Lycopersicum esculenta</i> , <i>Opuntia</i> sp. and different medicinal plants
Benefits from agricultural activities	None; only occasional grazing by cows and donkeys	Indirect benefits of fertilization with chemical or natural products, irrigation, weed removal
Environmental variability (shading, associated species)	Heterogeneous in terms of shade, water supply, high density, high species density, greater interspecific competition	Homogeneous, with full exposure to the sun, reliable water supply, low species richness, reduced interspecific competition



Table 3. Comparative analysis of nutritive compounds in *Anoda cristata* and other vegetables.

Species	Ash	Crude fiber	Protein	Lipids	Nitrogen free compounds
Violeta ( <i>Anoda cristata</i> ) <sup>1</sup>	2.5	1.1	4.1		8.3
Cebollinas ( <i>Allium cepa</i> ) <sup>2</sup>	1.2	1.0	1.87		1.46
Espinaca ( <i>Spinacia oleracea</i> ) <sup>2</sup>	1.6	0.45	2.12		1.72
Haba ( <i>Vicia faba</i> ) <sup>2</sup>	0.6	2.27	5.87		13.09
Lengua de vaca ( <i>Rumex crispus</i> ) <sup>2</sup>	1.2	0.90	1.90		3.70
Malva ( <i>Malva parviflora</i> ) <sup>2</sup>	2.0	0.88	5.37		3.89
Cenizo ( <i>Chenopodium berlandieri</i> ) <sup>2</sup>	3.7	1.0	4.80		4.0
Verdolaga ( <i>Portulaca oleracea</i> ) <sup>2</sup>	2.4	0.77	2.75		2.38

<sup>1</sup> Analysis carried out by Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias in 1998. Plants were obtained from Santiago Mamalhuazuca, State of México. Analysis was based upon two samples. (Data represent % of total fresh weight).

<sup>2</sup> Bourges et al. (1996).

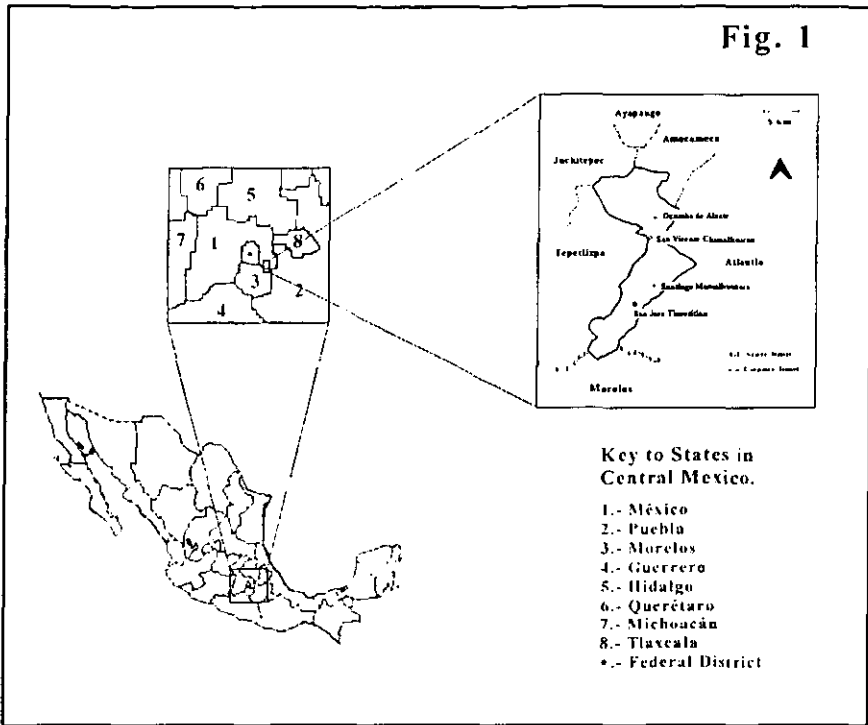
Table 4. Comparison of morphological characters between *A. cristata* plants growing in ruderal and agrestal habitats. (ANOVA test,  $p < 0.001$ ).

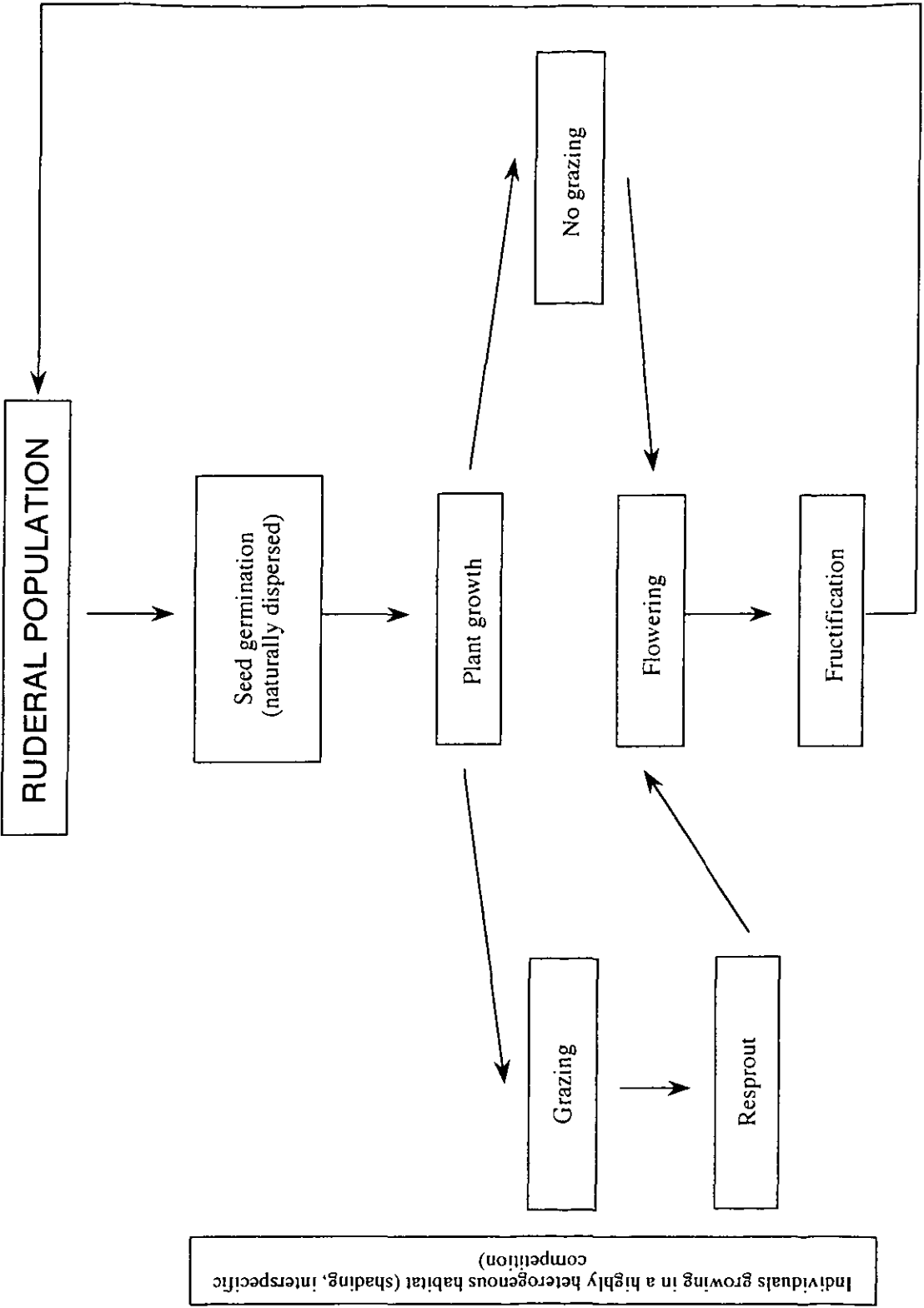
CHARACTER	ORIGIN	SAMPLE SIZE (N)	MEAN	S.E.	F	R <sup>2</sup>
Height (cm)	Ruderal	71	35.504	2.366	162.69***	0.490
	Agrestal	104	80.851	2.453		
Plant cover (cm <sup>2</sup> )	Ruderal	71	799.100	155.400	35.77***	0.168
	Agrestal	107	11751.000	1486.800		
Number of young Fruits	Ruderal	34	4.588	1.490	1.67**	0.012
	Agrestal	100	13.703	4.050		
Number of mature fruits	Ruderal	34	4.880	0.806	11.33***	0.079
	Agrestal	100	22.890	3.100		
Number of branches	Ruderal	69	9.015	1.024	25.19***	0.128
	Agrestal	105	30.571	3.413		
Number of branches/height	Ruderal	71	0.536	0.046	1.04**	0.006
	Agrestal	104	0.226	0.022		
Number of mature fruits/branches	Ruderal	33	0.746	0.099	0.14**	0.001
	Agrestal	99	0.780	0.057		

## TEXT OF FIGURES

Figure 1. Geographic location of Santiago Mamalhuazuca, County of Ozumba, State of México.

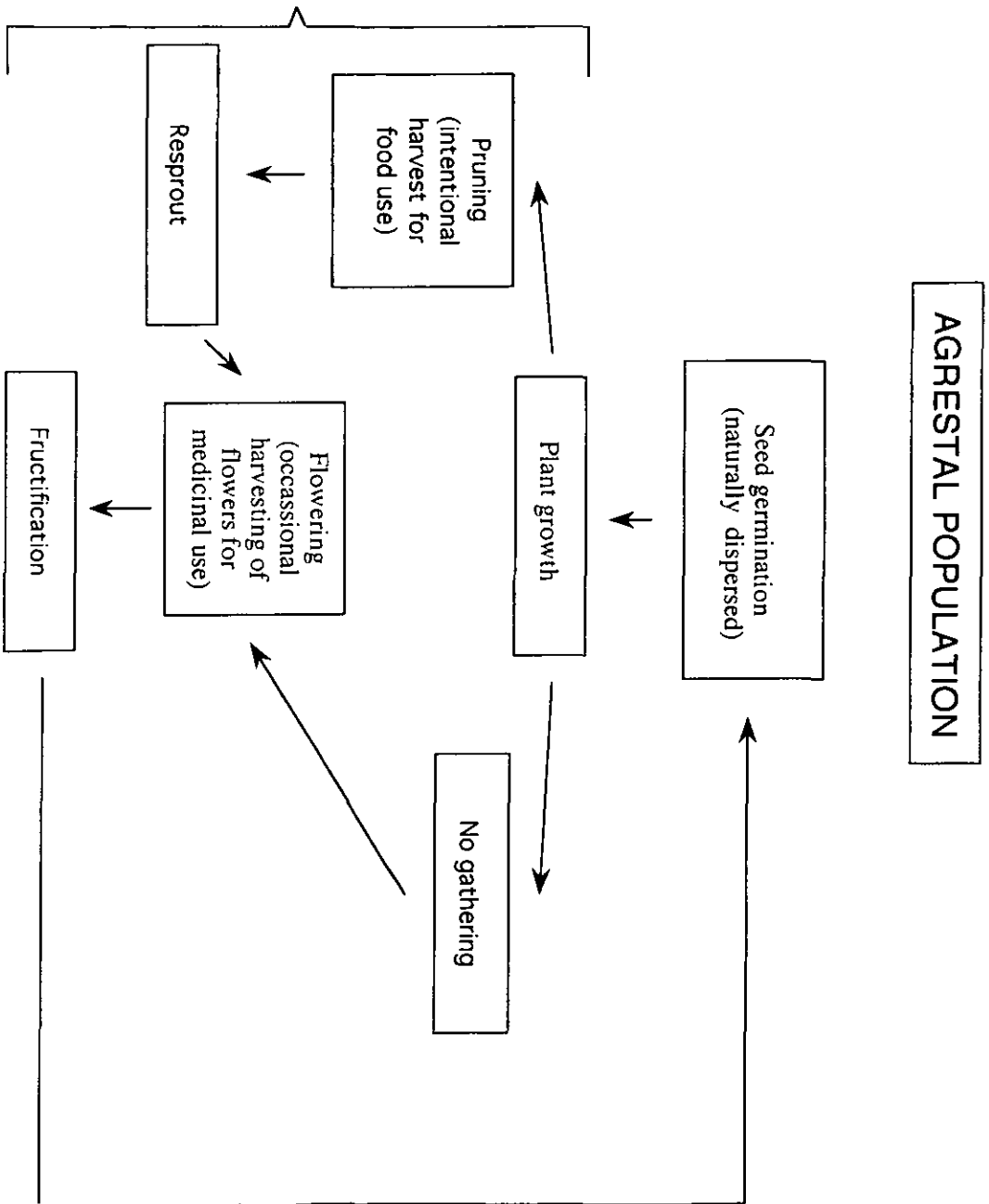
Figure 2. Proposed life histories for two populations growing in Santiago Mamalhuazuca with respect to human activities. A) ruderal population and B) agrestal population.





Individuals growing in a relatively homogeneous environment (full exposure to light, reduced interspecific competition as a result of indirect human interaction)

Direct effect of human on vegetative and reproductive development of individuals



## **CAPÍTULO III**

**(manuscrito tentativamente aceptado en Plant Ecology)**

**Population differentiation and phenotypic plasticity of wild and agrestal populations of the annual *Anoda cristata* (Malvaceae) growing in two contrasting habitats**

Beatriz Rendón<sup>1</sup> & Juan Núñez-Farfán<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado Postal 70-275, México 04510, D. F., México  
Tel. (+52 5) 622-9005; Fax (+52 5) 622-8995 & 616-1976. E-mail:  
farfan@servidor.unam.mx

<sup>2</sup>Present address: Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut. Torrey Life Science Building, 75 North Eagleville Road, Storrs, CT 06269-3043. Tel (860) 486-4372.

<sup>3</sup>Corresponding author; E-mail: jnfarfan@uconnvm.uconn.edu

*Key words:* *Anoda cristata*, Mexico, phenotypic plasticity, plant domestication, plant survival, population differentiation



**Abstract.**—*Anoda cristata* is a widely distributed annual weed in Mexico, which grows as agrestal or naturally in disturbed and undisturbed vegetation, respectively. Plants of this species are tolerated in orchards and corn-bean fields by Mexican ethnic groups of Central Mexico. Leaves of the plants are used as a food source, and occasionally seeds are sown in orchards. Because Mexicans have used *Anoda cristata* for a long time, it is possible that ecological and morphological characteristics of managed populations differ from those of wild populations. In this study, we analyzed phenotypic responses of two populations of *A. cristata* (wild and agrestal) growing in two habitats (forest and cultivated field) comparing survivorship, and life history traits. Natural progenies from wild and agrestal populations of *A. cristata* were transplanted into a cultivated field and in the understory of a pine forest in a reciprocal transplant experiment. Results showed that the habitat of transplant and the origin of populations had significant effect on all plant characters measured (growth, phenology, and biomass allocation), but the habitat x origin interaction was non-significant. In general, plants from the agrestal population grew faster, reproduced earlier, and allocated more biomass to reproduction, than plants from the wild population. Similarly, significant effects of habitat and origin on plant survivorship were detected, but the origin of populations explained the largest proportion of variance in plant survival. Most traits were phenotypically plastic but there were no differences in the magnitude or direction of the response between populations. In contrast both populations showed differentiation for most character mean values. Population differentiation is possibly the result of genetic differences driven by processes other than incipient domestication.

## **Introduction**

Domestication has promoted genetic changes in morphological, physiological, and reproductive characters in domesticated plant species (Harlan 1975; Heiser 1988). These changes are easily appreciated at advanced stages in the domestication process. In contrast, plant populations in the first stages of domestication or “incipient domestication”, may not be greatly differentiated from wild relatives even if adaptation to new man-made habitats have begun. At this stage, natural selection may favor plant adaptation to anthropogenic environments (agrohabitats) by adjustment to the mode and timing of human activities (Rindos 1984), and to disturbance, high light availability, etc. (see Hawkes 1969). In more advanced stages of domestication, artificial selection becomes more important in driving differentiation (genetic, ecological, etc.) of plants under domestication, as humans select traits and promote cultivation (Heiser 1988). Thus, plants in incipient stages of domestication constitute an ideal system to analyze the ecological, morphological, reproductive, and genetic changes involved in plant adaptation to man-associated environments (Rendón & Núñez-Farfán 1998).

Responses of plant populations to human created environments (orchards, clearings, cultivated fields, roads, etc.) may depend on genetic variation and on phenotypic plasticity (Schlichting & Levin 1988; Taylor & Aarssen 1988). Phenotypic plasticity, environmentally induced phenotypic variation (Bradshaw 1965; Schlichting 1986), may be adaptive if it enables plants to produce different, functionally appropriate phenotypes in different environments (Sultan 1987, 1995). Plasticity is an expected characteristic of colonizing species (Baker 1974).

Studies in natural plant populations have documented that the response of genotypes to different environments include the formation of genetically distinct populations (genetic differentiation), changes in response (phenotypic plasticity) or both (Rice & Mack 1991; Sultan 1995; Hermanutz & Weaver 1996). However, few studies have analyzed the changes between wild and “incipiently” domesticated populations in the first stages of the domestication process (see Sultan 1995). It has been suggested that increased phenotypic plasticity has been the prime object of unconscious selection for crop plants as human agricultural techniques have evolved (Cook & Johnson 1968; Schlichting & Levin 1988). Changes in the magnitude and direction of phenotypic plasticity are expected in populations exposed to different man-made habitats or subjected to different pressures by human (Schmidt & Levin 1985). If populations have an adaptive response to their native environment, then local specialization will occur and phenotypic and genetic differentiation will be observed (Lovett Doust 1981). In contrast, adaptive phenotypic plasticity will occur if populations increase their response in an alien environment (i.e., an agrohabitat). If native genotypes, in their native environment, are outperformed by alien genotypes, the latter can be considered more plastic (Lortie & Aarssen 1996).

Using a reciprocal transplant experiment this study was aimed to assess the hypothesis that incipient domestication should produce 1) population differentiation in relation to the characters selected by humans, and (or) 2) that differentiation might be accompanied of changes in trait plasticity. For this, wild and agrestal plants of *Anoda cristata* were grown in two contrasting environments, and plant survivorship, life history traits, and vegetative and reproductive characteristics were analyzed.

## Study system

*Anoda cristata* (L.) Schlecht. (Malvaceae) is a summer annual plant commonly known in Mexico as “alache”, “violeta”, or “amapolita morada”. It is an herbaceous dichogamous (pers. obs.) plant which occurs in undisturbed (forests), disturbed (roadsides, old fields, etc.), and man-made habitats (corn-bean-squash mixtures known as “milpas”, cotton fields, orchards, etc.). Its distribution in Mexico is broad, ranging from coastal zones to mountains (zero to 2500 m a.s.l., respectively) and associated with different types of vegetation (Fryxell 1988). The plant is used as food (leaves) or medicine (floral buds) by ethnic groups from Central Mexico (States of San Luis Potosí, Mexico, Morelos and Puebla) and occasionally in southern Mexico (Guerrero, Oaxaca, and Chiapas) (Alcorn 1983; Casas et al. 1994). In agrestal populations, agricultural practices like sowing, pest control, or conscious selection for a specific trait are minimal. Individual plants growing in orchards, can be watered, weeded, and fertilized.

## Materials and methods

### Material collection and Experimental Design

In 1995 seeds from two populations of *Anoda cristata* were collected in the Pueblo of Santiago Mamalhuazuca, Ozumba, Estado de Mexico (2 550 m a.s.l., 19° 02' N, 98° 48' N; García 1973), located at the foothills of the volcano Popocatepetl. Seeds from the wild population (N=70 individuals) were collected in gaps of a temperate forest of *Pinus* spp. and *Juniperus monticola*, in the vicinity of Santiago, and seeds from the agrestal population (N = 100 individuals) were collected from “solares” (i.e. orchards, commonly backyards where people maintain medicinal and edible plants). More than 100 seed were

collected per individual plant. This town is populated by mestizos and mexicanos (whose language is Nahuatl) that have been using this plant species at least the last 50 years (B. Rendón unpubl. data based on interviews).

In the laboratory, seeds were treated to avoid fungus and imbibed prior to germination. Due to space limitation in the experimental plots, seeds from 15 randomly chosen individuals (families) per population were germinated in a controlled-environment chamber (12h light, 28 °C; 12h dark 15 °C; 85% of relative humidity). Once the radicle and cotyledons emerged, a reciprocal transplant experiment was carried out. Plants of a given family were derived from 1-2 fruits (related as half- or full-sibs depending of the outcrossing rate) and were transplanted to two environments in the Pueblo of Santiago Mamalhuazuca: 1) a cultivated field (crop land), and 2) the understory of a pine forest (forest), in order to mimic the conditions where the two populations occur. According to availability, 4-8 plants per family were planted in each site. The total sample size was 398 plants at the beginning of the experiment. The experiment attempted to use the family (nested within population) as another source of variation, however loss of family labels during the course of the study prevented us from attempting the genetic analyses.

At each site (forest or crop field) transplanted plants were arranged in a completely randomized design (Steel & Torrie 1981). Plants were spaced 1 m apart in a regular grid and weeded to minimize interference by other plants, including naturally emerged wild plants of *A. cristata*.

### Measurements

Every two weeks, plant survival was recorded in each habitat. Growth characters (number of new leaves per plant, number of new branches, if any) and reproductive traits

(days to first reproduction, number of floral buds and mature fruits) were recorded every two weeks also. At the end of the season, plants were harvested; vegetative and reproductive parts were separated, dried to 60°C during one week and weighed in the laboratory to obtain absolute biomass and relative allocation.

### Statistical Analysis

*Survivorship*.— Plant survival for each population, growing in each of two habitats, was analyzed using a log-linear model, where time was a continuous variable, and habitat and origin were categorical variables. This model was fitted using GLIM (Crawley 1993), with the equation:  $N_t = e^{a-f(b(\text{time})+c(\text{hab})+d(\text{ori})+e(\text{time} \times \text{hab})+f(\text{time} \times \text{ori})+g(\text{hab} \times \text{ori})+h(\text{time} \times \text{hab} \times \text{ori}))}$ , where  $N_t$  is the number of survivors at time  $t$ ,  $a$  is  $\ln(N_0)$  (the initial number of individuals),  $b$ ,  $c$ ,  $d$ ,  $e$ ,  $f$ ,  $g$ ,  $h$  are the coefficients for time (in days), habitat, origin, and interactions. We used a Poisson error distribution and logarithmic link function (see Núñez-Farfán et al. 1996).

*Growth*.—Growth, as estimated by the cumulative number of leaves throughout the season, was analyzed by means of a repeated measures analysis of variance (Superanova™ v1.11) (Scheiner & Gurevitch 1993), for the effect of habitat (hab), origin (ori), as well as interactions. Data were log-transformed and residuals were analyzed for their normality. Since correlations between measurements are possible, a significant Sphericity test makes necessary univariate analyses for the effect of the factors' interactions with time (JMP, v. 3.1, 1995). Superanova applies two statistical tests, G-G Epsilon and H-F, when the sphericity tests are significant.

*Reproductive phenology*.—Days to first reproduction (release of floral buds, and time to fruit maturation) were recorded for each plant of each origin and in each habitat. Given

the scale of the variable (counts) the effects were tested by a log-linear model (see above) using GLIM (Crawley, 1993).

*Biomass allocation and phenotypic plasticity.*—Final total dry biomass, biomass in vegetative and reproductive parts, and proportion of biomass allocated to these two components were tested for the same effects using mixed model ANOVAs (Sokal & Rohlf 1995). A significant effect of habitat indicates plasticity for a given trait, while a significant habitat x origin interaction indicates differences in plasticity (magnitude or direction) between wild and agrestal plants of *A. cristata* (i.e., the equivalent to reaction norms for genotypes) (Scheiner & Goodnight 1984). To visualize the responses, average values for vegetative and reproductive characters were graphed in each environment. Proportions of biomass allocated to vegetative and reproductive parts were arcsine square-root transformed prior to analysis of variance (Steel & Torrie 1981).

## Results

### Survivorship

The origin of plants and habitat of planting had a significant effect on plant survival; however, the origin of the populations explained a larger fraction of variance in survival than the habitat. In addition, the interactions among time, origin and habitat were all statistically significant but explained a small fraction of variation (ca. 2.2%, Table 1; Fig. 1).

### Growth

The repeated measures analysis of variance detected significant effects of time, habitat, origin, and the interaction time x habitat in the cumulative production of leaves, as an estimator of plant growth (Table 2; Fig. 2); however, no statistically significant effects

of the interaction habitat x origin were detected. Plants from the agrestal population produced more leaves (23.17 [S.E. = 3.81] and 70.46 [S.E.=3.32]) in the forest and crop field, respectively, than plants from the wild population (15.09 [S.E. = 6.15] and 58.75 [S.E.=6.02]), for the same habitats (Fig. 2). These differences were not due to the initial number of leaves since a covariance analysis revealed no significant differences between populations were detected at planting (cf. fig. 2).

#### Reproductive phenology

Plants began reproduction sooner in the agrohabitat than in the forest (Table 3; Fig. 3a). Also, a larger proportion of plants from the agrestal population began reproduction earlier than plants from the wild population in both habitats. However, there was no significant effect of the interaction habitat x origin on reproductive phenology (Fig. 3a).

#### Biomass allocation and Phenotypic plasticity

Differences in growth rate, as assessed by production of leaves, were reflected in total biomass attained by plants of both origins in the two habitats. Total biomass, and biomass to reproductive parts were greater in plants from the agrestal population, than in plants from the wild population (Table 4; Fig. 4 A,B,C). Average values were greater in the crop field than in the forest also (Table 4). No significant effect of the interaction origin x habitat was detected. Furthermore, proportional allocation of biomass to reproductive parts was higher in plants from the agrestal population than plants from the wild population, and higher in the cultivated field than in the forest (Fig. 4D, E).

For all characters analyzed, plastic responses were observed (significant effect of habitat in Table 4) and average trait values increased in the cultivated field (Fig. 4), except the relative allocation to vegetative parts. Since leaves are the plant part used by



people in Santiago, we looked for differences in plasticity in this character and in the number of branches, as the latter is obviously related to leaf number. Results showed that plants from both origins increased the total number of branches and leaves in the crop field indicating that both characters are plastic. However, no difference in plastic response between origins was detected, as evaluated by the interaction origin x habitat, (Table 4, Fig. 4).

### **Discussion**

Plants of *Anoda cristata* from agrestal and wild populations differed strongly for vegetative and reproductive characters in two contrasting habitats. However, both populations showed the same plastic response. Furthermore, plants from the wild population had lower survival than agrestal plants. Thus, in addition to environmental effects on phenotypic response, wild and agrestal populations seem to be differentiated for life history characters. Differentiation among populations may be promoted by environmental differences in habitats (Linhart & Grant 1996) and not only due to cultural activities performed by humans in crop fields.

### **Survival**

Plants from the wild population had lower survival than plants derived from orchards, and this may suggest a lower adaptability to the varying conditions of the habitat (e.g., lower capability to tolerate higher irradiation and water stress in the crop field, or to increase nutrient uptake). This difference in survival may be related to differences in growth rate and seed size (i.e., maternal effects, Roach and Wulff 1987; Schmitt 1993). Indeed, evidence shows that plants from the agrestal population have larger seeds than

wild plants (B. Rendón, unpublished data). If agrestal plants were larger at seedling stage than wild plants, this difference may enhance survival and growth. Although a covariance analysis showed no differences in average leaf number at planting between agrestal and wild plants of *A. cristata*, differences in leaf area (i.e., higher capability of fixing carbon) might provide an advantage to seedlings from the agrestal population. Even if maternal effects (i.e., larger endosperm) disappear later in the plant life cycle, they could be important in promoting plant survival. Alternatively, differences in seed size and growth rate may be truly genetic in origin and could result from natural selection in human-made habitats, but not necessarily as a consequence of incipient domestication (e.g., humans do not select reproductive attributes in this case; Rendón & Núñez-Farfán 1998).

In contrast to other intraspecific studies in which survivorship of plants of different origin was associated mainly with environmental factors (Antonovics and Primack 1982; Platenkamp 1990), in *A. cristata* the origin of plants explained the largest fraction of variance in plant survival. The expectation that wild plants would have better survival in the forest than in the cultivated field due to local adaptation was not supported since survival was similar in both environments. This result contrasts with the finding of local adaptation in other species (Schmidt & Levin 1985; Van Tienderen & Van der Toorn 1991). Since the forest understory was weeded, it resembled the cultivated field in some respects (no competition) and may explain in part the lack of differences in survival for wild plants. However, agrestal plants had a slightly lower survival in the forest suggesting that the environments were different and that agrestals do better in open disturbed habitats.

In view of the differences in survival between populations, replacement of the wild population would be expected. However, at least two aspects should be considered to explain the prevalence of the wild population. First, seed dispersal in *A. cristata* is by gravity, so invasion is limited. Second, it is possible that differences in germination in natural conditions favor wild plants. Seeds used were germinated under homogeneous conditions, and so natural variation (for instance, red/far red ratios in forest understory) that affect rate and timing of germination was eliminated. Finally, even when gene flow is possible via pollen, outcrossed seeds could be selected against. However, these aspects need to be addressed in further studies.

### **Growth, phenology, and plasticity**

Theoretically, plants rely on genetic variability, phenotypic plasticity, or both to face heterogeneous environments (Marshall & Jain 1968; Schlichting 1986; Taylor & Aarssen 1988) and consequently, we expected differentiation between populations since their habitats are markedly different. Although phenotypic differences were evident regarding survivorship, growth, phenology, and biomass allocation, wild and agrestal populations showed similar magnitude and direction in their plastic response for all characters (e.g., slopes). It has been argued that colonizing plants, like weeds, which invade man-made environments may be genetically depauperate and hence develop stronger plastic response to these environments (irrigated, fertilized, reduced in competition, etc., Baker 1965). However, the plastic responses between wild and agrestal populations of *A. cristata* were similar. Thus, it is possible that the differences in growth rate, phenology, and biomass allocation, are genetic (additive and non additive) and produced by differences in selection between habitats (see van Tienderen & van der Toorn 1991).

Furthermore, the temporal separation of sexual functions (dichogamy) and animal-pollination in *A. cristata* may prevent the erosion of genetic variation (inbreeding and loss of alleles) in this colonizing species.

The results suggest that agrestal plants are perhaps becoming more specialized (genetically differentiated) to man-made habitats (e.g., Schmidt & Levin 1985; Taylor & Aarssen 1988; Hermanutz & Weaver 1996; Lortie & Aarssen 1996) due to different selection pressures. Thus, the degree of phenotypic plasticity displayed by the populations may represent levels prior to the invasion of man-made habitats (see Hawkes 1969). But although the average plastic response of both populations was similar, the present analysis is not capable of detecting genetic differences in reaction norms since we did not analyze the genotypes as another source of variation. Thus, besides the analysis of genetic variation for trait values, genetic differences for reaction norms must be assessed using a quantitative genetics approach.

### **Acknowledgements**

We thank to Carl D. Schlichting and one anonymous reviewer for their valuable comments to improve the manuscript. We thank Isabel Oble Delgadillo, Eduardo Cuevas and Jesús Vargas G. for their assistance during field and laboratory data collection, and to Néstor Mariano, Raúl Cueva del Castillo, Ernesto Vega and Salvador Sánchez their help in statistical analysis. The generosity of El Compadre to use his land made possible this study. We thank Ken Oyama for his valuable suggestions. This work was supported by grants from the Programa Universitario de Alimentos (PUAL), UNAM, and The Programa de Apoyo para Estudios de Posgrado (PADEP), UNAM. B. Rendón thanks

the scholarship from CONACyT for her Doctoral Dissertation, and J. Núñez-Farfán, is grateful to DGAPA, UNAM, and CONACyT for the fellowships for a sabbatical period at the University of Connecticut, Storrs.

## References

- Alcorn, J. B. 1983. Dynamics of Huastec Ethnobotany. Resources, Resources Perception and Resources Management at Teenek Tsabaal, México. Ph.D Thesis. University of Texas, Austin. 982 pp.
- Antonovics, J. & R. Primack. 1982. Experimental ecological genetics in *Plantago*. VI. The demography of seedling transplants of *P. lanceolata*. *J. Ecol.* 70: 55-75.
- Baker, H.G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. pp.147-172. In: H. G. Baker & G. L. Stebbins (eds), *The genetics of colonizing species*. Academic Press, New York.
- Baker, H. G. 1974. The evolution of weeds. *Ann. Rev. Ecol. & Syst.* 5: 1-24.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. pp 115-155. In: Caspari, E. W. & Thoday, J.M. (eds), *Advances in Genetics*. Vol. 13. Academic Press, New York.
- Casas, A., Viveros, J. L. & Caballero, J. 1994. Etnobotánica mixteca: sociedad, cultural y recursos naturales en la montaña de Guerrero. *Presencias*. Dirección General de Publicaciones del Consejo Nacional para la Cultura y las Artes. Instituto Nacional Indigenista.
- Cook, S. A. & Johnson, M. P. 1968. Adaptation to heterogeneous environments. I. Variation in heterophylly in *Ranunculus flammula* L. *Evolution* 22: 496-516.
- Crawley, M. J. 1993. *GLIM for Ecologists*. *Methods in Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Fryxell, P. A. 1988. *Systematic Botany Monographs*. Malvaceae of Mexico. Vol. 25. Am. Soc. Plant Taxon. University of Michigan Herbarium, USA.

- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen. Inst. Geogr. Univ. Nac. Aut. México.
- Harlan, J. R. 1975. Crops and man. Am. Soc. Agron., Madison, Wisconsin.
- Hawkes, J. G. 1969. The ecological background of plant domestication. Pp. 17-29. In: Ucko, P. J. & Dimbleby, G. W. (eds.). The domestication and exploitation of plants and animals. Gerald Duckworth & Co., London.
- Heiser, C. B. 1988. Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Euphytica* 37: 77-81.
- Hermanutz, L. A. & Weaver, S. E. 1996. Agroecotypes or phenotypic plasticity? Comparison of agrestal and ruderal populations of the weed *Solanum ptycanthum*. *Oecologia* 105: 271-280.
- JMP, 1995. Jmp Statistics and graphics guide. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, USA.
- Linhart, Y. B., & Grant, M.C. 1996. Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 27: 237-277.
- Lortie, C. J. & Aarssen, L.W. 1996. The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *Int. J. Plant Sci.* 157: 484-487.
- Marshall, D. M. & Jain, S. K. 1968. Phenotypic plasticity of *Avena fatua* and *Avena barbata*. *Am. Nat.* 102: 457-467.
- Núñez-Farfán, J., Cabrales-Vargas, R. & Dirzo, R. 1996. Mating systems consequences on resistance to herbivory and life history traits in *Datura stramonium*. *Am. J. Bot.* 83: 1041-1049.

- Platenkamp, G. A. J. 1990. Phenotypic plasticity and genetic differentiation in the demography of the grass *Anthoxanthum odoratum*. *J. Ecol.* 78: 772-788.
- Rendón, B. & Núñez-Farfán, J. 1998. Genética evolutiva del proceso de domesticación en plantas. *Bol. Soc. Bot. México* 63: 131-151.
- Rice, K. & Mack, R. 1991. Ecological genetics of *Bromus tectorum*. II. Intraspecific variation in phenotypic plasticity. *Oecologia* 88: 84-90.
- Rindos, D. 1984. The origins of agriculture. An evolutionary perspective. Academic Press, Inc. London, U. K.
- Roach, D. A. & Wulff, R. D. 1987. Maternal effects in plants. *Ann. Rev. Ecol. & Syst.* 18: 209-235.
- Scheiner, S. M. & Goodnight, C. J. 1984. The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in populations of the grass *Danthonia spicata*. *Evolution* 38: 845-855.
- Scheiner, S. M. & Gurevitch, J. 1993. Design and Analysis of Ecological Experiments. Chapman & Hall, New York.
- Schlichting, C. D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 667-693.
- Schlichting, C. D. & Levin, D. A. 1988. Phenotypic plasticity in *Phlox*. I. Wild and cultivated populations of *P. drummondii*. *Am. J. Bot.* 75: 161-169.
- Schmidt, K. P. & Levin, D. A. 1985. The comparative demography of reciprocally sown populations of *Phlox drummondii* Hook. I. Survivorships, fecundities, and finite rates of increase. *Evolution* 39: 396-404.



- Schmitt, J. 1993. Reaction norms of morphological and life-history traits of light availability in *Impatiens capensis*. *Evolution* 47: 1654-1668.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*. 3<sup>rd</sup> ed., W.H. Freeman, New York.
- Steel, R. G. D. & Torrie, J. H. 1981. *Principles and procedures of statistics. A biometrical approach*. 2<sup>nd</sup> ed., McGraw-Hill, Tokyo, Japan.
- Sultan, S. E. 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evol. Biol.* 21: 127-176.
- Sultan, S. E. 1995. Phenotypic plasticity and plant adaptation. *Ac. Bot. Need.* 44: 363-383.
- Taylor, D. R. & Aarssen, L. W. 1988. An interpretation of phenotypic plasticity in *Agropyron repens* (Gramineae). *Am. J. Bot.* 75: 401-413.
- van Tienderen, P. & van der Toorn, J. 1991. Genetic differentiation between populations of *Plantago lanceolata*. I. Local adaptation in three contrasting habitats. *J. Ecol.* 79: 27-42.

Table 1.- Log-linear model for survival of plants of *Anoda cristata* from wild and agrestal populations (origin) growing in a forest and in a cultivated field (habitat). The interaction T x H x O was non significant and was eliminated from the best model.

Source	Deviance	d.f.	P	R <sup>2</sup> (%)
Time (T)	36.770	1	0.0001	4.40
Habitat (H)	7.727	1	0.0054	0.93
Origin (O)	169.300	1	0.0001	20.34
T x H	8.526	1	0.0035	1.02
T x O	6.486	1	0.0109	0.78
H x O	3.905	1	0.0497	0.43
Error	600.086	41		
Total	832.80	48		

Table 2. Repeated Measures ANOVA of the cumulative number leaves through the time in agrestal and wild plants of *Anoda cristata* growing in a forest and a cultivated field. The analysis summarizes the effects among subjects (main factors) as well as the fitted differences through time (within subjects) Wilks' Lambda test was used to evaluate differences between subjects and Univar G-G Epsilon and H-F to evaluate within subjects differences.

Source	d.f.	SS	F	P	G-G	H-F
Habitat (H)	1	21.445	66.552	0.0001		
Origin (O)	1	3.049	9.462	0.0024		
H x O	1	0.126	0.391	0.5324		
Error	182	58.646				
Time (T)	6	156.744	1823.729	0.0001	0.0001	0.0001
T x H	6	6.683	77.760	0.0001	0.0001	0.0001
T x O	6	0.216	2.517	0.0201	0.0649	0.0629
T x H x O	6	0.069	0.807	0.5646	0.4776	0.4810
Error	1092	15.642				

Table 3. Analysis of deviance of time to reproduction (in days) of agrestal and wild plants of *Anoda cristata*, growing in two environments.

Source	Deviance	d.f.	P
Habitat (H)	418.700	1	0.0001***
Origin (O)	51.160	1	0.0001***
H x O	0.515	1	0.4730 <sup>ns</sup>
Error	612.170	149	
Total	1082.600	152	

Table 4. Two-way ANOVAs of absolute and proportional biomass in vegetative and reproductive parts, number of leaves, branches and fruits in wild and agrestal plants of *Anoda cristata* growing in two environments. Variance explained ( $R^2$ ) is provided for each dependent variable.

DEPENDENT VARIABLE	n	d.f.	Sum of squares	F	$R^2$
Total biomass	Habitat	1	59.9834	201.605 ***	0.5989
	Origin	1	2.4735	8.313 **	
	Habitat x Origin	1	0.0096	0.032 <sup>n.s.</sup>	
Vegetative biomass	Habitat	1	51.0988	207.709 ***	0.5983
	Origin	1	1.7846	7.254 **	
	Habitat x Origin	1	0.0130	0.053 <sup>n.s.</sup>	
Reproductive biomass	Habitat	1	25.2368	90.761 ***	0.4493
	Origin	1	2.2984	8.265 **	
	Habitat x Origin	1	0.6950	2.499 <sup>n.s.</sup>	
Allocation to vegetative parts	Habitat	1	3.5419	37.992 ***	0.2569
	Origin	1	0.5244	5.625 *	
	Habitat x Origin	1	0.0681	0.730 <sup>n.s.</sup>	
Allocation to reproductive parts	Habitat	1	3.5419	37.992 ***	0.2569
	Origin	1	0.5244	5.625 *	
	Habitat x Origin	1	0.0681	0.730 <sup>n.s.</sup>	
Total leaves number	Habitat	1	160.6415	8.957 ***	0.5417
	Origin	1	9.3940	0.523 **	
	Habitat x Origin	1	0.3993	0.022 <sup>n.s.</sup>	
Total branch number	Habitat	1	201.6669	169.994 ***	0.5333
	Origin	1	6.6113	5.573 *	
	Habitat x Origin	1	3.2291	2.722 <sup>n.s.</sup>	
Total fruit number	Habitat	1	3.6778	71.597 ***	0.4163
	Origin	1	0.8454	16.458 ***	
	Habitat x Origin	1	0.0687	1.338 <sup>n.s.</sup>	

\*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$ ; n.s. = no significance

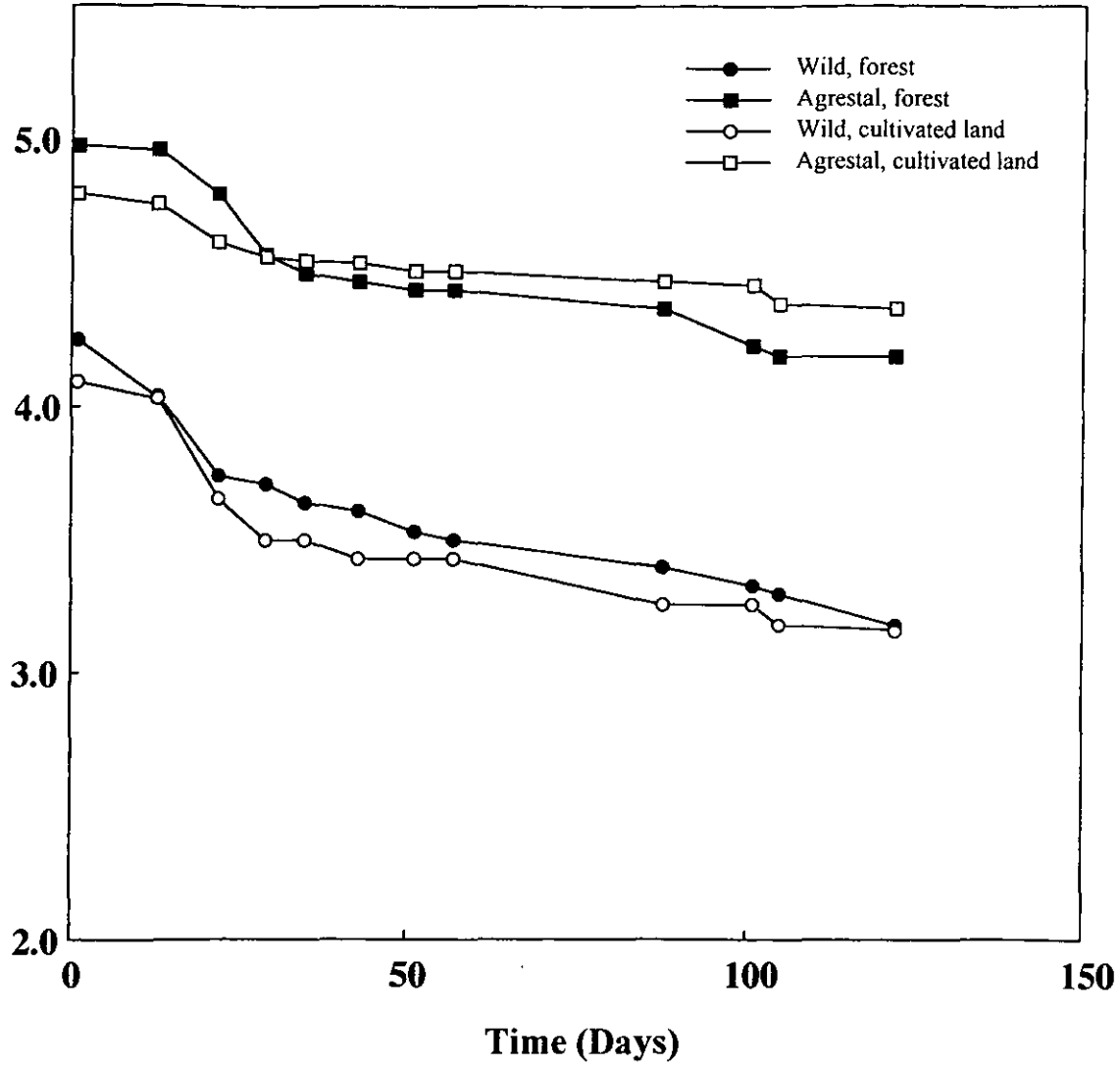
## FIGURE LEGENDS

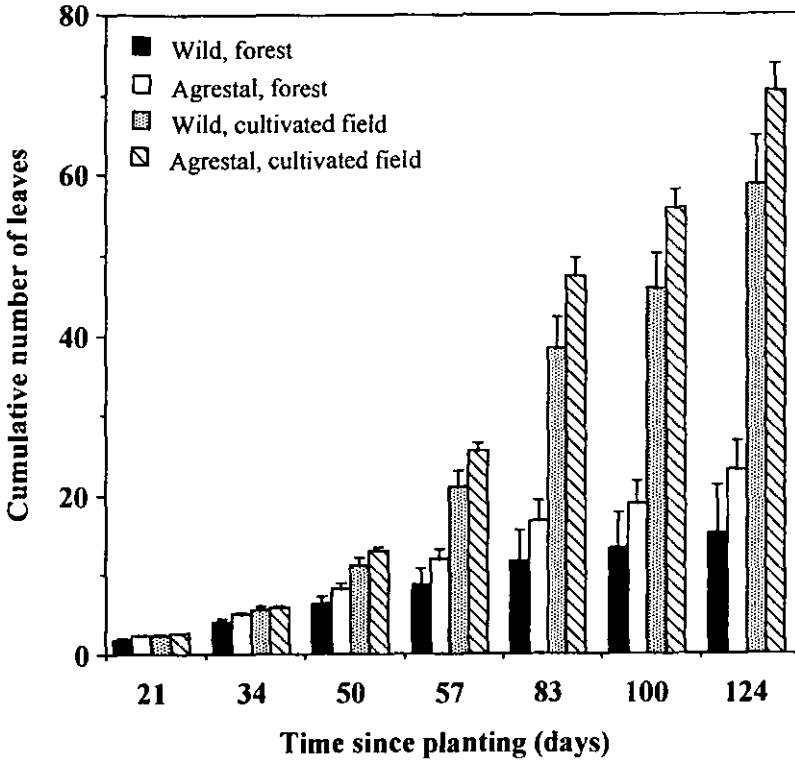
Figure 1. Survivorship curves of agrestal and ruderal populations of *Anoda cristata* growing on two environments in Santiago Mamalhuazuca, State of Mexico.

Figure 2. Average ( $\pm$  S.E.) number of leaves per plant (cumulative) through time in wild and agrestal plants of *Anoda cristata* in two environments.

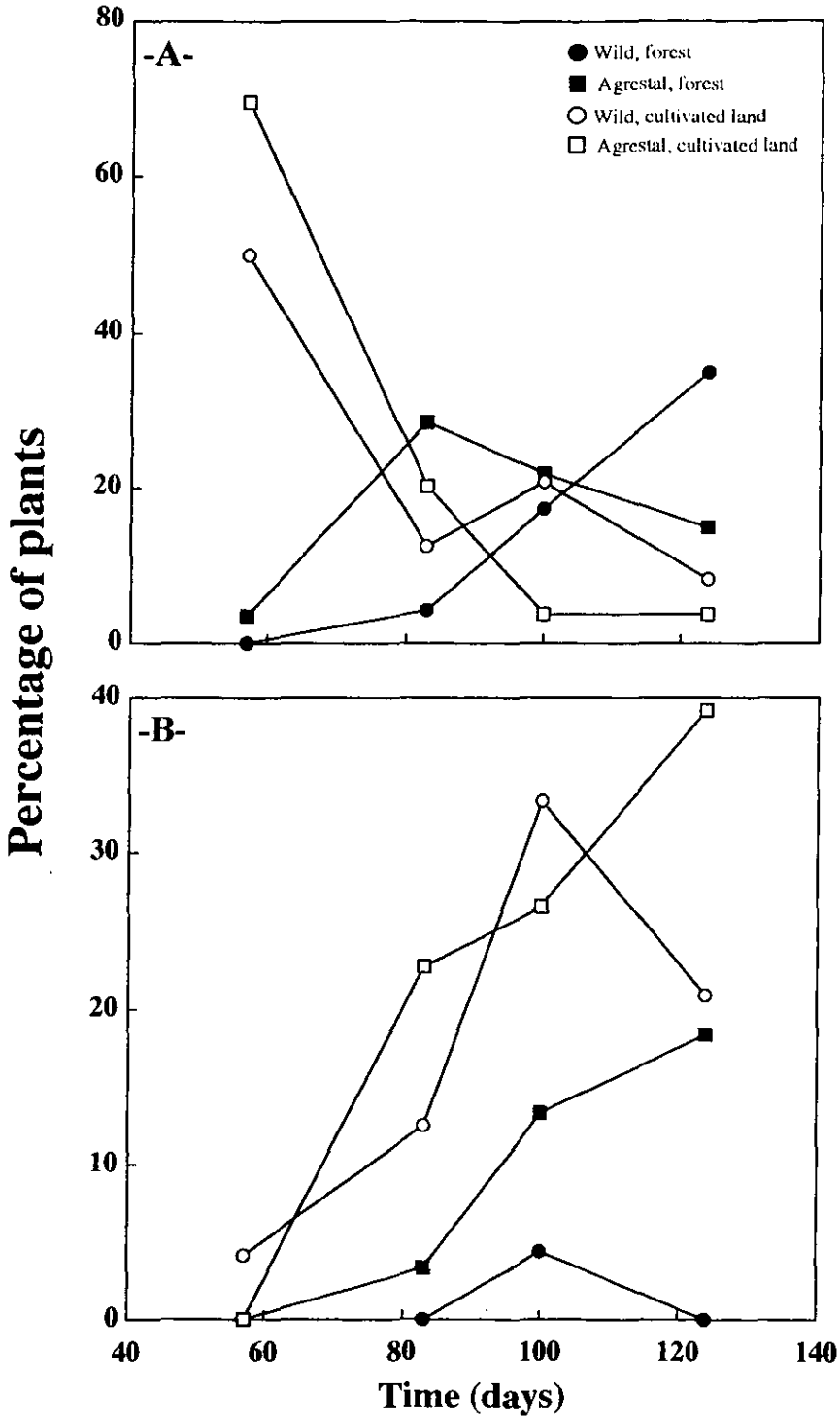
Figure 3. Percentage of plants that reached reproduction through time in wild and agrestal populations of *Anoda cristata* growing in two environments. A.-floral buds, and B.-matured fruits.

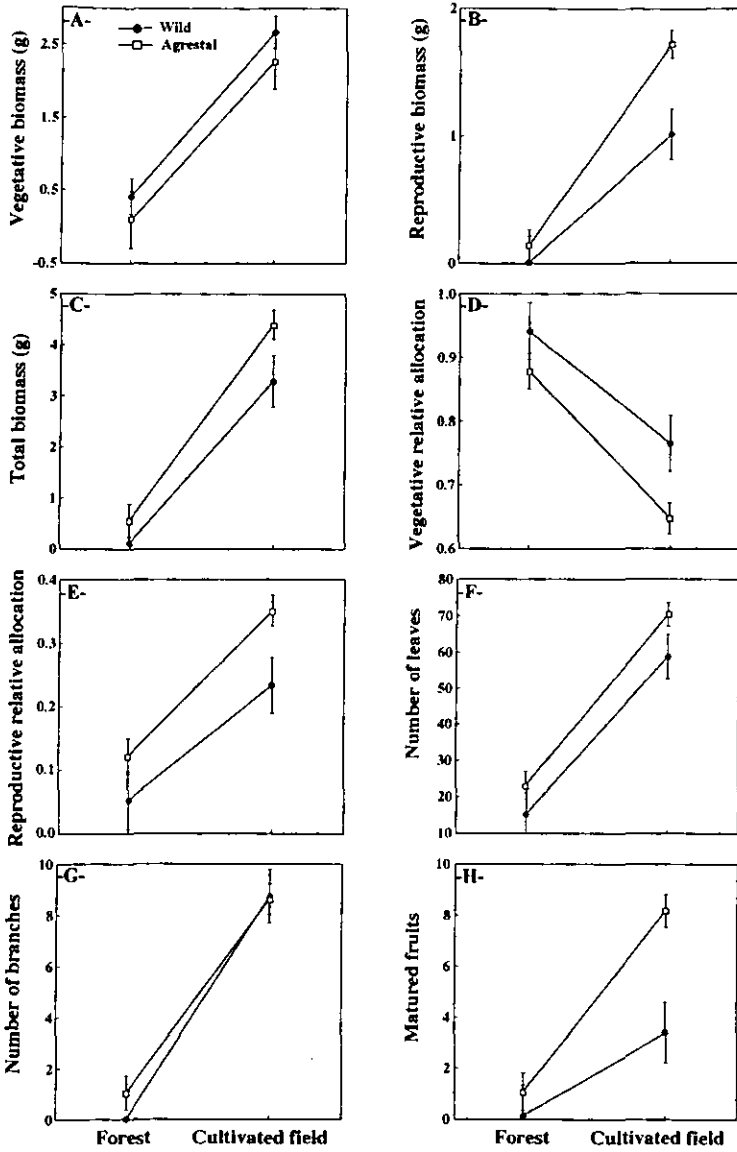
Figure 4. Average values ( $\pm$  S.E.) of vegetative, reproductive and allocational characteristics of plants from wild and agrestal populations of *Anoda cristata* growing in a pine forest and in a cultivated field.











## **CAPÍTULO IV**

**DIFERENCIACIÓN GENÉTICA Y NORMAS DE REACCIÓN EN  
CARACTERES VEGETATIVOS Y REPRODUCTIVOS DE DOS  
POBLACIONES DE *Anoda cristata*.**

La expresión y los componentes de la variación fenotípica dentro y entre poblaciones están regulados por fuerzas evolutivas que pueden producir diferencias en la magnitud y patrón de dicha variación fenotípica y genética, hasta el punto de provocar la diferenciación entre poblaciones (Delesalle y Mazer 1995). Algunos de estos factores comprenden diferencias en regímenes de selección, distintas tasas de migración y colonización, distintas tasas de mutación y variación en el tamaño de las poblaciones (Hart y Clark 1989). Si se ha detectado diferenciación genética, cualquiera de estas fuerzas puede ser responsable y hay que investigar las causas ambientales promotoras de esa diferenciación (Till-Bottraud, Wu y Harding 1990).

Sin embargo, existen factores ecológicos y fenológicos que pueden evitar la diferenciación genética (el sistema reproductivo, la cercanía entre poblaciones, el flujo génico, la dispersión de semillas y la heterogeneidad del ambiente). En el caso particular de la selección natural, para que opere y promueva la diferenciación entre las poblaciones, es necesario que: 1) exista variabilidad genética, 2) la selección natural debe ser constante en tiempo, intensidad y dirección, 3) no debe haber correlaciones negativas entre caracteres bajo selección y aquellos asociados con la adecuación y 5) no debe existir interacción genotipo-ambiente (Falconer y Mackay 1996, Núñez-Farfán 1991). Esto garantiza la diferenciación entre las poblaciones y la adaptación local, particularmente en ambientes heterogéneos. La forma como se establezca la relación entre el genotipo y el ambiente (interacción genotipo-ambiente) permitirá el mantenimiento de la variación genética que puede ser o no disponible a la selección (Shaw 1986; Sultan 1987; Sultan y Bazzaz 1993a).

No obstante, la selección natural puede ser limitada si aún en presencia de variación genética existe plasticidad fenotípica en caracteres que podrían ser blancos de la selección (v.gr., tasa de crecimiento). La plasticidad fenotípica implica que las poblaciones, y los genotipos dentro de las poblaciones, responden de distinta manera a la variación ambiental (v.gr., en plantas puede ser luz, humedad, nutrientes, competencia, etc.) (Spitze y Sadler 1996; van Tienderen 1997). Es posible que evolucione la habilidad de adoptar fenotipos alternativos (plasticidad fenotípica) que pueden persistir en una variedad de condiciones ambientales (Via y Lande 1985; Spitze y Sadler 1996).

Sin embargo, el hecho de que una especie exhiba fenotipos alternativos en diferentes ambientes, no es una razón en sí para que la plasticidad sea adaptativa (Bradshaw 1965; Spitze y Sadler 1996). La misma inestabilidad durante el desarrollo de las plantas y su enfrentamiento a un cambio ambiental puede provocar fenotipos alternativos aparentemente adaptativos. Es necesario que los caracteres analizados estén relacionados no sólo con un incremento en el desempeño de las plantas, sino principalmente en su adecuación (Via 1987). La naturaleza adaptativa de la variación fenotípica ambientalmente inducida implica que fue favorecida en su origen por selección.

*A. cristata* es una especie ampliamente utilizada como alimento principalmente en la región central de México. La parte comestible son las hojas y los campesinos las obtienen mediante el corte de follaje de las plantas que se encuentran en los solares y los terrenos de cultivo (Rendón, Bye y Núñez-Farfán en revisión). Estudios previos realizados con esta especie indican que existe diferenciación fenotípica entre las dos poblaciones creciendo en sus ambientes originales (bosque natural vs solares) en

caracteres vegetativos y reproductivos (Rendón, Bye y Núñez-Farfán en revisión). Un experimento de trasplantes recíprocos mostró la existencia de diferenciación genética poblacional en caracteres de historia de vida (supervivencia), vegetativos, reproductivos y fenológicos. La población arvense mostró valores promedio mayores para la mayoría de los caracteres analizados; aunque se detectó una respuesta plástica similar en respuesta al tipo de hábitat entre ambas poblaciones (Rendón y Núñez-Farfán en revisión). A pesar de que no se detectó interacción genotipo-ambiente a nivel poblacional, no se conoce el patrón de variación genética dentro de cada población (i.e. variación en las normas de reacción).

En el presente estudio se reportan los resultados de un experimento de trasplantes recíprocos para determinar posibles diferencias genéticas en las normas de reacción dentro de las dos poblaciones (ruderal vs arvense) de *Anoda cristata* creciendo en dos ambientes contrastantes (bosque natural vs campo de cultivo). Si ha ocurrido un proceso selectivo por parte de los campesinos en la población arvense, se esperaría 1) la existencia de diferenciación genética entre poblaciones y adaptación; 2) y/o diferencias en la respuesta plástica entre poblaciones y entre familias dentro de cada población, en su respuesta al ambiente (hábitats contrastantes). 3) Finalmente, se espera una reducción en la variabilidad genética (homogeneidad en las normas de reacción) en la población arvense, como resultado de su especialización al agrohábitats

Para determinar la fuente de variación se ha analizado la respuesta de las poblaciones en ambientes comunes ("common gardens"; Schmitt 1993; Miller y Fowler 1993; Dudley y Schmitt 1995) o en dos o más ambientes ("trasplantes recíprocos" Antonovics y Primack 1982; Via 1987; Platenkamp y Shaw 1992). Este

último enfoque permite evaluar si la expresión fenotípica de los distintos genotipos es plástica o no plástica (canalizada), mientras que los análisis de jardín común no permiten esto, a menos que se modifique experimentalmente los factores del ambiente.

Diversos trabajos se han enfocado al estudio de la evolución de las normas de reacción a diferentes factores ambientales (Miller y Fowler 1993; Schmitt, 1993; Pigliucci, Whitton y Schlichting 1995; Schlichting y Pigliucci 1995), y han analizado cuáles son las posibles restricciones a la evolución de la plasticidad fenotípica. Si bien los trabajos anteriores resaltan la existencia de ambientes contrastantes, que incluyen aquellos antropogénicos, ninguno de ellos enfoca su análisis a la variación genética, la plasticidad fenotípica, la interacción genotipo-ambiente, y la diferenciación genética en el contexto de la evolución de las plantas bajo domesticación y el posible papel que los ambientes agrícolas puedan jugar en la diferenciación y/o plasticidad fenotípica de poblaciones con diferente grado de manejo (Hermanutz y Weaver 1995). Si los agrohábitats son ambientes más homogéneos o tienen mayor disponibilidad de nutrientes, agua, luz, es de esperarse que exista diferenciación genética y la formación de ecotipos (Barrett 1988; Hermanutz y Weaver 1995), con respecto a las poblaciones silvestres.

Las preguntas específicas a responder son: 1) ¿Existen diferencias genéticas entre las poblaciones ruderales y arvenses en aquellos caracteres vegetativos relacionados con el uso, y en caracteres relacionados con la adecuación? 2) ¿Existe variación genética dentro de las poblaciones para dichos caracteres? 3) ¿Existen diferencias genéticas en las normas de reacción dentro de cada población (interacción genotipo-ambiente)?



## METODOLOGÍA

### *Material de estudio*

Las semillas de las dos poblaciones de *A. cristata* utilizadas en este experimento fueron colectadas en 1995 y 1996 de individuos que crecen en dos ambientes contrastantes (Rendón y Núñez-Farfán, en revisión). En cada ambiente se colectaron semillas de 100 individuos (cada uno representando a una familia). Se eligieron aleatoriamente semillas de 30 familias de cada población, se pesaron, se germinaron de acuerdo al protocolo de Rendón y Núñez-Farfán (Cap. 3) y se propagaron bajo condiciones de invernadero para obtener las familias por autopolinización (semillas de hermanos completos que comparten  $\frac{1}{4}$  de varianza aditiva; Lawrence 1984; Falconer y Mackay 1996). La autopolinización y obtención de semillas se realizó entre enero y abril de 1998.

### Obtención de las familias

*Anoda cristata* presenta flores hermafroditas con 10 a 19 estilos y numerosos estambres (Fryxell 1988). Los estambres están fusionados en la base y rodean al estigma. Cuando están inmaduros, los estigmas son transparentes y se encuentran doblados hacia abajo de los estambres. Los estambres maduran primero (protándria) y desprenden el polen (B. Rendón, obs.pers.). Posteriormente maduran los estigmas y cambian en coloración de blanco a rosa intenso o lila y se vuelven erectos. La protándria facilitó la realización de las autofecundaciones geitonogámicas. Se obtuvieron 25 familias de hermanos completos de la población ruderal y 26 de la arvense cada una con un número suficiente de réplicas para cada ambiente.

Durante los meses de abril a junio de 1998 se realizó la germinación y obtención de plántulas. De cada individuo se eligieron 30 semillas que fueron pesadas y puestas a germinar utilizando el tratamiento desarrollado con anterioridad (Rendón y Núñez-Farfán, capítulo 3). El desarrollo inicial de las plántulas se mantuvo bajo condiciones de invernadero y posteriormente se trasplantaron a las parcelas experimentales en Santiago Mamalhuazuca. A lo largo del texto el concepto familia y genotipo se utilizarán como sinónimos (aunque estrictamente no lo sean, ya que no son corresponden a clones).

### Diseño experimental

El diseño experimental fue completamente aleatorizado en cada uno de los hábitats (trasplantes recíprocos), bosque natural y terreno de cultivo elegidos para simular los sitios originales de las poblaciones. En ambos ambientes se introdujeron entre 8–15 individuos por familia de cada población, bajo un arreglo de densidad equivalente. Las plantas fueron asignadas a posiciones dentro de la parcela al azar en una cuadrícula equidistante a 1 m. Se sembraron un promedio de 5.8 ( $d.e. = 2.34$ ) y 6.5 ( $d.e. = 1.92$ ) plantas por familia de la población ruderal y arvense, respectivamente en el bosque natural y de 4.7 ( $d.e. = 1.35$ ) y 4.4 ( $d.e. = 1.66$ ) plantas en el terreno de cultivo. En total hubo 313 plantas en el bosque natural y 231 en el terreno de cultivo. Durante el desarrollo del experimento las plantas trasplantadas en el bosque natural se mantuvieron libres de otras hierbas en un radio de 30 cm, mientras que en el terreno de cultivo se realizó el deshierbe en toda el área. El experimento finalizó cinco meses después de la fecha de trasplante, cuando las plantas habían alcanzado la madurez reproductiva, previo a las primeras heladas.

El trasplante de las plántulas a las parcelas experimentales se realizó en el segundo semestre de 1998, cuando todas las plantas presentaron al menos el primer par de hojas verdaderas. Durante los cinco meses que permanecieron en las parcelas, todas las plantas fueron censadas para los caracteres vegetativos y reproductivos.

### *Caracteres analizados.*

Se cuantificaron y analizaron aquellos caracteres directamente relacionados con el uso reportado por los campesinos y con la adecuación (Tabla 1). Para la obtención de los caracteres foliares, se cosecharon hojas de diferente tamaño en cada individuo. El número de hojas varió de seis a doce, dependiendo de la cantidad total de hojas presentes en las plantas. Las hojas se prensaron y secaron hasta lograr un peso constante. Cada hoja se pesó con una balanza analítica Ohaus Explorer y el área foliar se midió con un medidor de área foliar (Delta-T-Devices, Cambridge, U.K.).

Caracterización del ambiente lumínico.- Para determinar la existencia de una relación entre la cantidad de luz recibida y los caracteres analizados durante el experimento, la variación en la cantidad de luz recibida por cada uno de los individuos creciendo en ambos ambientes se registró con un sensómetro LAI 2000 (LICOR). Trabajos previos han mostrado la relevancia del nivel de sombreado en la plasticidad fenotípica y posible adaptación a ambientes de luz y sombra (Schmitt y Wulff 1993; van Hinsberg 1997). El registro se realizó un sola vez durante todo el experimento eligiéndose un día despejado, colocándose el sensor aproximadamente a la mitad de la longitud total y a un costado de cada planta.

## *Análisis Estadístico*

Se calculó el valor promedio, el error estándar y el coeficiente de variación para los 19 caracteres analizados de las dos poblaciones creciendo en ambos ambientes. El coeficiente de variación se utilizó como una medida de la variación fenotípica entre ambas poblaciones. De algunos caracteres se obtuvieron proporciones: hojas totales/altura del eje, número de ramas en el eje/altura del eje, número de hojas en el eje/altura del eje, número de ramas en la rama/altura de la rama, número de hojas en la rama/altura de la rama. Todos los datos fueron transformados para cumplir los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Las proporciones fueron transformadas al arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción, y el resto fue transformado a su logaritmo. Se aplicaron ANOVA's separadas sobre cada uno de los caracteres y se analizó la distribución de sus residuales. La distribución de los valores en algunos caracteres transformados no fue normal, sin embargo en todos los casos hubo homogeneidad de varianzas entre los grupos.

El peso de la semilla se utilizó como covariable para controlar los posibles efectos maternos sobre el resto de los caracteres (Schmitt 1993). Se realizaron análisis de modelos mixtos de covarianza (ANCOVA, Suma de cuadrados tipo III) (Sokal y Rohlf 1995) sobre cada uno de los caracteres, utilizando el programa SuperANOVA (v1.11 1991, Abacus Concepts). A pesar de detectarse diferencias significativas en el peso promedio de la semilla entre la población arvense y la ruderal (6.570 mg, e.e.= 0.06 y 6.295 mg, e.e.= 0.04, respectivamente;  $SC = 0.00001$ ;  $F = 14.165$  (g.l. = 1,542);  $P < 0.001$ ;  $n = 272$  en ambas poblaciones), no hubo un efecto significativo sobre el resto de los caracteres, por lo que fue eliminada del resto de los análisis (Tabla 2).

Variación al ambiente entre y dentro de poblaciones.- La variación en la respuesta al ambiente entre y dentro de las poblaciones se analizó mediante modelos mixtos con tres factores (ANOVA, Suma de cuadrados tipo III) (Sokal y Rohlf 1995). El análisis se realizó utilizando el procedimiento de SuperANOVA (v1.11 1991). El ambiente y la población se consideraron factores fijos y la familia anidada en la población se consideró factor aleatorio (Miller y Fowler 1993). El cálculo de las F's se realizó de acuerdo a los modelos desarrollados por Underwood (1997) y considerando los criterios de Fry (1992) que toman en cuenta la significancia o no de las interacciones para sobre ellas calcular las F's correspondientes. La F's de la población se calculó sobre  $MS_{fam(pob)}$ , la F's del ambiente y del ambiente x población sobre  $MS_{amb*fam(pob)}$  siempre y cuando este factor fuera significativo en el modelo; el resto se calculó sobre  $MS_{err}$ .

El efecto significativo del ambiente y la población indica la existencia de plasticidad fenotípica y variación genética entre las poblaciones; respectivamente. La significancia de la familia anidada en la población indica la existencia de variación genética intrapoblacional; mientras que la interacción ambiente x población indica que la respuesta plástica promedio difiere entre ambas poblaciones y la interacción ambiente x familia anidada en la población, diferencias intrapoblacionales al ambiente (diferencias entre familias dentro de cada población en las normas de reacción) (Fry 1992; Sultan y Bazzaz 1993a y b).

Variación en las normas de reacción entre las familias de ambas poblaciones.- Los patrones de variación genética dentro de cada población se analizaron mediante sus normas de reacción (Schmitt, Niles y Wulff 1992; Miller y Fowler 1993; Sultan y Bazzaz 1993a). A partir de los valores promedio de las familias por población dentro de cada

ambiente se elaboraron las normas de reacción para todos los caracteres analizados. Para determinar la existencia de diferencias entre familias dentro de cada ambiente, se aplicaron ANOVAS univariados (procedimiento SuperANOVA. v1.11 1991). en aquellos casos donde se hubiera detectado interacción significativa del ambiente x familia (población).

Relación entre la radiación fotosintéticamente activa (RFA) y algunos caracteres de las plantas.- Mientras que en el campo de cultivo la cantidad de luz solar fue prácticamente la misma para todas las plantas, en el bosque natural no. Esta variación en la disponibilidad de luz puede provocar respuestas plásticas a nivel morfológico o fisiológico (Scheiner, Gurevitch y Teeri 1986; Schmitt 1993). Para rechazar la hipótesis (i.e.,  $H_0: \beta_1=0$ , Canavos 1988).), de que la respuesta de los caracteres morfológicos, reproductivos y foliares es independiente a la cantidad de radiación recibida por la planta, se aplicaron análisis de regresión lineal con covariable (procedimiento SuperANOVA. V1.11 1991) sobre los datos transformados de caracteres. La covariable fue la irradiación, y los caracteres analizados fueron: las hojas totales, número de ramas en la rama más larga, longitud de la rama, botones totales, frutos maduros, masa foliar, área foliar y masa específica

## RESULTADOS

Variación en la respuesta al ambiente entre poblaciones.- En general se detectó gran variabilidad fenotípica (Tabla 3). Los Coeficientes de Variación (CV) variaron entre 30.81% y 319%. El patrón de variación entre ambientes fue el siguiente: En el bosque natural, el rango de variación de los CV fue de 41% - 319% y 41.25% - 274.58% para la

población ruderal y arvense, respectivamente. En el terreno de cultivo, los rangos de variación fueron de 34.81% - 196.93% y 30.81% - 174.34% para la población ruderal y arvense, respectivamente. En general, los coeficientes fueron más altos y el rango mayor en el bosque natural. A nivel de población, el rango en los coeficientes de variación fue mayor en la población ruderal, aunque algunas variables presentaron mayores *CV* en la población arvense. Los caracteres que en general presentaron los coeficientes de variación más altos fueron los relacionados con la ramificación secundaria, terciaria y con caracteres reproductivos. Con respecto a los datos foliares, solamente la masa foliar presentó gran variación en el bosque natural (Tabla 3) (Fig. 1).

Los ANOVA mixtos mostraron que el efecto del ambiente fue significativo en casi todos los caracteres analizados, con excepción del número de hojas en el eje/altura del eje y el número de hojas en la rama/altura de la rama y el área foliar (que fue marginalmente significativo ( $P = 0.0508$ )) (Tabla 4). El resto de las variables presentaron valores promedio significativamente mayores en el terreno de cultivo, lo que sugiere que el ambiente es un factor determinante en la variación morfológica observada entre ambas poblaciones (Tablas 3 y 4).

Por el contrario, no se detectó diferenciación genética entre ambas poblaciones ya que ningún carácter difirió significativamente ( $P > 0.05$ ). Tampoco se detectó variación en la respuesta al ambiente entre ambas poblaciones, lo que indica que el patrón de respuesta plástica es en el mismo sentido (convergencia fenotípica).

Variación genética en la respuesta al ambiente dentro de las poblaciones.- Se detectó variación genética dentro de las poblaciones (i.e. diferencias significativas en la

interacción ambiente x familia anidada en la población) en dos caracteres reproductivos y los tres foliares (Tabla 5).

En la mayoría de los casos, los patrones de respuesta al ambiente fueron similares entre las familias de ambas poblaciones, ilustrado por las normas de reacción (Fig. 2). En el bosque natural los valores promedio son bajos y uniformes, mientras que en el terreno de cultivo se observa un incremento en los valores promedio de la mayoría de las familias de ambas poblaciones. Los tres caracteres foliares, a diferencia de los otros caracteres, no mostraron convergencia en el ambiente ruderal y mostraron gran variación en las normas de reacción (normas no paralelas).

Relación entre la radiación solar recibida y algunas variables analizadas.- La cantidad de luz recibida en ambos ambientes varió considerablemente. En promedio, el bosque natural recibió aproximadamente la mitad de la luz que llega al terreno de cultivo ( $x = 0.788 \mu\text{moles}/\text{m}^2/\text{seg}$  (e.e. = 0.019) y  $x = 1.700 \mu\text{moles}/\text{m}^2/\text{seg}$  (e.e. = 0.0), respectivamente. En el bosque natural la cantidad de luz recibida por las plantas varió entre 0.02 a  $1.85 \mu\text{moles}/\text{m}^2/\text{seg}$ , mientras que en el terreno de cultivo la radiación fue 100% homogénea.

Los análisis de regresión lineal con covariable mostraron que ambas poblaciones no difieren en ninguno de los caracteres analizados. La cantidad de luz recibida determina el comportamiento de caracteres como hojas totales, número de ramas en la rama, altura de la rama, botones totales, frutos maduros y área foliar (Fig. 3) (Tabla 6). Se detectó interacción significativa en el número de ramas en la rama, área foliar y peso foliar, lo que indica que la respuesta de las poblaciones a los cambios de luz no es igual.



En los tres casos el cambio de la pendiente es mayor en la población ruderal y la ordenada al origen es menor.

## DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos del estudio con *Anoda cristata* indicaron que: 1) no existe diferenciación genética entre la población ruderal y arvense, 2) *A. cristata* tiene una gran capacidad de respuesta plástica a la variación ambiental representada por el bosque y el terreno de cultivo y 3) existe variación genética intrapoblacional para algunos caracteres vegetativos, foliares y de adecuación, algunos de ellos directamente relacionados con el uso que le dan los campesinos.

Diferenciación genética entre las poblaciones ruderales y arvenses. - La ausencia de diferenciación genética en *Anoda cristata* pudiera deberse a que ha evolucionado una respuesta plástica como respuesta a los ambientes diferentes. De hecho se ha predicho que las plantas anuales deberían evolucionar una respuesta plástica para maximizar su adecuación en ambientes variables (Schlichting 1986; Sultan y Bazzaz 1993a). Sin embargo, también es cierto que se puede tender hacia la divergencia genética debida a la diferencia en las condiciones del ambiente (i. e., homogeneidad ambiental en agrohábitats para las arvenas; Barrett 1988) por el hecho de que las arvenses reciben mayor cantidad de nutrientes al fertilizar el terreno.

Hay evidencias en uno y otro sentido. Los trabajos realizados por Andersson (1989) y Hermanutz y Weaver (1996) sugieren que la selección favorecerá, en ambientes variables, genotipos con grandes niveles de plasticidad fenotípica, mientras que los trabajos de Scheiner y Goodnight (1984); Andersson (1989), Platenkamp y Shaw (1992);

Schmitt (1993) y Dudley y Schmitt (1995), han encontrado diferenciación genética entre las poblaciones.

Sin embargo, otros factores que no fueron analizados pudieran estar determinando la ausencia de diferenciación genética: 1) su sistema reproductivo. *A. cristata* presenta dicogamia, en la cual los estambres maduran primero y cuando el polen ha sido acarreado en su mayoría por himenópteros (abejas y abejorros) maduran los estigmas, favoreciendo el intercambio genético (flujo génico), y debilitando el efecto de la selección. 2) La cercanía entre ambas poblaciones y 3) la homogeneidad ambiental. Winn y Evans (1991) mencionan que la homogeneidad ambiental entre poblaciones puede llevar a presiones de selección más consistentes y promoverse una diferenciación adaptativa entre las poblaciones en las respuestas plásticas, mientras que ambientes que pueden fluctuar incluso de un año a otro pueden debilitar el efecto de la selección, tal como ocurre en el ambiente ruderal de *Anoda cristata*. Posiblemente el material genético colectado de un año a otro sea reflejo de este efecto, eliminando las diferencias genéticas entre poblaciones obtenidas en el experimento de 1996.

Plasticidad fenotípica.- La plasticidad fenotípica observada en *Anoda cristata* aparentemente ha resultado de su capacidad de responder a ambientes cambiantes (Spitze y Sadler 1996; van Tienderen 1997) y esta plasticidad es la que ha permitido probablemente su sobrevivencia e invasión de los agrohábitats.

La variación observada en los dos ambientes analizados (bosque natural y terreno de cultivo) pudiera estar relacionada con la luz (como lo demuestran los resultados de los ANCOVA's) y otros factores asociados no analizados en este trabajo (humedad y por tanto disponibilidad de nutrientes, y temperatura), aunque es posible que otros factores

no relacionados con la luz puedan intervenir en dicha variación. La relación entre la cantidad de luz recibida y algunos caracteres cuantificados en este estudio dentro del bosque natural (ambiente con mayor variación en luz), indican que variaciones muy pequeñas en este factor pueden generar cambios relacionados con la asignación de recursos, crecimiento y caracteres fisiológicos. La detección de interacción significativa de la población x radiación para el número de ramas en la rama sugiere que la respuesta de ambas poblaciones a la radiación no es igual. Al parecer, la población ruderal es más flexible en ajustar su arquitectura a los cambios de radiación. Esta misma flexibilidad pudiera ser la responsable de que en el terreno de cultivo responda de manera similar que la población arvense. Por el contrario, la población arvense mostró una reacción homeostática a este factor, lo que pudiera implicar que dentro del bosque natural los costos para esta homeostasis son mayores (van Tienderen 1997).

Sin embargo, esta capacidad de mostrar fenotipos alternativos en ambientes diferentes no necesariamente implica una plasticidad adaptativa (i.e. plástico/no plástico)(Bradshaw 1965; Spitze y Sadler 1996; van Tienderen 1997). Para que ocurra evolución de la plasticidad fenotípica y tenga, por consiguiente, un valor adaptativo, la plasticidad debe involucrar ajuste en la adecuación o en caracteres asociados a ésta en condiciones ambientales particulares (Sultan y Bazzaz 1993b). Además, debe existir variación genética en respuesta al ambiente (Platenkamp y Shaw 1992) que representa potencial para la selección (relacionada con los patrones en las normas de reacción y la distribución de la variación ambiental)(Sultan y Bazzaz 1993a). También requiere de que no haya costos de la plasticidad (i.e., que exista capacidad de mantener homeostasis en todos los ambientes) (van Tienderen 1991) y que no ocurra migración o deriva génica,

procesos que podrían limitar la evolución de la plasticidad fenotípica. Particularmente, sólo si algunos de los fenotipos alternativos incrementan su adecuación en sus respectivos ambientes, entonces la plasticidad fenotípica será adaptativa (Via 1987; Spitze y Slader 1996).

Se observaron respuestas en los caracteres foliares están directamente relacionados con la fotosíntesis y el crecimiento de las plantas. La masa foliar y la masa foliar específica mostraron un incremento significativo en el terreno de cultivo. Estos cambios en respuesta a las condiciones de luz se consideran una aclimatación fotosintética que frecuentemente está asociada a cambios anatómicos y fisiológicos de las hojas. Hubo un aumento en el volumen de tejido fotosintético por unidad de área foliar y mayor masa foliar por unidad de área bajo condiciones de mayor cantidad de luz (Chazdon y Kaufmann 1993); ambas características están relacionadas con un aumento en la capacidad fotosintética (Mian et al. 1998).

En relación al área foliar, aunque hubo diferencias marginalmente significativas entre ambientes, los valores promedio son mayores en el bosque natural y, dentro de éste, en la población ruderal. Esto que sugiere que este carácter en esta población tiene mayor flexibilidad para ajustarse a las variaciones en el ambiente.

Variación genética intrapoblacional.- Teóricamente los caracteres reproductivos relacionados con la adecuación presentan poca variación genética (Billington, Mortimer y McNeilly 1988; Mitchell-Olds y Bergelson 1990, Platnekamp y Shaw 1992) ya que han ésta ha sido depurada por la selección natural. En este estudio se observó un comportamiento contrario. De hecho, únicamente los caracteres reproductivos mostraron variación genética entre las familias dentro de cada población.

Se ha mencionado que el mantenimiento de una baja variación en rasgos relacionados con la adecuación requiere de cumplir ciertos aspectos: 1) que la selección se mantenga en dirección constante por largos períodos, 2) que no existan correlaciones genéticas negativas entre caracteres bajo selección y asociados con la adecuación, 3) que la selección no varíe en su dirección en ambientes heterogéneos y que la variación genética sea la apropiada para que opere la selección (Falconer y Mackay 1996, Núñez-Farfán 1991) y 4) que los patrones de variación genética dentro de cada población no presenten interacción genotipo-ambiente (i.e. normas de reacción sean paralelas). En el caso de *Anoda cristata* el mantenimiento de la variación genética en estos caracteres en parte se debe a que hay interacción genotipo-ambiente. Por otra parte, es probable que la presión selectiva por parte de los campesinos, si existe, no sea lo suficientemente intensa y/o constante temporalmente (i.e. fluctuante, Via y Lande 1985).

Es posible, también, que aunque los campesinos seleccionen los mejores genotipos por determinadas características, muchos de esos genotipos no alcancen a reproducirse o disminuyen su esfuerzo reproductivo debido a prácticas culturales de cosecha de follaje, que es una práctica necesaria para obtener las hojas y tallos (ver más adelante cap. 5).

Finalmente, cuando las plantas empiezan a producir los primeros frutos, los campesinos las abandonan argumentando que cambia la consistencia de las hojas (se hacen más fibrosas). De esta manera se permite que las plantas culminen su ciclo reproductivo normal. Debido a que no se seleccionan ni se almacenan las semillas de los mejores individuos, todas las semillas caen al suelo formando así un reservorio genético en donde se encuentran todos los genotipos presentes. De esta forma, aunque hubiese

una selección de genotipos en una generación particular, es posible que en otros años la selección se relaje y permita la coexistencia de genotipos menos aptos (cabe recalcar que las semillas de las arvenses pueden permanecer latentes durante varios años).

Variación genética en las normas de reacción.- En cuanto a la existencia de variación genética como respuesta al ambiente, esta se detectó en las familias analizadas en este estudio en varios de los caracteres arquitectónicos, foliares y reproductivos, aunque también se encontró interacción genotipo-ambiente para los dos últimos grupos de caracteres. Mientras que la presencia de variación genética en caracteres arquitectónicos dentro de cada población revela diferencias en el desempeño de las familias que pueden ser blanco de selección, los caracteres foliares y reproductivos dentro de cada población pueden no serlo debido a que, si bien existe potencial para que opere la selección, también existe interacción significativa del ambiente x familia(población). Esto pudiera representar una restricción al efecto de la selección y a la diferenciación entre ambas poblaciones y, por el contrario, favorecer el mantenimiento de la variación genética, particularmente si hay variación espacial y temporal en factores que pueden ser relevantes dentro de los ambientes estudiados. Estos aspectos han sido discutidos por Scheiner y Goodnight (1984); Via y Lande (1985) y Sultan y Bazzaz (1993a y b y citas).

Plasticidad fenotípica y Domesticación de plantas.- La gran capacidad de respuesta plástica de *Anoda cristata*, ha favorecido su sobrevivencia en los agrohábitats. Dentro de éstos, una fuerza selectiva importante es la que potencialmente puede ejercer el hombre sobre las distintas especies. Las restricciones ecológicas y evolutivas analizadas en párrafos anteriores, aunadas al hecho de que los campesinos de Santiago Mamalhuazuca

no estén ejerciendo una selección intensa y continua, han impedido la diferenciación genética entre las poblaciones ruderal y arvense. De acuerdo con las observaciones en el campo, los campesinos de Santiago Mamalhuazuca utilizan diversos individuos que crecen dentro de sus agrohábitats en determinado momento dentro de su ciclo de vida, pero no están eliminando genotipos indeseables o poco apetecibles. Esto sugiere que el hecho de tolerar individuos dentro de los agrohábitats no genera *per se* diferenciación genética con respecto a las poblaciones silvestres. Sería necesario realizar una “tolerancia selectiva” (más no una selección intensiva y metódica) de los individuos que promueva la diferenciación morfológica y genética (Casas y Caballero 199 ).

Finalmente, la evidencia presentada en este estudio no apoya la hipótesis de que las poblaciones de *A. cristata* se estén diferenciando, ni que la población arvense se haya especializado al agrohábitat. El manejo que están ejerciendo los campesinos de Santiago Mamalhuazuca sobre la población arvense no representa en estos momentos una fuerza selectiva intensa. Sin embargo, el hecho de detectar variación genética intrapoblacional, así como variación en las normas de reacción pudieran potencialmente posibilitar la evolución de normas de reacción superiores, o bien la adaptación local y la diferenciación genética de las poblaciones. Si bien el análisis de las poblaciones mostró estos patrones de variación infraespecífico en ausencia del manejo (corte de follaje), es necesario determinar las posibles diferencias en respuesta al corte en genotipos de ambas poblaciones.

## **AGRADECIMIENTOS**

Agradecemos a Isabel Oble, Lydia Ramírez, Eduardo A. Delgadillo, Rosa María Delgadillo, Ernesto Delgadillo y Rafael Torres por el apoyo incondicional durante el trabajo de campo y laboratorio. Agradecemos el apoyo financiero brindado por el Programa de Apoyo para Estudios de Posgrado (PADEP) de la Universidad Nacional Autónoma de México durante 1998. El CONACYT apoyó con una beca de Doctorado a B.R.



## BIBLIOGRAFÍA

- Andersson, S. 1989. Phenotypic plasticity in *Crepis tectorum* (Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution* 168: 19-38.
- Antonovics, J. Y R.B. Primack. 1982. Experimental ecological genetics in *Plantago*. VI: The demography of seedling transplants of *P. lanceolata*. *Journal of Ecology* 70: 55-75.
- Barrett, S.C. 1988. Genetics and evolution of agricultural weeds. En: Miguel A. Altieri y Matt Liebman (eds.). *Weed management in agroecosystems. Ecological approaches*. CRC Press, Boca Ratón. Pp. 67-73.
- Billington, H.L., A.M.Mortimer y T. McNeilly. 1988. Divergence and genetic structure in adjacent grass populations. I. Quantitative genetics. *Evolution* 42: 1267-1277.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advanced Genetics* 13: 115-155.
- Canavos, G.C. 1988. *Probabilidad y Estadística*. Mc.Graw-Hill, México. Pp. 443-476.
- Chazdon, R.L. y S. Kaufmann. 1993. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Functional Ecology* 7: 385-394.
- Dudley, S.A. y J. Schmitt. 1995. Genetic differentiation in morphological responses to simulated foliage shade between populations of *Impatiens capensis* from open and woodland sites. *Functional Ecology* 9: 655-666.
- Falconer, D.S. y T.F.C. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. Longman, England. 464 pp.

- Fry, J.D. 1992. The mixed – model analysis of variance applied to quantitative genetics: biological meaning of the parameters. *Evolution* 46: 540-550.
- Fryxell, P.A. Malvaceae of Mexico. *Systematic Botany Monographs* 25: 1-522.
- JMP. 1995. JMP Statistics and graphics guide. SAS Institute Inc. Cary, NC. 593 pp.
- Hermanutz, L.A. y S.E. Weaver. 1996. Agroecotypes or phenotypic plasticity? Comparison of agrestal and ruderal populations of the weed *Solanum ptycanthum*. *Oecologia* 105: 271-280.
- Lawrence. 1984.
- Mian, M.A.R., R. Wells, T.E. Carter Jr., D.A. Ashley y H.R. Boerma. 1998. RFLP tagging of QTLs conditioning specific leaf weight and leaf size in soybean. *Theoretical Applied Genetics* 96: 354-360.
- Miller, R.E. y N.L. Fowler. 1993. Variation in reaction norms among populations of the grass *Bouteloua rigidisetata*. *Evolution* 47: 1446-1455.
- Mitchell-Olds, T y J. Bergelson. 1990.+ Statistical genetics of an annual plant, *Impatiens capensis*. I. Genetic basis of quantitative variation. *Genetics* 124: 407-415.
- Núñez-Farfán, J. 1991. Biología evolutiva de *Datura stramonium* L. en el Centro de México: selección natural de la resistencia a los herbívoros, sistema de cruzamiento y variación genética intra e interpoblacional. Ph.D diss. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Pigliucci, M., J. Whitton y C.D. Schlichting. 1995. Reaction norms of *Arabidopsis*. I. Plasticity of characters and correlations across water, nutrient and light gradients. *Journal of Evolutionary Biology* 8: 421- 438.

Platenkamp, G.A.J. y R.G.Shaw. 1992. Environmental and genetics constrains on adaptive population differentiation in *Anthoxanthum odoratum*. Evolution 46: 341-352.

Rendón, B. y J. Núñez-Farfán. 1998. Genética Evolutiva del proceso de domesticación en plantas. Boletín de la Sociedad Botánica de México 63: 131-151.

y J. Núñez-Farfán. 1988. Population differentiation and phenotypic plasticity of wild and agrestal populations of the annual *Anoda cristata* (Malvaceae) growing in two contrasting habitats. Plant Ecology. En revisión.

R. Bye y J. Núñez-Farfán. 2000. Ethnobotany of *Anoda cristata* (L.) Schl. (Malvaceae) in central Mexico: uses, management and population differentiation in the community of Santiago Mamalhuazuca, Ozumba, State of Mexico. Economic Botany. Enviado.

Shaw, R.G. 1986. Response to density in a wild population of the perennial herb *Salvia lyrata*: variation among families. Evolution 40: 492-505.

Scheiner, S.M. y Ch.J. Goodnight. 1984. The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in populations of the grass *Danthonia spicata*. Evolution. 38: 845-855.

Gurevitch, M.J. y Teeri J.A. 1984. A genetic analysis of the photosynthetic properties of populations of the grass *Danthonia spicata*. Oecologia 64: 74-77.

Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. Annual Review of Ecology and Systematics 17: 667-693.

Schlichting, C.D. y M. Pigliucci. 1995. Gene regulation, quantitative genetics and the evolution of reaction norms. Evolutionary Ecology 9: 154-168.

Schmitt, J., J. Niles y R.D. Wulff. 1992. Norms of reaction of seed traits to maternal environments in *Plantago lanceolata*. *The American Naturalist* 139:451-466.

1993. Reaction norms of morphological and life-history traits to light availability in *Impatiens capensis*. *Evolution* 47: 1654-1668.

y R.D. Wulff. 1993. Light spectral quality, phytochrome and plant competition. *Trends in Ecology and Evolution* 8: 74-81.

Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1995. *Biometry*. 3<sup>ed.</sup>, W.H. Freeman, New York.

Spitze, K. Y T.D. Sadler. 1996. Evolution of a generalist genotype: multivariate analysis of the adaptiveness of phenotypic plasticity. *The American Naturalist* 148: s108-s123.

Sultan, S.E. 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biology* 21: 127-178.

Sultan, S.E. y F.A. Bazzaz. 1993a. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution* 47: 1009-1031.

Sultan, S.E. y F.A. Bazzaz. 1993b. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. II. Norms of reaction to soil moisture and the maintenance of genetic diversity. *Evolution* 47: 1032-1049.

Till-Bottraud, I., L. Wu y J. Harding. 1990. Rapid evolution of life history traits in populations of *Poa annua* L. *Journal of Evolutionary Biology* 3: 205-224.

Underwood, A.J. 1997. *Experiments in Ecology*. Cambridge Univ. Press. London. Pp 358-384.

Van Hinsberg, A. Morphological variation in *Plantago lanceolata* L.: effects of light quality and growth regulators on sun and shade populations. *Journal of Evolutionary Biology* 10: 687-701.

Van Tienderen, P.H. 1991. Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environments. *Evolution* 45: 1317-1331.

1997. Generalists, specialists, and the evolution of phenotypic plasticity in sympatric populations of distinct species. *Evolution* 51: 1372-1380.

Via, S y R. Lande. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39: 505-522.

1987. Evolution of genetic variability in a spatially heterogeneous environment: Effects of genotype – environment interaction. *Genet. Research* 49: 147-156.

Winn, A.A. y A.S. Evans. 1991. Variation among populations of *Prunella vulgaris* L. in plastic responses to light. *Functional Ecology* 5: 562-571.

Tabla 1. Caracteres vegetativos y reproductivos analizados durante el experimento de trasplantes recíprocos con dos poblaciones de *Anoda cristata*.

Carácter	Fecha de cuantificación
<b>VEGETATIVOS</b>	
Altura del eje	C/15 días
Hojas nuevas en el eje (primarias)	"
Hojas nuevas en ramas laterales (secundarias y terciarias)	"
Ramas nuevas en el eje (primarias)	"
Ramas nuevas laterales (secundarias y terciarias)	"
Altura de rama	"
Número de ramas totales en rama	"
Número de hojas totales en rama	"
<b>REPRODUCTIVOS</b>	
Número de botones totales	"
Número de flores totales	"
Número de frutos maduros totales	"
<b>CARACTERES FOLIARES</b>	
masa foliar (g)	A los 3 meses
Área foliar (mm <sup>2</sup> )	A los 3 meses
masa foliar específica (mg/mm <sup>2</sup> )	A los 3 meses

Tabla 2. Análisis de Covarianza del peso de la semilla sobre caracteres vegetativos y reproductivos de dos poblaciones de *Anoda cristata*. El peso de las semillas no tuvo efecto significativo sobre ningún carácter ( $p > 0.05$ ).

Carácter	Población		Peso de la semilla		Población x peso de la semilla		error
	<i>g.l. = 1</i>		<i>g.l. = 1</i>		<i>g.l. = 1</i>		<i>g.l. = 532</i>
	CM	F	CM	F	CM	F	CM
Hojas totales	0.5077	2.7459	0.0971	0.5253	0.5103	2.7599	0.1849
Ramas totales	0.0521	1.4912	0.0067	0.1918	0.0583	1.6676	0.0349
Altura del eje	0.3111	2.4704	0.2155	1.7111	0.3607	2.8639	0.1259
Hojas totales/altura del eje	0.0051	0.0209	0.0412	0.1703	0.0002	0.0008	0.2419
Número de ramas en eje	0.0100	0.6549	0.0097	0.6305	0.0108	0.7034	0.0153
Número ramas en eje/altura del eje	0.0027	0.0659	0.0030	0.0725	0.0041	0.0997	0.0414
Número hojas en eje	0.0941	1.9436	0.0325	0.6704	0.1136	2.3445	0.0484
Número hojas en eje/altura de eje	0.0666	1.9148	0.7882	2.2666	0.0717	2.0619	0.0348
Altura de rama	0.1914	2.1561	0.1414	1.5930	0.2152	2.4235	0.0888
Número de ramas en rama	0.0057	0.7947	0.0001	0.0176	0.0055	0.7595	0.0072
Número de ramas en rama/altura de rama	0.00005	0.0013	0.0129	0.3326	0.00002	0.0006	0.0389
Número de hojas en rama	0.0339	2.3378	0.0162	1.1143	0.03510	2.4139	0.0145
Número hojas en rama/altura de rama	0.0015	0.0124	0.0003	0.0021	0.0013	0.0109	0.1221
Número botones	0.2901	2.4254	0.0591	0.4943	0.3123	2.6111	0.1196
Número flores	0.0284	0.7972	2.38E-6	0.00007	0.0333	0.9358	0.0356
Número frutos maduros	0.0039	0.2514	0.0091	0.5823	0.0048	0.3113	0.01559

Tabla 3. Valores promedio, error estándar (entre paréntesis) y coeficientes de variación (%) de los caracteres medidos en dos poblaciones de *Anoda cristata* creciendo en dos ambientes contrastantes.

Carácter	Bosque Natural				Terreno de cultivo			
	<i>Ruderal</i>	CV'	<i>Arvense</i>	CV'	<i>Ruderal</i>	CV'	<i>Arvense</i>	CV'
Hojas totales	29.317 (1.954)	84.56	27.392 (1.953)	86.74	103.1 (11.08)	110.59	98.17 (8.34)	93.01
Ramas totales	3.09 (0.29)	116.97	3.20 (0.31)	117.48	13.89 (1.63)	120.60	16.76 (1.63)	96.11
Altura del eje	28.77 (1.55)	68.38	29.74 (1.67)	68.10	44.55 (2.01)	52.77	41.36 (2.12)	49.31
Hojas totales/altura del eje	1.47 (0.22)	187.4	1.28 (0.12)	115.2	2.52 (0.23)	95.36	2.15 (0.14)	73.3
Número de ramas en eje	4.48 (0.31)	86.56	3.99 (0.28)	85.75	8.85 (0.41)	48.04	9.25 (0.4)	47.43
Número ramas en eje/altura del eje	0.17 (0.02)	139.88	0.15 (0.02)	143.84	0.25 (0.01)	64.23	0.24 (0.02)	101.64
Número hojas en eje	9.82 (0.33)	41.97	9.93 (0.34)	41.25	15.30 (0.52)	34.81	15.88 (0.45)	30.81
Número hojas en eje/altura de eje	0.493 (0.028)	72.41	0.487 (0.029)	73.31	0.48 (0.027)	59.37	0.44 (0.025)	62.11
Altura de rama	14.67 (1.298)	112.24	14.46 (1.439)	121.08	35.37 (2.217)	64.54	37.93 (2.059)	59.46
Número de ramas en rama	0.63 (0.09)	200.00	0.44 (0.08)	220.96	3.68 (0.286)	79.97	3.45 (0.274)	87.16
Número de ramas en rama/altura de rama	0.024 (0.005)	266.67	0.011 (0.002)	218.18	0.093 (0.007)	81.72	0.081 (0.005)	74.07
Número de hojas en rama	4.09 (0.254)	78.78	3.79 (0.241)	77.11	9.63 (0.414)	44.27	9.692 (0.36)	40.74
Número hojas en rama/altura de rama	0.43 (0.049)	144.76	0.47 (0.063)	162.45	0.39 (0.032)	83.42	0.337 (0.022)	70.03
Número botones	15.14 (1.187)	99.44	14.08 (1.234)	106.65	63.132 (8.197)	133.68	62.64 (6.184)	108.13
Número flores	1.522 (0.248)	206.77	1.405 (0.223)	192.88	10.425 (1.507)	148.81	10.642 (1.374)	141.46
Número frutos maduros	0.404 (0.102)	319.55	0.358 (0.081)	274.58	4.76 (0.857)	185.66	4.46 (0.668)	164.04
Masa foliar (g)	0.028 (0.001)	100.0	0.027 (0.001)	135.71	0.033 (0.001)	69.69	0.038 (0.001)	84.21
Area foliar (mm <sup>2</sup> )	470.054 (14.382)	80.02	438.02 (12.980)	79.69	234.82 (10.47)	68.68	405.15 (12.26)	77.34
Masa foliar específica (mg/mm <sup>2</sup> )	0.0620 (0.001673)	70.54	0.0629 (0.000779)	52.83	0.0945 (0.00159)	37.77	0.0958 (0.00185)	49.63



Tabla 4. Análisis de Varianza de caracteres vegetativos y reproductivos en familias de *Anoda cristata* correspondientes a dos poblaciones (ruderal y arvense) creciendo en dos ambientes contrastantes. (Resultados de *F* para modelo tipo III de efectos fijos). (Se indican los grados de libertad (g.l.), los cuadrados medios (CM), el radio *F* y la significancia:  $p < 0.05^*$  ;  $p < 0.01^{**}$ ;  $p < 0.001^{***}$ ).

Carácter	Ambiente		Población		Familia (Población)		A x P		A x F(población)		Residual
	CM	<i>F</i>	CM	<i>F</i>	CM	<i>F</i>	CM	<i>F</i>	CM	<i>F</i>	
	g.l. = 1		g.l. = 1		g.l. = 49		g.l. = 1		g.l. = 49		
Hojas totales	30.698	263.789***	0.001	0.008	0.176	1.512*	0.069	0.589	0.126	1.086	0.116
Ramas totales	5.138	138.259***	0.01	0.447	0.037	1.617**	0.002	0.089	0.029	1.255	0.023
Altura del eje	6.055	55.736***	0.166	1.005	0.165	1.515*	0.201	1.851	0.094	0.869	0.109
Hojas totales/altura del eje	17.515	88.508***	0.275	0.978	0.281	1.422*	0.236	1.195	0.197	0.994	0.198
Número de ramas en eje	2.015	187.982***	0.002	0.224	0.014	1.308	0.025	2.374	0.011	1.031	0.011
Número ramas en eje/altura del eje	2.649	74.759***	0.019	0.528	0.027	0.757	1-324e-5	3.737e-4	0.041	1.162	0.035
Número hojas en eje	5.672	162.55***	0.063	1.066	0.059	1.695**	0.039	1.127	0.032	0.910	0.035
Número hojas en eje/altura de eje	0.023	0.662	0.016	0.448	0.037	1.060	0.044	1.254	0.026	0.748	0.035
Altura de rama	11.266	176.507***	0.049	0.765	0.079	1.239	0.134	2.092	0.071	1.118	0.064
Número de ramas en rama	1.248	291.087***	1.84E-05	0.003	0.007	1.674**	0.002	0.489	0.006	1.382	0.004
Número de ramas en rama/altura de rama	4.946	174.292***	0.015	0.517	0.030	1.065	0.016	0.563	0.026	0.918	0.028
Número de hojas en rama	2.633	297.296***	3.384E-05	0.004	0.010	1.177	0.009	0.996	0.010	1.162	0.009
Número hojas en rama/altura de rama	0.315	2.456	0.128	1.575	0.081	0.631	0.038	0.382	0.099	0.773	0.128
Número botones	16.509	200.932***	0.046	0.379	0.121	1.476*	0.134	1.630	0.094	1.145	0.082
Número flores	4.011	110.515***	0.029	0.596	0.049	1.994***	0.040	1.107	0.036	1.481*	0.024
Número frutos maduros	1.408	71.664***	0.004	0.171	0.022	1.944***	0.006	0.280	0.020	1.745**	0.011
masa foliar	0.303	12.182**	0.028	2.878	0.025	7.527***	0.015	1.572	0.010	2.892***	0.003
Area foliar	1194.68	4.023	190.468	1.769	296.951	7.488***	219.268	2.037	107.6418	2.700***	39.868
masa foliar específica	0.002	321.100***	2.642E-6	0.582	5.972E-6	3.087***	5.680E-8	0.013	4.538E-06	2.345***	1.935E-6

Tabla 5.- Análisis de Varianza univariados para caracteres reproductivos y foliares. Estos se aplicaron para determinar la significancia de las interacciones ambiente x familia (población) ( $p < 0.05^*$ ;  $p < 0.01^{**}$ ;  $p < 0.001^{***}$ ).

Carácter	Ruderal						Arvense					
	Bosque Natural			Terreno de cultivo			Bosque Natural			Terreno de cultivo		
	<i>g.l.</i>	<i>C.M.</i>	<i>F</i>	<i>g.l.</i>	<i>C.M.</i>	<i>F</i>	<i>g.l.</i>	<i>C.M.</i>	<i>F</i>	<i>g.l.</i>	<i>C.M.</i>	<i>F</i>
úmero flores	f= 24 r= 136	f= 0.009 r= 0.007	1.344	f= 24 r= 81	f= 0.051 r= 0.056	0.593	f= 25 r= 122	f= 0.008 r= 0.001	1.417	f= 25 r= 95	f= 0.089 r= 0.047	1.880*
úmero frutos maduros	f= 24 r= 136	f= 0.001 r= 0.002	0.749	f= 24 r= 81	f= 0.029 r= 0.029	0.435	f= 25 r= 122	f= 0.001 r= 0.001	1.149	f= 25 r= 95	f= 0.042 r= 0.023	1.851*
asa foliar	f= 21 r= 662	f= 341.4 r= 49.34	6.920***	f= 21 r= 487	f= 95.206 r= 29.494	3.228***	f= 25 r= 667	f= 212.35 r= 43.49	4.883***	f= 25 r= 625	f= 219.9 r= 34.688	6.341***
rea foliar	f= 21 r= 662	f= 0.022 r= 0.003	6.471***	f= 21 r= 487	f= 0.010 r= 0.003	3.251***	f= 25 r= 667	f= 0.014 r= 0.003	4.667***	f= 25 r= 625	f= 0.025 r= 0.004	6.650***
asa foliar específica	f= 21 r= 662	f= 1xe-5 r= 2.5xe-6	2.336***	f= 21 r= 487	f= 1xe-5 r= 1.7xe-6	3.377***	f= 25 r= 667	f= 1xe-5 r= 1.1xe-6	4.923***	f= 25 r= 625	f= 3.9xe-6 r= 2.3xe-6	1.709***

Tabla 6.- Resultado de los Análisis de Covarianza entre algunos caracteres vegetativos, reproductivos y foliares y la cantidad de luz recibida ( $\mu\text{moles}/\text{m}^2/\text{seg}$ ) de los individuos de las poblaciones ruderal y arvense de *Anoda cristata* creciendo en el bosque natural ( $p < 0.05^*$ ;  $p < 0.01^{**}$ ;  $p < 0.001^{***}$ ).

Carácter	Origen		Radiación		Origen x Radiación		Residual
	g.l. = 1		g.l. = 1		g.l. = 1		g.l. = 304+
	C.M.	F	C.M.	F	C.M.	F	C.M.
Hojas totales	0.0599	0.598	0.897	8.938**	0.280	2.792	0.1004
Ramas en la rama	0.0011	0.676	0.011	7.016**	0.009	5.497*	0.002
Altura de la rama	0.051	0.730	0.799	11.497***	0.102	1.472	0.069
Botones totales	0.025	0.497	0.482	9.722**	0.099	2.007	0.049
Frutos maduros	0.0002	0.171	0.017	12.390***	0.0007	0.461	0.001
Masa foliar	77.237	1.419	64.273	1.181	379.604	6.976**	54.420
Area foliar	0.013	3.561	0.037	9.945**	0.022	5.928*	0.004
Masa específica	8xe-5	1.935	1xe-5	0.334	1xe-5	0.314	4xe-5

+ para caracteres foliares los g.l. = 1368

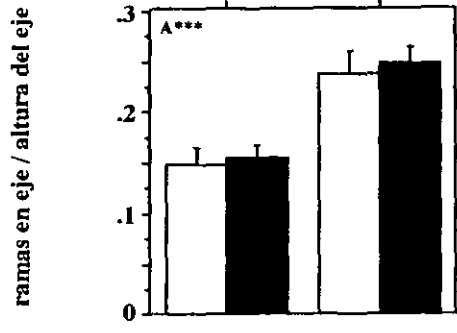
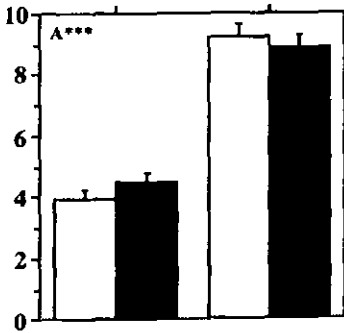
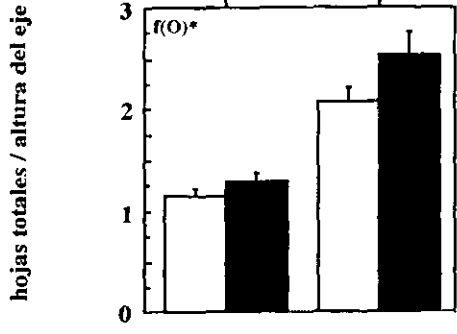
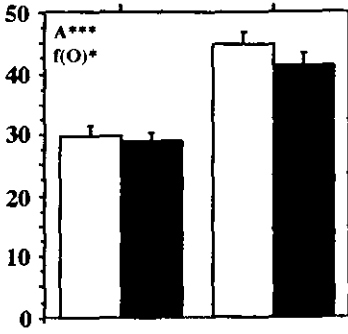
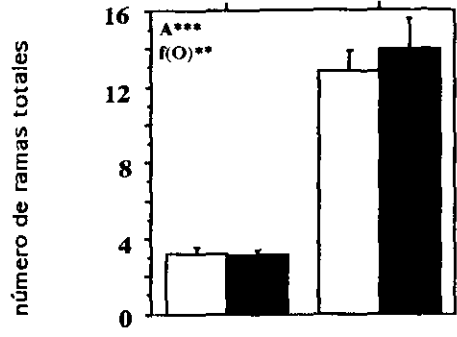
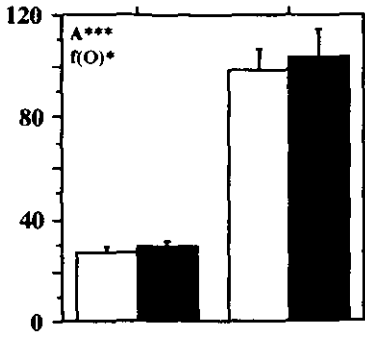
Figura 1 Valores promedio de 19 caracteres vegetativos y reproductivos de dos poblaciones de *A. cristata* creciendo en: bosque natural y terreno de cultivo. Se indican los errores estándar

Figura 2. Normas de reacción para caracteres reproductivos y foliares de familias de hermanos completos procedentes de dos poblaciones de *A. cristata* analizadas en un experimento de trasplantes recíprocos.

Figura 3. Relación entre la radiación fotosintéticamente activa (PAR) y algunos caracteres vegetativos y reproductivos en dos poblaciones de *A. cristata* (ruderal \_\_\_\_\_ vs arvense\_ \_\_\_\_\_) creciendo en el bosque natural.

Fig.1

□ arvense  
 ■ ruderal



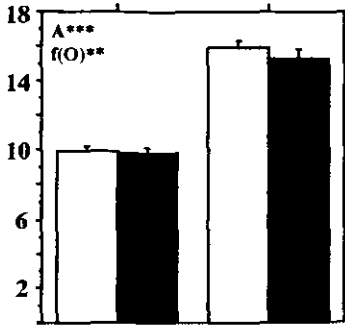
bosque natural terreno de cultivo

bosque natural terreno de cultivo

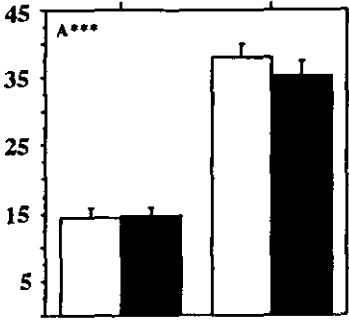
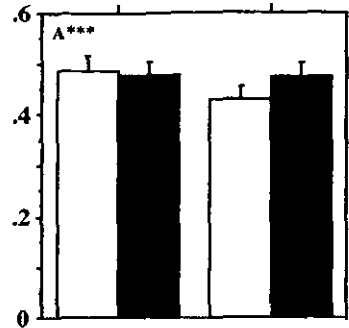
ambiente

ambiente

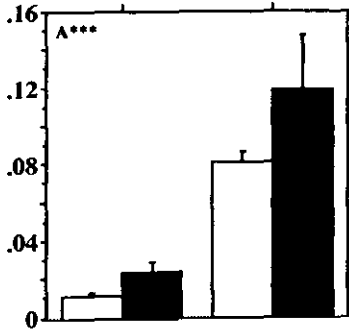
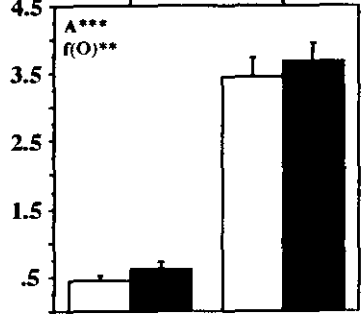
Fig.1



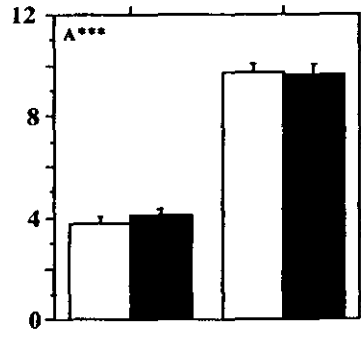
hojas en eje / altura del eje



número de ramas en rama



número de hojas en rama



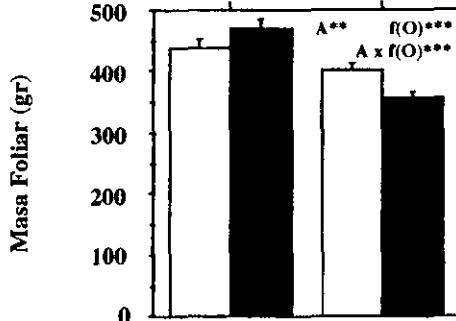
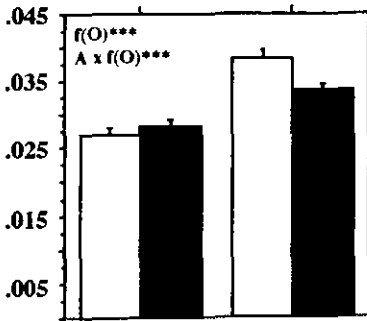
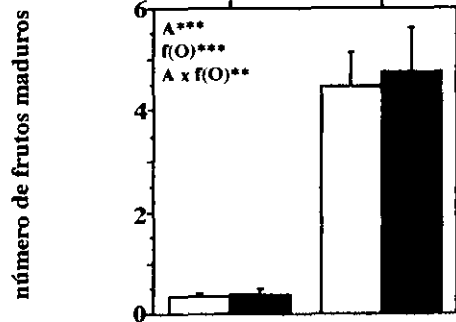
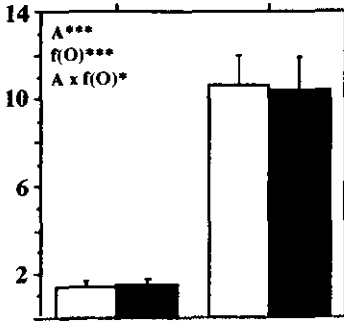
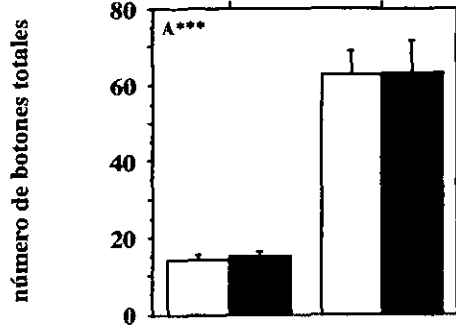
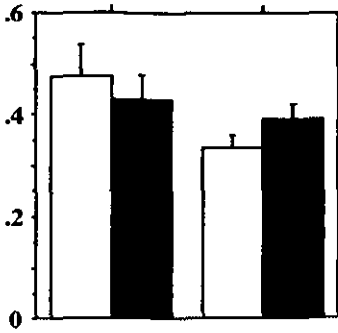
bosque natural terreno de cultivo

bosque natural terreno de cultivo

ambiente

ambiente

Fig.1



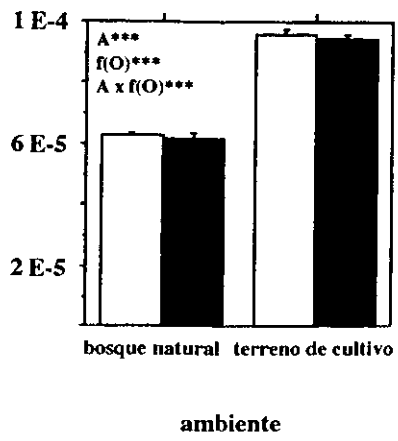
bosque natural terreno de cultivo

bosque natural terreno de cultivo

ambiente

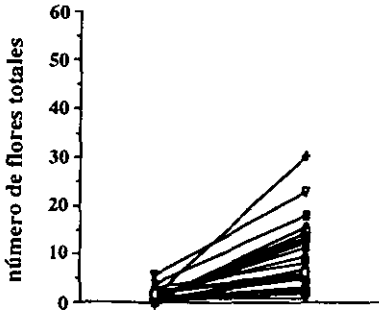
ambiente

Fig.1



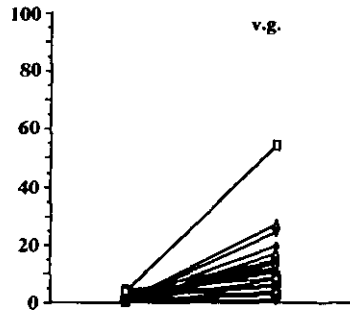


Ruderal

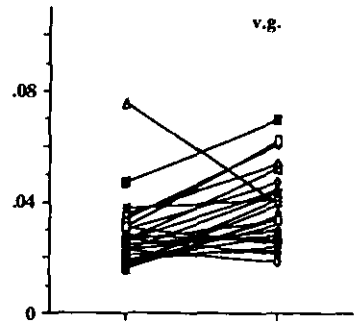
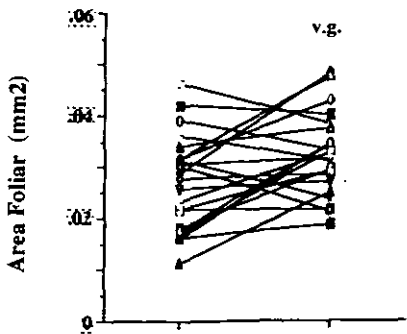
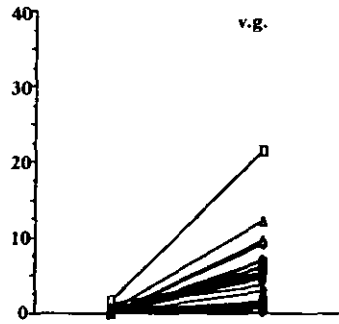
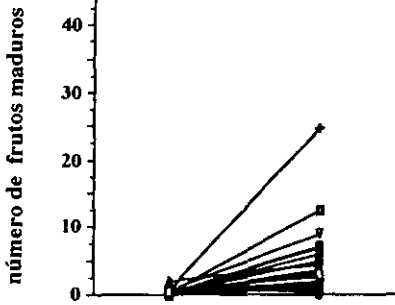


- 1    ◆ 13
- 2    ■ 14
- ▲ 3    ▲ 15
- 4    ● 16
- ◆ 5    ○ 17
- ◆ 6    ■ 18
- ▼ 7    ▲ 19
- ▼ 8    ● 20
- 9    ◆ 21
- ◆ 10    ▼ 22
- 11    ▼ 23
- 12    □ 24
- 25

Arvense



- 1    ■ 14
- 2    ■ 15
- ▲ 3    ▲ 16
- 4    ○ 17
- ◆ 5    ■ 18
- ◆ 6    ▲ 19
- ▼ 7    ● 20
- ▼ 8    ◆ 21
- 9    ▼ 22
- ◆ 10    ▼ 23
- 11    ▼ 24
- 12    □ 25
- ◆ 13    ◆ 26



Bosque natural    Terreno de Cultivo  
ambiente

Bosque natural    Terreno de Cultivo  
ambiente

Fig.2

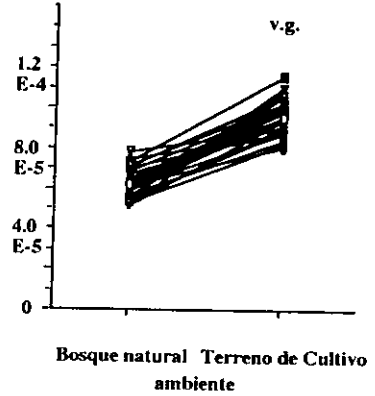
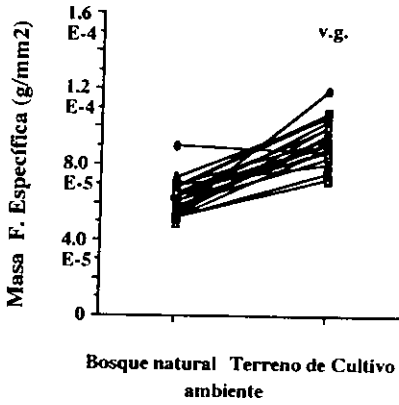
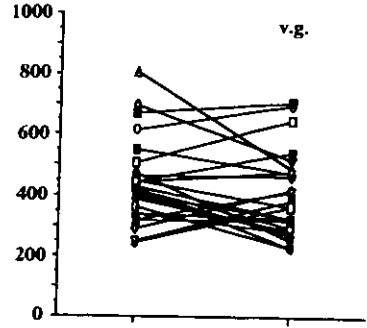
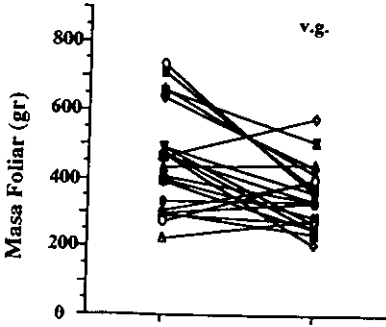
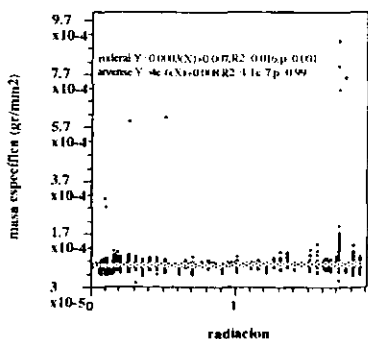
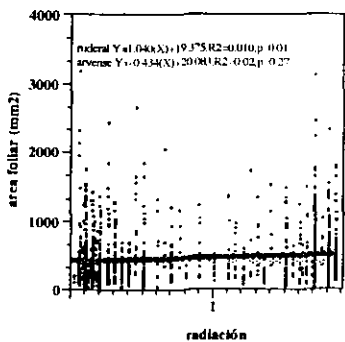
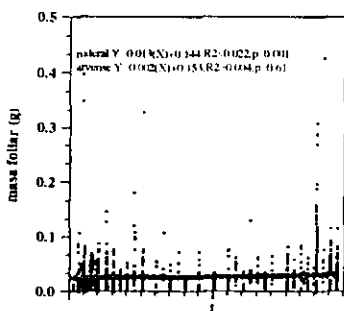
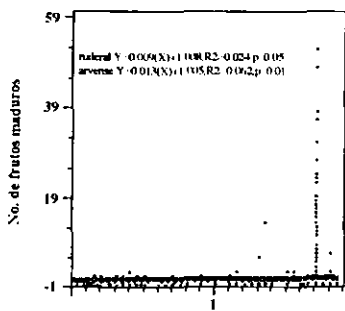
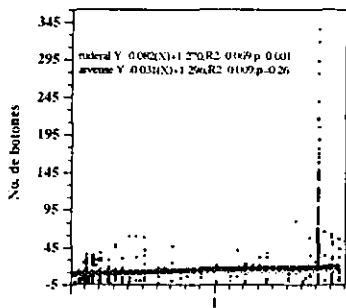
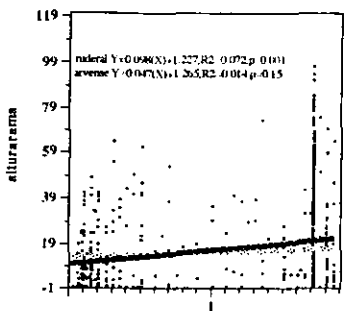
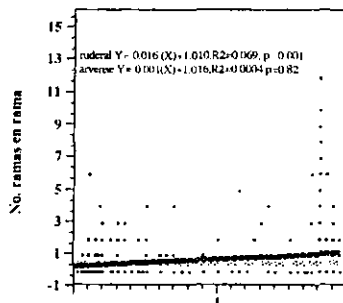
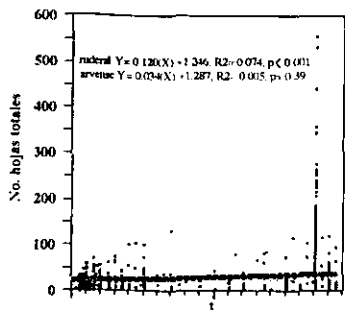


Fig.3

— ruderal  
 - - - - arvense



## **CAPÍTULO V**

VARIACIÓN GENÉTICA Y PLASTICIDAD FENOTÍPICA EN *Anoda cristata*:  
TOLERANCIA AL CORTE EN POBLACIONES RUDERALES Y ARVENSES.

## INTRODUCCIÓN

La habilidad de las plantas para reducir el efecto negativo sobre la adecuación del daño provocado por factores físicos (concentración de metales pesados, stress hídrico) y biológicos (herbívoros, patógenos) (Marshall, Levin & Fowler, 1986; Jordan, 1992; Belsky *et al.* 1993; Dudley & Schmitt, 1995; Salemaa *et al.* 1999) constituye un mecanismo adaptativo. (Hochwender *et al.* 2000). En particular, el daño por herbivorismo puede afectar el crecimiento de la planta, su capacidad reproductiva y sobrevivencia (Lennartsson *et al.* 1998), por lo que se espera la evolución de adaptaciones que reduzcan el riesgo de daño o los efectos negativos sobre la adecuación de las plantas (Barrett 1988; Holt 1988). Se han propuesto dos tipos de adaptaciones que ocurren en las plantas relacionadas con el daño causado por herbívoros: 1) estrategias de evasión, que incluyen escape en el tiempo (fenológicas), y presencia de defensas físicas y químicas (Baldwin *et al.* 1990) y 2) estrategias de tolerancia, relacionadas con un crecimiento compensatorio después del daño (Maschinski y Witham, 1989; Rosenthal y Kotanen 1994; Marquis 1996; Salemaa *et al.* 1999). La respuesta compensatoria puede variar dentro y entre especies, desde la no compensación hasta diferentes grados de compensación (no compensación, subcompensación y sobrecompensación) según la disponibilidad de recursos para el crecimiento (Verkaar 1986; Lennartsson *et al.* 1998; Maschinski y Witham 1989).

El estudio de la respuesta compensatoria es importante en las malezas, especialmente anuales, que crecen en los agroecosistemas ya que están sujetas a las presiones de selección impuestas por las prácticas agrícolas (p.ej., regímenes de fertilización, irrigación, deshierbes químicos o manuales), algunas de las cuáles pueden tener un efecto similar al herbivorismo

(i.e. deshierbes manuales). Muchas especies de malezas han evolucionado características que son adaptativas bajo condiciones de perturbación continua (Barrett 1988; Turner 1988).

Para las plantas domesticadas se han propuesto una serie de caracteres, resultado de la selección humana, que las diferencian de sus parientes silvestres y están relacionados con la disminución o pérdida en general de los mecanismos de evasión (pérdida o disminución de los mecanismos de protección y de la concentración de metabolitos secundarios), en parte determinada por la pérdida de variación genética (Schwanitz 1966; modificados por Hanelt 1986), aunque algunos de estos mecanismos de evasión están presentes en poblaciones que se encuentran en etapas incipientes de domesticación (e.g. arvenses en agrohábitats pueden presentar germinación temprana, rápido crecimiento, reproducción precoz)(Barrett 1988). Por el contrario, prácticamente no se ha analizado ni reconocido la evolución de los mecanismos de tolerancia (reducción de los costos en adecuación después del daño), el papel de la variación genética en la evolución de la tolerancia dentro de las poblaciones y su papel adaptativo a los ambientes antropogénicos. Debido a los costos en adecuación que produce el herbivorismo, la existencia de variación genética en plantas para compensar podría favorecer la selección de la tolerancia a los herbívoros o al daño en general (Fornoni y Núñez-Farfán 2000).

En poblaciones naturales de plantas es vasta la literatura en torno al efecto del forrajeo en la tolerancia y la defensa como respuestas a esta actividad (Dyer, Turner & Seastedt 1993; Noy-Meir 1993; Turner, Seastedt & Dyer 1993), así como las diferentes respuestas compensatorias (Lennartsson *et al.* 1998; Weltzin *et al.* 1998; Paige 1999; Salemaa *et al.* 1999). En especies de importancia agronómica, se ha analizado el efecto de la defoliación en variedades silvestres y cultivadas de una misma especie (*Lycopersicon*

*esculentum*) (Welter y Steggall 1993) o el daño por herbivorismo entre especies silvestres y cultivadas evolutivamente cercanas del género *Zea* spp. (Rosenthal & Kotanen 1994 ; Rosenthal y Dirzo 1997). En estos estudios se ha demostrado que la tolerancia al daño es mayor en las poblaciones silvestres que en las cultivadas, que hay un decremento en la tolerancia asociado con una reducción en la complejidad de la arquitectura; la posibilidad de producir ramificaciones o ramets es menor que en plantas que cuentan con pocos o un solo eje. No obstante, en el estudio de *L. esculentum*, la mayor tolerancia de la variedad silvestre se asocia con un aumento en la acumulación de biomasa (una gran proporción correspondía a raíz y tallos) mientras que en la variedad domesticada, la mayor acumulación de biomasa ocurre en hojas. A niveles elevados de defoliación, la población silvestre también mostró mayor tolerancia que en la domesticada. En el caso de las especies de *Zea*, la especie silvestre (en este caso la especie perenne), no mostró efectos negativos a la defoliación en varios caracteres analizados (producción de grano, peso de la planta, altura de la planta) y si una respuesta sobrecompensatoria para el número de ramets vivos y la longitud del ramet. El resto de las especies de *Zea* tuvieron un decremento en estos atributos.

En el caso de plantas que crecen en ambientes antropogénicos, además del posible efecto del herbivorismo, existen ciertas prácticas culturales que también producen daño en las plantas (i.e. corte) durante alguna parte de su ciclo de vida y por lo tanto su adecuación. Algunas especies tienen la capacidad de regenerar, lo cual dependerá de factores intrínsecos como: 1) la arquitectura de la planta, 2) ciclo de vida, 3) número y posición de los meristemas de crecimiento, 4) patrones de reasignación de los nutrientes después del daño, pero también de factores extrínsecos como 1) la cantidad de daño, 2) el momento en que se realice y 3) las características del ambiente externo (Maschinsky y Whitham. 1989;



Rosenthal & Kotanen 1994). Estudios previos de malezas creciendo en ambientes antropogénicos han descrito el efecto del corte en la ramificación y cambio en la asignación de recursos en *Brassica campestris* (Bye 1979). El estudio de la respuesta plástica a la corte controlada en dos especies de *Amaranthus* (*A. cruentus* L. y *A. hypochondriacus* L.) utilizadas con el mismo fin en la Sierra Norte de Puebla, detectó diferencias en la respuesta plástica en caracteres como biomasa de las semillas y las hojas, ramificación, biomasa y área foliar, posiblemente debidas a una capacidad diferencial en la producción de meristemas, lo que sugiere que la plasticidad observada es resultado de la selección (Martínez *et al.* 1999).

El daño provocado por herbivorismo, aún cuando tiene un costo asociado en la adecuación, puede generar una respuesta compensatoria que puede ser favorecida por la selección si existe variabilidad genética dentro de la población (Fornoni y Núñez-Farfán 2000). Por lo tanto, el análisis de la variación en la respuesta de diferentes genotipos a distintos regímenes de daño (normas de reacción) puede aportar información respecto al potencial evolutivo de la tolerancia (Vía y Lande 1985; Sultan y Bazzaz 1993a y b; Núñez-Farfán y Dirzo 1994).

En la región nahuatl de Santiago Mamalhuazuca (Estado de México) las hojas de *A. cristata* se usan como alimento durante el verano (Rendón, Bye y Núñez-Farfán. En revisión). Esta especie presenta un tipo de crecimiento indeterminado que se caracteriza por el crecimiento de un eje principal y el desarrollo de ramas laterales. En cada una de las hojas del eje y de las ramas laterales se encuentran meristemas en la base de las hojas que pueden potencialmente producir ramas y hojas nuevas. El corte del meristemo apical y de ramas laterales (que ocurre cuando cortan las ramas para consumirlas) induce el rebrote y la producción de ramas laterales secundarias y terciarias. La gente recolecta las ramas y hojas

de individuos que crecen dentro de sus solares o campos de cultivo (arvenses) (B. Rendón, obs. pers.), por lo que se esperaría que la práctica realizada por los campesinos pudiera seleccionar individuos con una mayor tolerancia al corte en la población arvense. Por el contrario, no se esperaría selección para incrementar la tolerancia en la población ruderal de *A. cristata*, ya que no constituye una presión selectiva para las poblaciones silvestres puesto que no están asociadas a los agrohábitats.

El presente estudio pretende responder si: 1) ¿existen diferencias en tolerancia entre las poblaciones ruderales y arvenses como respuesta al corte?, 2) si es así ¿en que rasgos ocurre la respuesta? Finalmente, 3) ¿existen diferencias en las normas de reacción de la tolerancia a al corte entre genotipos de dos poblaciones, ruderal y arvense, de *Anoda cristata*?

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

### **La especie**

*Anoda cristata* (L.)Schlecht. (Malvaceae) es una maleza anual que se distribuye desde los Estados Unidos hasta Bolivia, Argentina y Chile (Fryxell 1988; York *et al.* 1995; Vangessel & Westra 1997; Walker & Tilley 1997; Vangessel *et al.* 1998). En México se encuentra en varios ambientes: como ruderal (en hábitats de vegetación perturbada y como arvense (dentro de diferentes agroecosistemas). *A. cristata* es utilizada como alimento y medicina en la región central y sur de México (cap. 2). Se reporta gran variación morfológica (Fryxell 1988; Vangessel *et al.* 1998) en su rango de distribución. A nivel local existe diferenciación morfológica para algunos caracteres de historia de vida entre poblaciones ruderales y arvenses (Rendón y Núñez-Farfán en revisión).

## Diseño Experimental

De una muestra de 25 familias de hermanos completos de la población ruderal y 26 de la población arvense obtenidos en un estudio previo por autofecundación (cap. IV), se utilizaron semillas de 10 familias de la población ruderal y 11 de la arvense, elegidas aleatoriamente. Las semillas se germinaron de acuerdo con la metodología descrita en trabajos previos (Rendón y Núñez-Farfán en revisión). Las plántulas se trasplantaron a una parcela de cultivo ubicada en la comunidad de Santiago Mamalhuazucan, Estado de México, que funcionó como un "jardín común". El experimento consiste de "jardín común" utilizando un terreno de cultivo (el mismo que para los experimentos de 1996 y 1997), que permita apreciar las posibles diferencias genéticas intra e interpoblacionalmente en la tolerancia al corte. Se introdujeron entre 8–15 individuos por familia de cada población, siguiendo un diseño completamente aleatorizado. Las plantas fueron asignadas a posiciones dentro de la parcela al azar en una cuadrícula equidistante a 1 m. Se sembraron un promedio de 10.6 (*d.e.* = 1.51) y 11 (*d.e.* = 1.76) plantas por familia de la población ruderal y arvense, respectivamente. En total hubo 228 plantas en el jardín común, 106 ruderales y 122 arvenses.

Las plantas se censaron desde el momento del trasplante; a los 80 días del trasplante se aplicó el tratamiento de corte, que consistió en remover 50% del tejido vegetativo y reproductivo, incluyendo el eje principal. El tratamiento se aplicó a la mitad de las réplicas de cada familia, elegidas aleatoriamente para estar en el tratamiento de corte o sin él. De esta manera, hubo un promedio de 4.3 (*d.e.* = 1.16) y 6.3 (*d.e.* = 0.94) individuos por familia sin corte y con corte, respectivamente de la población ruderal y de 5.4 (*d.e.* = 1.5) y 5.7 (*d.e.* =

1.79) de la población arvense. En total hubo 102 y 122 plantas en el tratamiento sin corte y con corte, respectivamente, de las dos poblaciones. Las plantas fueron censadas durante 40 días más al cabo de los cuales fueron medidas y cosechadas individualmente para obtener la masa seca de las diferentes estructuras vegetativas y reproductivas (Tabla 1).

Durante el desarrollo del experimento se realizó el deshierbe en toda el área para evitar la competencia con otras malezas. El experimento finalizó 120 días después de la fecha de trasplante, cuando las plantas habían alcanzado la madurez reproductiva, previo a las primeras heladas.

El censo se realizó antes y después de la aplicación del tratamiento para verificar la posible presencia de diferencias entre ambas poblaciones y así realizar los ajustes necesarios. Las plantas completas se deshidrataron durante 60 días hasta obtener una masa constante y ya secas se separaron en tres partes: raíces, parte vegetativa (hojas y tallos) y reproductiva (botones, flores y frutos) y se obtuvo la masa seca (g) en una balanza electrónica.

### **Análisis estadístico**

Todas las variables (Tabla 1) fueron transformadas para cumplir con los supuestos de normalidad (procedimiento JMP, 1995). Los conteos fueron transformados a sus logaritmos y las proporciones al arcoseno de su raíz cuadrada.

Se aplicaron análisis de varianza anidados por carácter, para detectar variación de los caracteres antes del tratamiento (corte) entre poblaciones y entre familias anidadas en la población. Para cada caso, la población se consideró el factor fijo y las familias el factor aleatorio. Para el cálculo de las  $F$ 's, el cuadrado medio ( $C.M.$ ) de la familia se utilizó como el denominador del factor fijo y el  $C.M.$  del error como denominador del factor aleatorio.

Las diferencias en la población sugieren diferenciación genética y las diferencias en las familias, variación genética dentro de cada población.

Para analizar el efecto del tratamiento, el modelo se modificó con el fin de detectar las diferencias debidas al tratamiento, la población, las familias dentro de cada población, así como las interacciones tratamiento x población y tratamiento x familia anidada en la población. Se aplicaron ANOVA's mixtos para diseños desbalanceados (Suma de cuadrados tipo III) (Sokal & Rohlf 1995) (GLM procedimiento SuperANOVA v1.11 1991). El tratamiento (con o sin corte) y la población se consideraron factores fijos y las familias el factor aleatorio. El cálculo de las  $F$ 's se realizó de acuerdo a los modelos desarrollados Underwood (1997) para tres factores y sus interacciones, tomando en cuenta si son factores fijos o aleatorios y considerando los criterios de Fry (1992) y Tiffin y Rausher (1999) sobre como calcular las  $F$ 's de acuerdo a la significancia o no de las interacciones.

La significancia del tratamiento del corte indica un efecto del tratamiento sobre los caracteres analizados y la significancia entre las poblaciones indica diferenciación poblacional. El efecto significativo de la familia (población) indica variación genética entre familias dentro de cada población. La interacción tratamiento x familia indica la existencia de variación en la respuesta entre las familias al tratamiento del corte.

En los caracteres donde se detectó variación genética significativa entre las familias dentro de las poblaciones, se realizaron ANOVA's univariados para determinar en cuál población ocurren las diferencias significativas entre las familias, ya que el análisis no detecta si la variación genética ocurre en ambas poblaciones o solo en una de ellas. Además, los hermanos completos obtenidos por autofecundación (como es el caso de este estudio) comparten 1/4 de la varianza aditiva (más la varianza dominante, epistática, ambiental e

interacciones); la estimación de la variación genética en los análisis de varianza mixtos asumen valores pequeños de varianza epistática y aditiva y, por lo tanto, es necesario realizar una estimación más conservadora de la variación genética (Fornoni y Núñez-Farfán 2000).

## **RESULTADOS**

### **Variación genética inter e intrapoblacional**

Antes del tratamiento.- Los Análisis de Varianza no mostraron diferencias significativas entre ambas poblaciones (i.e., ruderal, arvense) para ninguno de los caracteres analizados. Se detectó variación genética entre las familias únicamente para el número de ramas primarias ( $p < 0.01$ ) y el número de ramas totales ( $p < 0.01$ ) (Tablas 2 y 3).

Después del tratamiento.- La mayoría de los caracteres mostraron un efecto significativo del tratamiento, con excepción del número de ramas secundarias, número de botones en ramas secundarias, peso seco de la raíz (g) y biomasa de ramas y hojas (%) (Tabla 2)(Figura 1). La respuesta al corte se dio en dos sentidos: 1) Sobrecompensación: Hubo un incremento significativo en los valores promedio que se registró en las hojas en ramas secundarias, número de ramas terciarias (que mostraron un incremento del 25.1%) y la biomasa de raíz (que mostró un incremento del 17.5%) (Tablas 2 y 3)(Figura 1) y 2) Subcompensación: Se detectó un decremento de los valores promedio en caracteres como número de hojas en el eje, número de hojas en ramas primarias, número de hojas totales, número de ramas primarias (que decreció en casi 50%), número de ramas totales, número de botones en el eje, número de botones en ramas primarias, número de botones totales (que se redujo en casi 30%), número de frutos maduros (se redujo a más del 80%), peso seco de

ramas y hojas (reducción al 30%), peso seco reproductivo (que se redujo un poco más del 40%) peso seco total (reducción al 30%) y biomasa reproductiva (reducción al 17%) (Tabla 2 y 3)(Figura 1).

Se encontraron diferencias significativas entre poblaciones en seis caracteres. La población ruderal presentó valores promedio mayores en el número de ramas secundarias, número de botones en ramas primarias y secundarias y consecuentemente, en botones totales (20%). La población arvense presentó valores promedio mayores en el número de botones en el eje y en la asignación de biomasa a la raíz (20%) (Tablas 1 y 2).

Se detectó variación genética significativa dentro de las poblaciones en caracteres relacionados con la reproducción como el número de botones en ramas secundarias ( $p < 0.001$ ) número de botones totales ( $p < 0.001$ ) y número de frutos maduros (0.001) (Tablas 1 y 2)(Figura 2).

La interacción población x tratamiento fue significativa para el número de botones en el eje y la biomasa reproductiva (hay un decremento significativo en la biomasa reproductiva de la población arvense, mientras que la ruderal se mantiene prácticamente constante).

### **Variación genética intrapoblacional y normas de reacción**

El análisis de la variación genética dentro de cada población (Tabla 3) mostró que existe variación genética entre las familias de la población ruderal para el número de botones en ramas secundarias, botones totales y frutos maduros; en la población arvense se detectó variación genética para los dos últimos caracteres. En ningún caso se detectó interacción significativa del tratamiento x familia (procedencia), lo que sugiere que las normas de reacción son paralelas.

Los análisis univariados mostraron que existe variación genética entre las familias dentro de ambas poblaciones para el número de frutos maduros. El efecto del corte produce respuesta fenotípicas similares y por tanto no se detecta variación genética en ambas poblaciones. En el caso del número de botones en ramas secundarias y botones totales, solamente se observa variación genética entre las familias de la población arvense. (Figuras 2) (Tabla 3).

### *DISCUSIÓN*

El efecto del tratamiento de corte provocó diferentes respuestas en las características analizadas en la población ruderal y arvense de *A. cristata*, sugiriendo la existencia de tolerancia a este daño. Ambas poblaciones presentaron una respuesta compensatoria en algunos caracteres vegetativos y de asignación de recursos. Se detectó también una respuesta subcompensatoria en la mayoría de los caracteres vegetativos y reproductivos.

La existencia de diferencias significativas entre ambas poblaciones en algunos caracteres (varios de ellos reproductivos) sugiere la existencia de diferenciación genética, como lo indican los estudios previos.

A pesar de las evidencias de diferenciación genética, no se observa una selección hacia rasgos de interés particular para los campesinos de Santiago Mamalhuazuca, sin embargo, dentro del agrohábitat coexisten genotipos con diferentes respuestas de tolerancia (compensación y subcompensación) y existe la variabilidad genética disponible para que evolucionen genotipos hacia una tolerancia mayor.



## Respuesta compensatoria

Diversos trabajos han reportado diferencias en la habilidad compensatoria de las plantas, desde la sobrecompensación (i.e. incremento en el número de frutos) (Paige y Whitham 1987; Lennartsson et al. 1997), hasta la compensación y subcompensación (Bergelson et al 1996) como resultado de simular herbivorismo. Estas diferencias en tolerancia pueden ocurrir a nivel de la arquitectura de las plantas (incremento en la altura, o en la producción de ramas)(Paige y Whitham 1987; Bergelson et al 1996) o simplemente no hay efecto del corte sobre el tamaño de la planta (Lennartsson et al. 1997). Asimismo, esta respuesta puede variar entre las diferentes estructuras sometidas al estrés (Verkaar 1986; Lennartsson *et al.* 1998; Maschinski y Witham 1989). Puede ocurrir una reasignación de recursos hacia estructuras que promuevan el crecimiento posterior al daño (Hochwender *et al.* 2000)(e.g. aumenta la asignación de recursos a la producción de nuevas hojas a expensas de tejidos no fotosintéticos como raíces, tallos y estructuras reproductoras; Noy-Meir 1993) o incrementarse la actividad metabólica de los meristemas remanentes, siempre y cuando haya disponibilidad de éstos, así como de recursos (Geber 1990; Fornoni y Núñez-Farfán 2000)(i.e. las hojas remanentes pueden incrementar su tasa fotosintética por unidad de área y masa; mejoramiento del aporte de agua y nutrientes a las hojas remanentes, lo que resulta en un incremento en la tasa de crecimiento o en un mayor período de crecimiento; aumenta la eficiencia fotosintética y se reduce la senescencia en las hojas jóvenes, en comparación con las hojas viejas removidas).

Es posible que estos mecanismos compensatorios puedan modificarse en función de la frecuencia e intensidad de la herbivorismo. Asimismo, aunque la compensación no es un mecanismo coevolutivo con el herbívoro, la selección debida a una presión continua del

herbívoro puede favorecer alguna de estas respuestas. Esto tiene que ver, entonces, con la historia de los organismos (ambiente de donde proviene, presiones de selección naturales, etc.)

En *Anoda cristata* el efecto del tratamiento generó básicamente dos respuestas que indican tolerancia. Por una lado, una respuesta subcompensatoria en ambas poblaciones, que aparentemente está mitigando los efectos negativos del tratamiento de corte (Keya 1997; Salemaa *et al.* 1999) (p.ej., número total de botones y el número de frutos maduros). Por otro lado, una respuesta compensatoria que se observa en aquellos caracteres que no difirieron significativamente con el tratamiento, como el número de botones secundarios, lo que sugiere la disponibilidad de meristemas florales que estuvieron activos después del corte; el número de ramas secundarias así como de las mismas ramas secundarias e incluso, se observó un incremento significativo de ramas terciarias. Algunos estudios han demostrado que aún en periodos avanzados de desarrollo de las plantas, es posible inducir la ramificación, aún cuando esta pueda verse afectada por el pico de floración (Lennartsson *et al.* 1998; Weltzin *et al.* 1998).

La producción de masa seca (gr) resultó en un decremento por el efecto del corte. Como la masa seca de la raíz se mantuvo constante, la reducción se dio en la biomasa aérea (vegetativa + reproductiva)(Figura 3). En otros estudios se ha demostrado que la producción de masa seca (gr) puede sufrir un decremento por el efecto del corte controlado. La remoción del 25% del área foliar en plantas de *Asclepias syriaca* provocó un decremento significativo en la acumulación de biomasa, sugiriendo una respuesta subcompensatoria para el daño. Sin embargo, en el estudio con las dos especies de *Amaranthus* se observó que las plantas sometidas a corte producían mayor biomasa foliar.

El cambio en la relación raíz/parte aérea sugiere que ocurrió una reasignación de recursos, como se ha reportado en otros estudios. Posiblemente este cambio en la proporción esté relacionado con el almacenamiento de nutrimentos potencialmente disponibles para la producción de hojas y ramas secundarias y terciarias, así como de estructuras reproductivas (Figura 3). Diferencias en la cantidad de recursos asignados a la biomasa subterránea se han observado en especies con diferente fenología (deciduas o perennes), lo que está relacionado con sus estrategias de almacenamiento (ej. deciduas almacenan más en tallos o raíces; perennes almacenan más en hojas) (Salemaa *et al.* 1999). Sin embargo también se ha reportado que en algunas especies leñosas y en gramíneas, el corte reduce la acumulación de biomasa a la raíz (Engel *et al.* 1998; Lennartsson *et al.* 1998). En plantas anuales como *Triticosecale* Witt. y *Hordeum vulgare* L., se ha visto que la producción de raíz disminuye en peso y en profundidad en función del número de cortes (Bonachela 1996). Por el contrario, Paige (1999) reportó que en algunas plantas ocurrió un incremento en el diámetro de la raíz (que se puede considerar una estimación indirecta del incremento en biomasa) cuando el tratamiento de herbivorismo se aplicaba a 1 cm de altura, mientras que en otras no hubo respuesta al tratamiento. El mismo autor menciona que algunas especies pueden sufrir un decremento en la producción de las partes aéreas como resultado de la defoliación, mientras otras presentan una respuesta inversa (Hochwender *et al.* 2000). En el estudio de las especies de *Amaranthus* se encontró que mientras *A. cruentus* presentaba una respuesta sobrecompensatoria (incremento en la biomasa a la producción de semillas) resultado de una reasignación de recursos, en *A. hypochondriacus* no hubo cambio en la asignación de biomasa como resultado del corte.

Otro factor que puede contribuir o no a una respuesta a la tolerancia pueden ser el momento en el que se realizó la corte. Trabajos previos han mostrado que el tratamiento de defoliación y el tiempo de aplicación afectaron significativamente y de manera negativa la tasa de crecimiento del tallo (mg/día) y de la raíz (g planta) (Weltzin *et al.* 1998) en *Prosopis glandulosa*. Sin embargo, la capacidad de mantener una tasa de crecimiento lento y constante como respuesta a la corte, se consideró una respuesta de tolerancia de *P. glandulosa*, tal como ocurrió en *A. cristata*.

También se ha observado que la aplicación del corte en etapas avanzadas del desarrollo de las plantas, reduce considerablemente el número de frutos inmaduros y maduros en *Gentianella campestris*, así como la proporción de frutos maduros sobre los inmaduros (Lennartsson *et al.* 1998), aunque siempre se registró una respuesta sobrecompensatoria. Otro estudio realizado con *Ipomopsis aggregata* (Juenger & Bergelson 1997) mostró que el corte disminuyó significativamente el número total de semillas por planta, así como la altura final de la planta, pero aumentó el número de ramas producidas en los meristemos laterales. Los mismos autores mencionan que la capacidad sobrecompensatoria de esta especie está en función de la disponibilidad de nutrientes y de polen disponible. Sin embargo, otros autores sugieren que el efecto del corte sólo retarda el momento de producción y maduración de los frutos (Lennartsson *et al.* 1998).

Otro aspecto que pudo influir es la disposición de los meristemos en la planta y la arquitectura misma. Se ha demostrado que las plantas que tienen múltiples meristemos apicales y que son sometidas a corte, no siempre utilizan más eficientemente los recursos limitantes en comparación con plantas que presentan dominancia apical y no son cortadas

(Juenger y Bergelson 1997). En el presente estudio, la corte se realizó cuando muchas de las plantas ya tenían botones florales, por lo que la respuesta fue subcompensatoria.

### **Diferenciación genética**

La existencia de diferencias significativas entre ambas poblaciones en caracteres relacionados con la ramificación secundaria, la biomasa y la adecuación sugiere que la tolerancia ha evolucionado de manera diferente entre ambas poblaciones. Por ejemplo, el número de ramas secundarias mostró un comportamiento diferente a lo esperado. Si el manejo promueve, a través del corte, una mayor ramificación y producción de hojas, entonces se esperaría que la población arvense mostrara un valor promedio mayor, sin embargo no ocurrió así. En el caso de las estructuras reproductivas, la producción de botones en ramas primarias y secundarias (población significativo,  $P < 0.05$  en ambos casos), así como la asignación de biomasa a la reproducción ( $T \times P$  significativa,  $P < 0.05$ ) indican que el corte afectó más drásticamente a la población arvense. Previo al corte, el valor promedio en ramas primarias fue mayor en la población arvense. Con el tratamiento, este valor promedio decreció drásticamente. Al parecer, la población arvense permaneció en un estado vegetativo, mientras que la población ruderal, aún con una respuesta subcompensatoria, produjo más estructuras reproductivas. Se ha visto que la corte retarda el momento de la reproducción (Keya 1997), y esto pudo haber ocurrido en la población arvense.

La proporción de raíz en relación a la parte aérea, que fue mayor en la población arvense, podría reflejar posibles variaciones en la habilidad de ambas poblaciones para adquirir agua y nutrientes. (Engel *et al* 1998) y así asegurar la distribución de nutrimentos al

resto de la planta, incrementando su eficiencia. En consecuencia, existen respuestas subcompensatorias diferentes entre ambas poblaciones: 1) la arvense incrementa los tejidos destinados a la acumulación de nutrientes (raíz) y 2) la ruderal asigna a la parte reproductora a expensas de la producción de tejido de reserva. Esto sugiere la existencia de diferencias en las historias de vida y que estas respuestas también se reflejaron por el efecto del corte. Estudios previos realizados con esta misma especie han mostrado que además de los efectos ambientales sobre la respuesta fenotípica, existe diferenciación en caracteres vegetativos y reproductivos y posiblemente existan procesos de selección natural entre ambos ambientes (Rendón y Núñez-Farfán en revisión, cap.3; cap 4). Sin embargo, esto no necesariamente implica que ha evolucionado una mayor tolerancia en la población arvense como resultado del corte que realizan los campesinos anualmente.

### **Variación genética a la tolerancia y adecuación**

El hecho de encontrar muy poca variabilidad genética entre las familias dentro de cada población, indica que existe una “convergencia plástica” (Sultan 1987). Esto es, la habilidad de diferentes genotipos a expresar un fenotipo similar en respuesta a un estrés ambiental particular (Sultan & Bazzaz 1993a). Al parecer, esta convergencia plástica es muy común en caracteres que contribuyen directamente al ajuste funcional de las plantas al ambiente (como sería la variación en la asignación de recursos a la raíz, tallos y hojas) y puede reflejar la importancia selectiva tan variable de diversos caracteres funcionales sometidos a condiciones diferentes. Por el contrario, los caracteres con mayor variación genética (familia dentro de población significativa) fueron aquellos relacionados con la reproducción.

El hecho de no observar variación genética en la respuesta a la tolerancia por el efecto del corte para la adecuación (variación en las normas de reacción), sugiere que la cantidad de daño que realizan los campesinos (al menos la simulada en este experimento) rebasa el límite en el cuál los genotipos más tolerantes puedan lograr reproducirse. Posiblemente un porcentaje menor de tejido dañado (cortado) podría favorecer la expresión de la tolerancia en determinados genotipos y favorecer la evolución de esta respuesta bajo el manejo actual que realizan los campesinos.

### **Tolerancia, prácticas agrícolas y domesticación**

A pesar de la existencia de diferenciación genética entre ambas poblaciones en su respuesta a la tolerancia, no se pueden considerar indicadores directos de que existe una presión de selección directa y consciente sobre las poblaciones arvenses de *A. cristata* por parte de los campesinos de Santiago Mamalhuazuca, a pesar de que anualmente utilizan este recurso. Varios aspectos están involucrados: 1) el hecho de que los campesinos eligen plantas con atributos de las hojas y ramificación, pero no necesariamente son las más tolerantes; 2) la selección sobre determinados individuos prácticamente no existe y, por lo tanto no hay un indicador en las plantas sobre su nivel de tolerancia al corte; 3) el corte reduce la adecuación de los individuos por lo que, aún siendo los individuos más tolerantes, no estarían en ventaja reproductiva sobre los menos tolerantes, por lo que no se espera un incremento en la frecuencia de los individuos más tolerantes; 4) es posible que el proceso de selección o de evolución dentro del agrohábitat sea lento debido a que las poblaciones no están totalmente aisladas, y posiblemente exista flujo génico via polen o de las semillas. Es necesario realizar estudios futuros para evaluar las posibilidades anteriores.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos muy especialmente a Lydia Ramírez, Rosa Elvira Parra, Amelia Cornejo, Judith Zamudio Eduardo A. Delgadillo, así como a Rosa María, Ernesto, Carolina y Agustín Delgadillo, María, José Luis, Juan Fornoni y Lidia Rendón por el apoyo incondicional durante el trabajo de campo. Rosa María y Ernesto Delgadillo y Guadalupe Tapia procesaron y pesaron el material cosechado para la obtención de la biomasa. A Juan Fornoni le agradecemos sus valiosas observaciones y comentarios al manuscrito. El CONACYT apoyó con una beca de Doctorado a B.R.



## BIBLIOGRAFIA

- Baldwin, I.T., E.L. Sims y S.E. Kean. 1990. The reproductive consequences associated with inducible alkaloidal responses in wild tobacco. *Ecology* 71: 252-262.
- Barrett, S.C.H. 1988. Genetics and evolution of agricultural weeds. In: M. Altieri & M. Liebman. *Weed management in agroecosystems: ecological approaches*. CRC Press. Boca Ratón, Florida. Pp. 58-73.
- Belsky, A.J., W.P. Carson, C.L. Jensen & G. Fox. 1993. Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? *Evolutionary Ecology* 7: 109-121.
- Bergelson, J., T. Juenger, M.J. Crawley. 1996. Regrowth following herbivory in *Ipomopsis aggregata*: compensation but not overcompensation. *The American Naturalist* 148:744-755.
- Bonachela, S. 1996. Root growth of triticale and barley grown for grain or for forage-plus-grain in a Mediterranean climate. *Plant and Soil* 183: 239-251.
- Bye, R. 1979. Incipient domestication of mustards in northwest Mexico. *The Kiva* 44: 237-256.
- Dudley, S.A. & J.S. Schmitt. 1995. Genetic differentiation in morphological responses to simulated foliage shade between populations of *Impatiens capensis* from open and woodland sites. *Functional Ecology* 9: 655-666.
- Dyer, M.I., C.L. Turner & T.R. Seastedt. 1993. Herbivory and its consequences. *Ecological Applications* 3: 10-16.
- Engel, R.K., J.T. Nichols, J.L. Dodd & J.E. Brummer. 1998. Root and shoot responses of sand bluestem to defoliation. *Journal of Range Management*. 51: 42-46.

- Fornoni, J y J. Núñez-Farfán. 2000. Evolutionary ecology of *Datura stramonium*: genetic variation and costs for tolerance to defoliation. *Evolution*. En prensa.
- Fry, J.D. 1992. The mixed – model analysis of variance applied to quantitative genetics: biological meaning of the parameters. *Evolution* 46: 540-550.
- Fryxell, P.A. 1988. Malvaceae of Mexico. *Systematic Botany Monographs* 25: 1-522.
- Geber, M.A. 1990. The cost of meristem limitation in *Polygonum arenastrum*: negative genetic correlations between fecundity and growth. *Evolution* 44: 799-819.
- Hanelt, P. 1986. Pathways of domestication with regard to crop types (grain, legumes, vegetables). En: Barigotzi C. Edr. *The origin and domestication of cultivated plants. Development in agricultural and managed-forest ecology* 16. Elsevier Science Publ. 179-199.
- Hochwender, C.G., R.J. Marquis y K.A. Stowe. 2000. The potential for and constraints on the evolution of compensatory ability in *Asclepias syriaca*. *Oecologia* 122: 361-370.
- Holt, J.S. 1988. Ecological and physiological characteristics of weeds. . In: M. Altieri & M. Liebman. *Weed management in agroecosystems: ecological approaches*. CRC Press. Boca Ratón, Florida. Pp. 8-23.
- JMP. 1995. *Jmp Statistics and graphics guide*. SAS Institute Inc. Cary, NC, USA. 593 pp.
- Jordan, N. 1992. Path analysis of local adaptation in two ecotypes of the annual plant *Diodia teres* Walt. (Rubiaceae). *The American Naturalist* 139: 149-165.
- Juenger, T. & J. Bergelson. 1997. Pollen and resource limitation of compensation to herbivory in scarlet gilia, *Ipomopsis aggregata*. *Ecology* 78: 1684-1695.
- Keya, G.A. 1997. Effects of defoliation on yield and reproduction of the dwarf shrub *Indigofera spinosa*. *Acta Oecologica* 18: 449-463.

Lennartsson, T., J. Tuomi y P. Nilsson. 1997. Evidence for an evolutionary history of overcompensation in the grassland biennial *Gentianella campestris* (Gentianaceae). *The American Naturalist* 149: 1147-1155.

P. Nilsson & J. Tuomi. 1998. Induction of overcompensation in the field gentian, *Gentianella campestris*. *Ecology* 79: 1061-1072.

Marquis, R.J. 1996. Plant architecture, sectoriality and plant tolerance to herbivores. *Vegetatio* 127: 9-16.

Marshall, D.L., D.A. Levin & N.L. Fowler, 1986. Plasticity of yield components in response to stress in *Sesbania macrocarpa* and *Sesbania vesicaria* (Leguminosae). *The American Naturalist* 127:508-521.

Mashinski, J. & T.G. Whitham. 1989. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *American Naturalist*. 134: 1-19.

Martinez, M.D., J. Núñez-Farfán, T. Terrazas, L. del Mar, A. Trinidad-Santos, C. Trejo y A. Larque-Saavedra. 1999. Plastic responses to clipping in two species of *Amaranthus* from the Sierra Norte de Puebla, México. *Genetic Resources and Crop Evolution* 46: 225-234.

Noy-Meir, I. 1993. Compensating growth of grazed plants and its relevance to the use of rangelands. *Ecological Applications* 3: 32-34.

Núñez-Farfán, J. Y R. Dirzo. 1994. Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. in Central Mexico: natural selection for resistance to herbivorous insects. *Evolution* 48: 423-436.

Paige, K.N. y T.G. Whitham. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *The American Naturalist* 129: 407-416.

1999. Regrowth following ungulate herbivory in *Ipomopsis aggregata*: geographic evidence for overcompensation. *Oecologia* 118: 316-323.
- Rendón B., R. Bye & J. Núñez-Farfán. Enviado. Ethnobotany of *Anoda cristata* (L.) Sschl. (Malvaceae) in the central region of Mexico: uses, management and population differentiation in the community of Santiago Mamalhuazuca, Ozumba, Estado de Mexico. *Economic Botany*.
- y J. Núñez-Farfán. En revisión. Population differentiation and phenotypic plasticity of wild and agrestal populations of the annual *Anoda cristata* (Malvaceae) growing in two contrasting habitats. *Plant Ecology*.
- Rosenthal, J.P. & P.M. Kotanen. 1994. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 145-148.
- Rosenthal P.J. & R. Dirzo, 1997. Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defense against insects: Evidence from maizes and wild relatives. *Evolutionary Ecology* 11: 337-355.
- Salemma, M., Vanha-Majamaa & P.J. Gardner. 1999. Compensatory growth of two clonal dwarf shrubs, *Arctostaphylos uva-ursi* and *Vaccinium uliginosum* in a heavy metal polluted environment. *Plant Ecology* 141: 79-91.
- Schwanitz, F. 1966. The origin of cultivated plants. Harvard University Press. Cambridge, Mas.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995. Biometry. 3<sup>rd</sup> ed., W.H. Freeman, New York.
- Sultan, F.A. 1987. Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biology* 21: 127-176.

- Sultan, S.E. y F.A. Bazzaz. 1993a. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution* 47: 1009-1031.
- Sultan, S.E. y F.A. Bazzaz. 1993b. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. II. Norms of reaction to soil moisture and the maintenance of genetic diversity. *Evolution* 47: 1032-1049.
- Tiffin, P. y M.D. Rausher. 1999. Genetic Constrains and selection acting on tolerance to herbivory in the common morning glory *Ipomoea purpurea*. *The American Naturalist* 154: 700-716.
- Turner, Ch. E. 1988. Ecology of invasions by weeds. In: M. Altieri & M. Liebman. *Weed management in agroecosystems: ecological approaches*. CRC Press. Boca Ratón, Florida. Pp. 41-55.
- Turner, C.L., T.R. Seastedt & M.I. Dyer. 1993. Maximization of aboveground grassland production: the role of defoliation frequency, intensity, and history. *Ecological Applications* 3: 175-186.
- Underwood, A.J. 1997. *Experiments in Ecology*. Cambridge Univ. Press. London. Pp 358-384.
- Vangessel, M.J. & P. Westra. 1997. Economics and efficacy of postemergence spurred anoda (*Anoda cristata*) control in pinto beans (*Phaseolus vulgaris*). *Weed Technology* 11: 329-334.
- Vangessel, M.J., J. Schroeder & P. Westra. 1998. Comparative growth and development of four spurred anoda (*Anoda cristata*) accesions. *Weed Science* 46: 91-98.

- Verkaar, H.J. 1986. When does grazing benefit plants? *Trends in Ecology and Evolution* 46: 168-169.
- Via, S y R. Lande. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39: 505-522.
- Walker, H.L. & A.M. Tilley. 1997. Evaluation of an isolate of *Myrothecium verrucaria* from sicklepod (*Senna obtusifolia*) as a potential mycoherbicide agent. *Biological control* 10 (2): 104-112.
- Welter, S.C. y J.W. Steggall. 1993. Contrasting the tolerance of wild and domesticated tomatoes to herbivory: agroecological implications. *Ecological Applications* 3: 271-278.
- Weltzin, J.F., S.R. Archer & R.K. Heitschmidt. 1998. Defoliation and woody plant (*Prosopis glandulosa*) seedling regeneration: potential vs realized herbivory tolerance. *Plant Ecology* 138: 127-135.
- York, A.C., J.W. Wilcut, C.W. Swann, D.L. Jordan & F.R. Walls. 1995. Efficacy of imazethapyr in peanut (*Arachis hypogaea*) as affected by time of application. *Weed Science* 43 (1): 107-116.

Tabla 1.- Caracteres vegetativos y reproductivos analizados antes y después de la aplicación del tratamiento de corte en dos poblaciones de *A. cristata*.

Carácter	Tratamiento	
	<i>antes</i>	<i>después</i>
<i>Arquitectura de la planta</i>		
Número de hojas sobre el eje principal	*	*
Número de hojas en ramas primarias	*	*
Número de hojas en ramas secundarias		*
Número de hojas totales	*	*
Número de ramas primarias	*	*
Número de ramas secundarias		*
Número de ramas terciarias		*
Número de ramas totales	*	*
<i>Componentes de la reproducción</i>		
Número de botones sobre el eje principal	*	*
Número de botones en ramas primarias	*	*
Número de botones en ramas secundarias		*
Botones totales	*	*
Número de frutos totales		*
<i>Asignación de biomasa</i>		
Masa seca de raíz (g)		*
Masa seca de hojas y ramas (g)		*
Masa seca total (g)		*
Masa seca reproductiva (g)		*
Biomasa de la raíz (%)		*
Biomasa de hojas y ramas (%)		*
Biomasa reproductiva (%)		*

Tabla 2. Análisis de Varianza de caracteres vegetativos y reproductivos en dos poblaciones (ruderal y arvense) sometidas a un tratamiento de corte. Se indican los cuadrados medios, el valor de F y la significancia para los factores y las interacciones estimados en los factores y las interacciones de las variables antes y después del tratamiento ( $P < .05^*$ ;  $P < 0.01^{**}$ ;  $P < 0.001^{***}$ ).

Carácter	ANTES DEL TRATAMIENTO						DEPUÉS DEL TRATAMIENTO									
	Población		Familia (Población)		Residual	Población		Tratamiento (corte)		Población x Tratamiento		Familia (Población)		Tratamiento x Familia (Población)		Residual
	MS	F	MS	F	MS	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS
	gl = 1		gl = 19		gl = 207	gl = 1		gl = 1		gl = 1		gl = 19		gl = 19		gl = 186
<b>ARQUITECTURA</b>																
No. de hojas en el eje	0.001	0.263	0.003	1.215	0.002	0.007	1.948	3.731	917.03 <sup>***</sup>	0.009	3.152	0.004	1.362	0.004	1.498	0.003
No. de hojas en ramas primarias	0.0287	1.492	0.050	1.487	0.033	0.029	1.492	3.198	393.409 <sup>***</sup>	0.002	0.058	0.019	0.635	0.008	0.269	0.030
No. de hojas en ramas secundarias	-	-	-	-	-	0.209	1.146	0.347	6.339 <sup>*</sup>	0.0613	0.524	0.182	1.560	0.055	0.467	0.117
No. de hojas totales	0.003	0.099	0.033	1.562	0.021	0.088	1.752	2.027	109.283 <sup>***</sup>	0.0089	0.175	0.050	0.996	0.018	0.366	0.051
No. ramas primarias	0.027	2.664	0.010	2.06 <sup>**</sup>	0.005	0.008	1.505	0.833	230.191 <sup>***</sup>	0.0004	0.103	0.005	1.220	0.004	0.874	0.004
No. ramas secundarias	-	-	-	-	-	0.278	4.632 <sup>*</sup>	0.019	0.577	0.006	0.165	0.060	1.612	0.032	0.860	0.037
No. ramas terciarias	-	-	-	-	-	0.020	0.750	0.127	6.730 <sup>*</sup>	0.005	0.215	0.026	1.078	0.019	0.785	0.024
No. ramas totales	0.027	2.664	0.010	2.06 <sup>**</sup>	0.005	0.228	4.221	0.193	6.267 <sup>*</sup>	0.0120	0.315	0.054	1.430	0.031	0.816	0.038
<b>REPRODUCCIÓN</b>																
No. de botones en el eje	0.002	0.300	0.008	1.382	0.006	0.030	6.526 <sup>*</sup>	3.234	586.639 <sup>***</sup>	0.032	8.103 <sup>**</sup>	0.005	1.195	0.006	1.412	0.004
No. de botones en ramas primarias	0.020	0.708	0.029	1.614	0.018	0.465	6.751 <sup>*</sup>	2.184	121.739 <sup>***</sup>	0.00008	0.005	0.069	1.566	0.018	0.408	0.044
No. de botones en ramas secundarias	-	-	-	-	-	1.307	4.435 <sup>*</sup>	0.039	0.550	0.028	0.246	0.295	2.579 <sup>***</sup>	0.071	0.623	0.114
No. de botones totales	0.019	0.494	0.038	1.607	0.023	1.020	5.291 <sup>*</sup>	1.165	30.976 <sup>***</sup>	0.033	0.411	0.193	2.375 <sup>**</sup>	0.038	0.463	0.081
No. de frutos maduros	-	-	-	-	-	0.382	0.959	6.076	31.245 <sup>***</sup>	0.441	3.646	0.399	3.298 <sup>**</sup>	0.194	1.609	0.121



Tabla 2. Cont.

Carácter	ANTES DEL TRATAMIENTO					DESPUES D EL TRATAMIENTO										
	Población		Familia (Población)		Residual	Población		Tratamiento		Población x Tratamiento		Familia (Población)		Tratamiento x Familia (Población)	Residual	
	MS	F	MS	F	MS	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	MS	F	
	gl = 1		gl = 19		gl = 20	gl = 1		gl = 1		gl = 1		gl = 19		gl = 19	gl = 161	
ASIGNACIÓN DE BIOMASA	-	-	-	-	-											
Peso seco de raíz (g)	-	-	-	-	-	0.002	0.013	0.249	2.589	0.004	0.048	0.128	1.475	0.096	1.108	0.087
Peso seco de hojas y ramas (g)	-	-	-	-	-	0.441	3.370	1.066	7.168*	0.009	0.527	0.131	0.743	0.149	0.844	0.176
Peso seco reproductivo (g)	-	-	-	-	-	0.553	2.577	3.113	22.528 ***	0.403	2.533	0.215	1.348	0.138	0.868	0.159
Peso seco total (g)	-	-	-	-	-	0.307	1.121	1.121	9.398**	0.042	0.299	0.135	0.969	0.119	0.857	0.139
Biomasa de raíz (%)	-	-	-	-	-	0.055	9.771**	0.054	20.306 ***	0.005	0.863	0.006	1.019	0.003	0.480	0.006
Biomasa de hojas y ramas (%)	-	-	-	-	-	0.018	3.230	0.007	0.714	0.022	2.061	0.006	0.515	0.010	0.899	0.011
Biomasa reproductiva (%)	-	-	-	-	-	0.005	0.546	0.101	15.884 ***	0.058	5.408*	0.010	0.899	0.006	0.600	0.011

Tabla 3. Análisis de varianza intrapoblacionales para determinar diferenciación genética entre las familias de cada población (ruderal y arvense).

Carácter	Ruderal				Arvense			
	Sin corte g.l. = 9		Con corte g.l. = 9		Sin corte g.l. = 10		Con corte g.l. = 10	
	C.M.	F	C.M.	F	C.M.	F	C.M.	F
Número de botones secundarios	0.158	1.279	0.155	1.279	0.1588	1.0077	0.287	2.827**
Número de botones totales	0.081	0.934	0.081	0.509	0.099	0.929	0.193	2.283*
Número de frutos maduros	0.535	2.368*	0.070	1.374	0.397	2.287*	0.105	1.365

Tabla 4. Promedios (error estándar) de los caracteres analizados en dos poblaciones de *A. cristata* después de la aplicación del tratamiento de corte.

Carácter	ANTES DEL CORTE		DESPUÉS DEL CORTE					
	POBLACIÓN		POBLACIÓN		RUDERAL		ARVENSE	
	RUDERAL	ARVENSE	RUDERAL	ARVENSE	SIN CORTE	CON CORTE	SIN CORTE	CON CORTE
<b>ARQUITECTURA</b>								
No. de hojas en el eje	11.613 (0.228)	11.860 (0.222)	3.683 (0.484)	4.374 (0.455)	9.436 (0.409)	0.065 (0.065)	8.667 (0.429)	0.155 (0.109)
No. de hojas en ramas primarias	20.679 (1.155)	20.835 (1.244)	49.861 (2.895)	51.661 (2.799)	71.641 (4.979)	36.161 (2.167)	68.456 (4.153)	36.161 (2.167)
No. de hojas en ramas secundarias	-	-	29.040 (3.155)	27.061 (3.209)	27.513 (5.587)	30.000 (3.782)	27.123 (5.009)	27.00 (4.076)
No. de hojas totales	32.292 (1.315)	32.694 (1.407)	82.584 (5.361)	83.096 (5.140)	108.590 (10.273)	66.226 (4.902)	104.246 (8.130)	62.310 (5.064)
No. ramas primarias	5.934 (0.220)	5.364 (0.243)	8.841 (0.374)	9.035 (0.390)	12.231 (0.566)	6.710 (0.234)	11.702 (0.546)	6.414 (0.271)
No. ramas secundarias	-	-	20.752 (1.304)	17.939 (1.367)	21.385 (2.457)	20.355 (1.472)	20.000 (2.350)	15.914 (1.390)
No. ramas terciarias	-	-	3.980 (1.080)	3.009 (0.691)	2.615 (1.349)	4.839 (1.540)	2.246 (1.103)	3.759 (0.837)
No. ramas totales	5.934 (0.220)	5.364 (0.243)	33.574 (2.188)	29.983 (2.066)	36.231 (3.836)	31.903 (2.626)	33.947 (3.505)	26.086 (2.126)
<b>REPRODUCCIÓN</b>								
No. de botones en el eje	2.925 (0.205)	3.198 (2.448)	3.574 (0.481)	3.739 (0.422)	9.128 (0.488)	0.081 (0.081)	7.386 (0.498)	0.155 (0.109)
No. de botones en ramas primarias	2.491 (0.405)	3.529 (0.643)	42.000 (2.882)	35.357 (2.396)	58.359 (5.667)	31.710 (2.258)	46.526 (3.869)	24.379 (2.015)
No. de botones en ramas secundarias	-	-	51.168 (4.904)	39.591 (4.676)	48.821 (8.556)	52.645 (5.952)	42.035 (7.699)	37.190 (5.411)
No. de botones totales	5.415 (0.550)	6.727 (0.817)	96.743 (8.241)	78.687 (6.548)	116.308 (13.958)	84.435 (7.566)	95.947 (10.924)	61.724 (6.679)
No. de frutos maduros	-	-	1.330 (0.287)	0.984 (0.236)	2.907 (0.616)	0.254 (0.115)	1.542 (0.399)	0.460 (0.250)
<b>ASIGNACIÓN DE BIOMASA</b>								
Peso seco de raíz (g)	-	-	2.137 (0.182)	2.211 (0.162)	2.282 (0.263)	2.035 (0.249)	2.390 (0.277)	2.051 (0.182)
Peso seco de hojas y ramas (g)	-	-	17.182 (1.706)	16.163 (1.610)	20.450 (2.900)	14.889 (2.039)	19.102 (2.913)	13.533 (1.533)
Peso seco reproductivo (g)	-	-	4.465 (0.403)	4.315 (0.466)	5.535 (0.754)	3.714 (0.414)	5.882 (0.865)	2.912 (0.339)
Peso seco total (g)	-	-	23.78 (2.21)	22.69 (2.19)	28.268 (3.851)	20.639 (2.587)	27.375 (4.003)	18.496 (1.981)
Biomasa de Raíz (%)	-	-	.103 (.003)	.127 (.006)	.095 (.005)	.109 (.005)	.110 (.008)	0.143 (0.010)
Biomasa de ramas y hojas (%)	-	-	.701 (.008)	.686 (.001)	.707 (.007)	.697 (.012)	.669 (.015)	.702 (0.013)
Biomasa reproductiva (%)	-	-	.196 (.008)	.186 (.009)	.198 (.007)	.194 (.013)	.221 (.013)	.155 (0.013)

Figura 1.- Valores promedio de los caracteres vegetativos y reproductivos analizados en dos poblaciones de *A. cristata*.

Figura 2. Asignación de recursos en dos poblaciones de *Anoda cristata* producida sin tratamiento y con tratamiento de corte: a) Masa total (gr); b) Proporción de raíz/parte aérea (vegetativa + reproductiva).

Figura 3. Normas de reacción de familias provenientes de poblaciones ruderales y arvenses sin y con tratamiento de corte.

Fig.1

□ antes del tratamiento  
 ■ después de tratamiento sin corte  
 ▨ después del tratamiento con corte

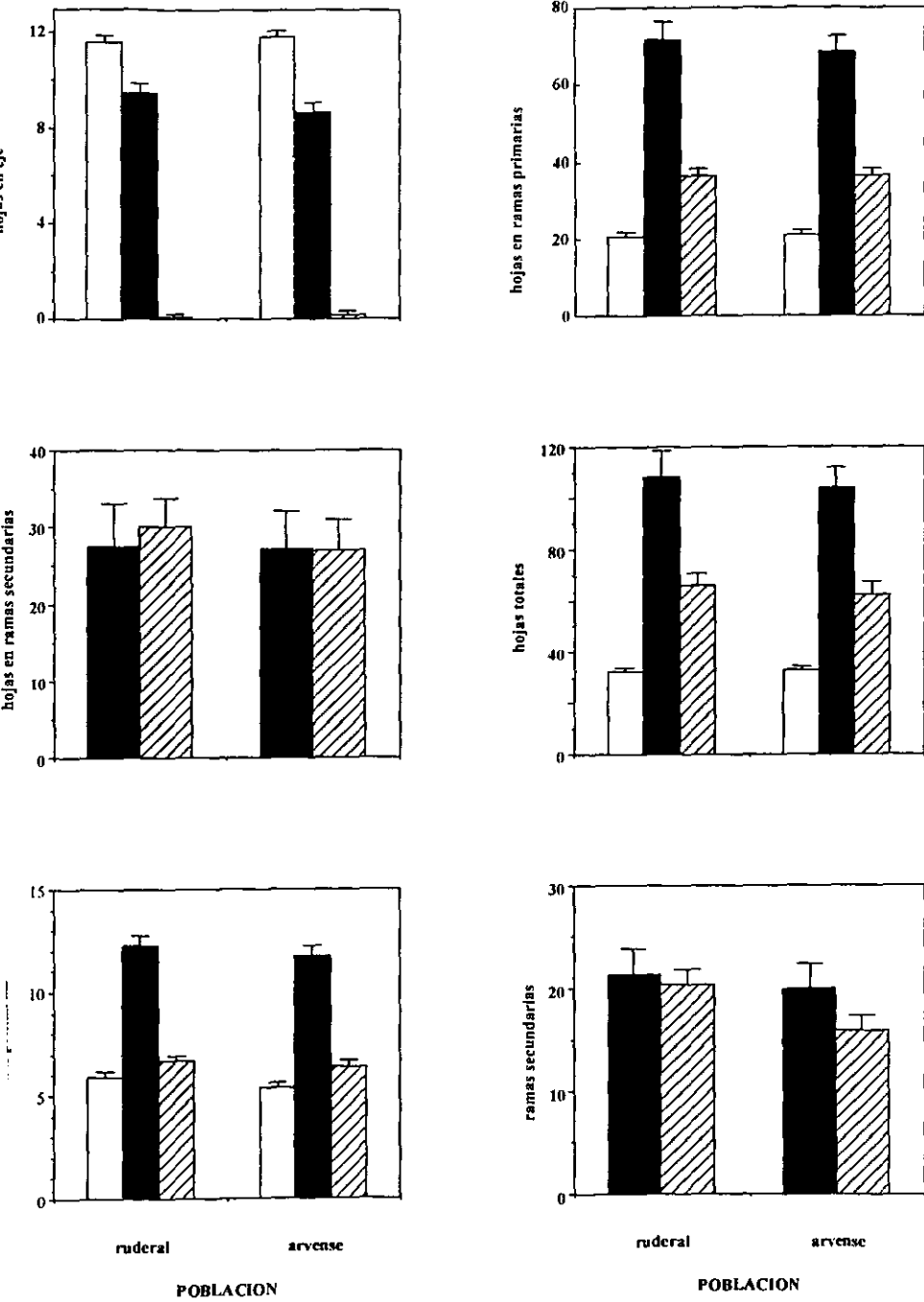
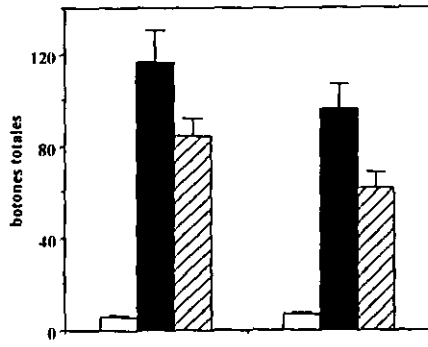
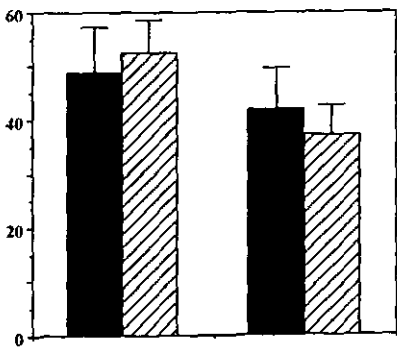
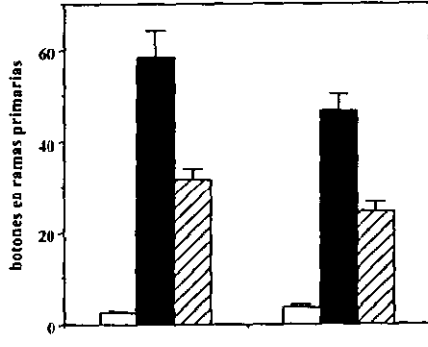
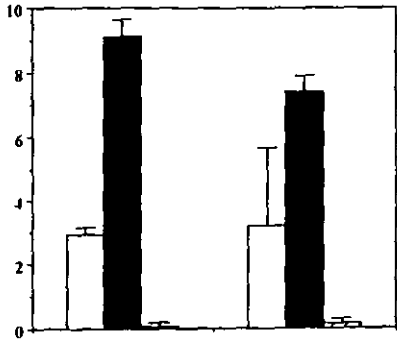
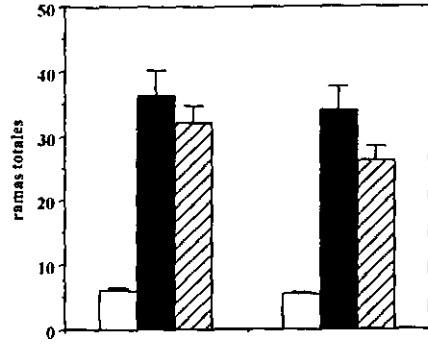
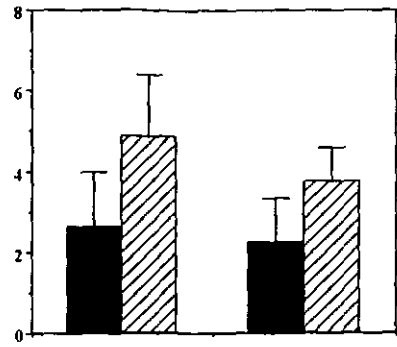


Fig.1



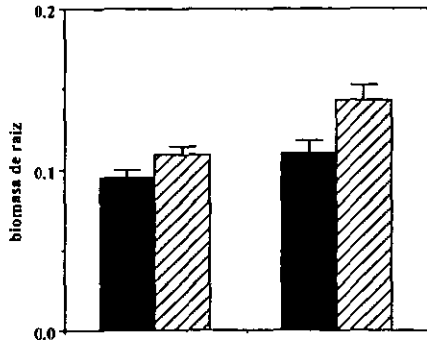
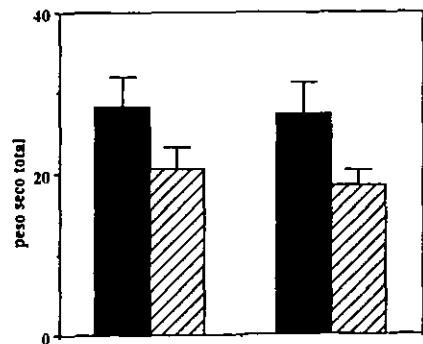
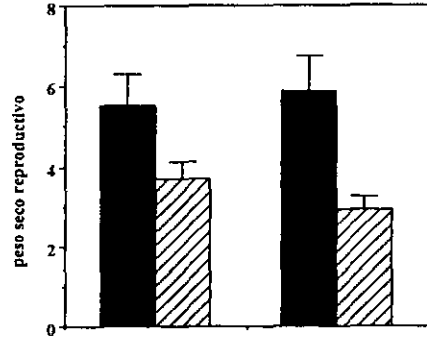
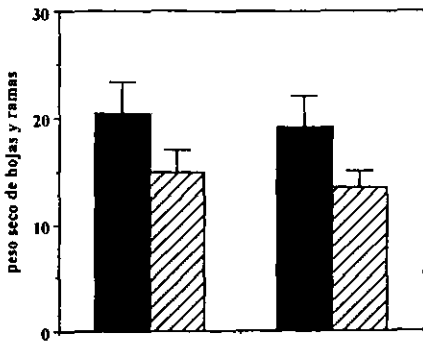
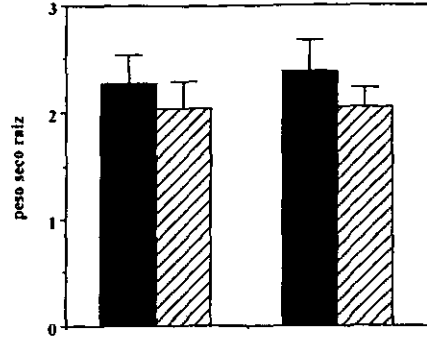
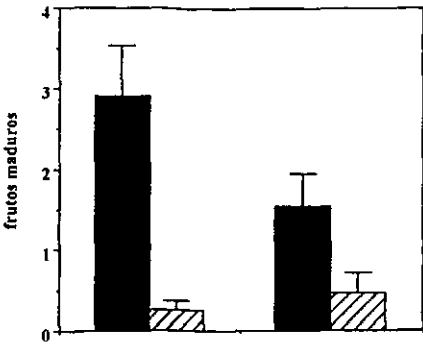
ruderal arvense

POBLACION

ruderal arvense

POBLACION

Fig.1



ruderal      arvense

POBLACION

ruderal      arvense

POBLACION

Fig.1

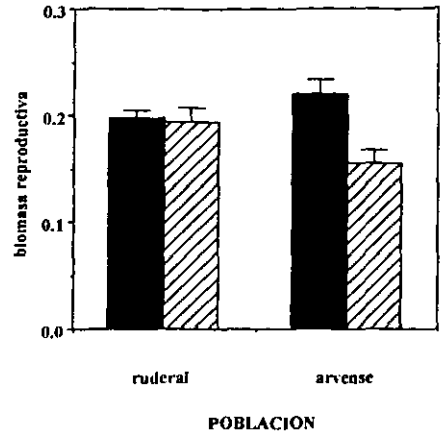
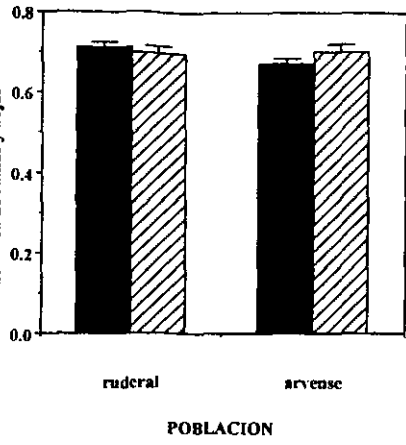
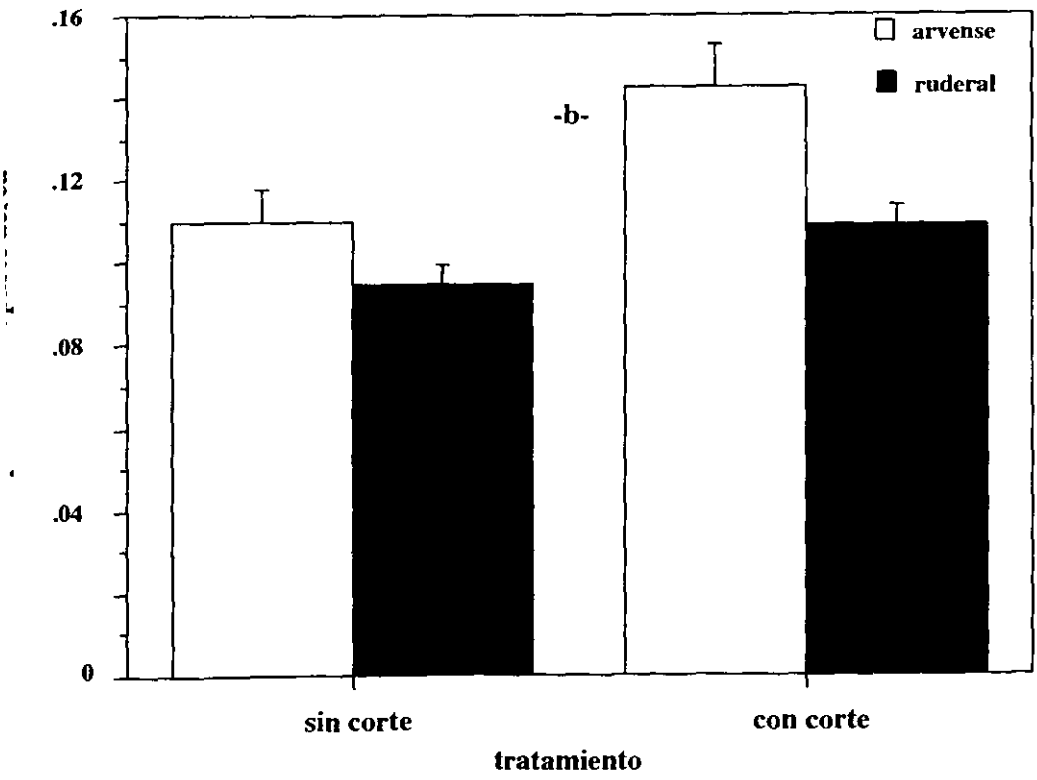
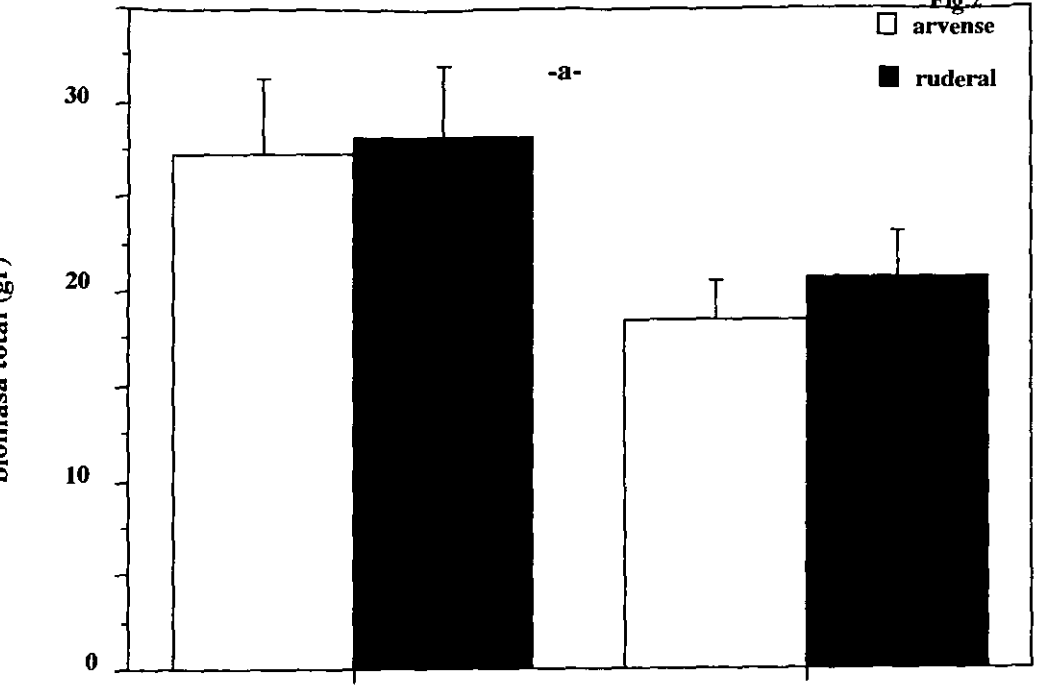
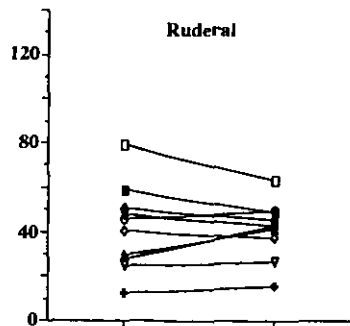




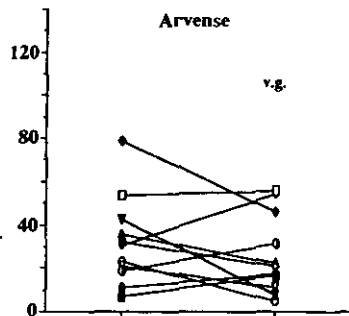
Fig. 2



Número de botones secundarios

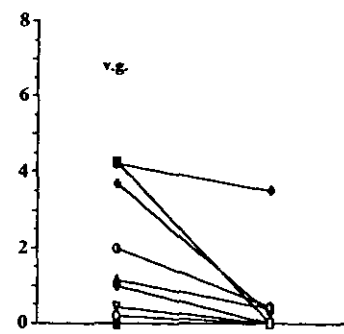
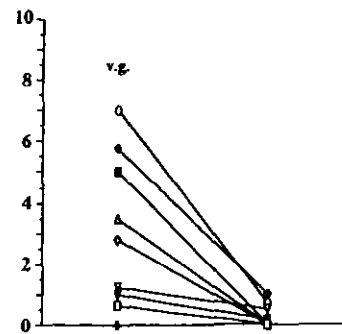
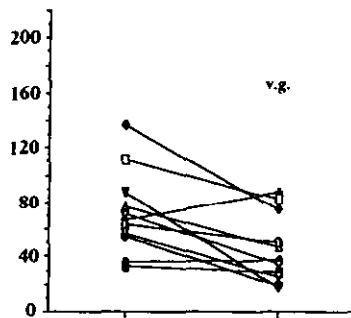
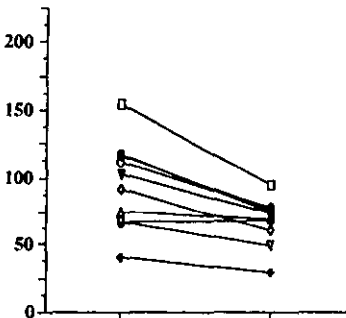


- 1
- 2
- △ 3
- 4
- ◇ 5
- ✦ 6
- ▽ 7
- ▼ 8
- 9
- ◆ 10
- ◐ 11



- 1
- 2
- △ 3
- 4
- ◇ 5
- ✦ 6
- ▽ 7
- ▼ 8
- 9
- ◆ 10
- ◐ 11

Número de botones totales



sin corte      con corte

Tratamiento

sin corte      con corte

Tratamiento

## **CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS**

Los resultados arrojados en el presente estudio no soportan la hipótesis de que *A. cristata* se encuentre un proceso de selección artificial, ya que no se encontró diferenciación genética entre las dos poblaciones estudiadas en la mayoría de los caracteres analizados que son de interés para los agricultores. Se encontró diferenciación genética de algunos caracteres vegetativos y reproductivos pero es probable que ésta constituya una respuesta a las diferencias entre hábitats más que producidas por las diferencias por el manejo de los campesinos. Se encontró que ambas poblaciones de esta especie poseen gran plasticidad fenotípica y que modifica su respuesta de acuerdo con las condiciones del hábitat, en general, y en respuesta a factores ambientales (sombra-luz, sin corte-con corte). Al mismo tiempo, se detectó variación genética que potencialmente puede ser sujeta a selección natural y artificial. Sin embargo, ¿es una especie que está en proceso de domesticación incipiente, al menos en esta comunidad estudiada?. Es importante tener claro, primero dónde se marca el inicio de la domesticación y que criterios deben tomarse en consideración para clasificar a una especie inmersa en el proceso de domesticación.

Es un acuerdo generalizado que una planta ha entrado dentro del proceso de evolución bajo domesticación cuando los agricultores han iniciado un manejo de las poblaciones que difiera de las condiciones naturales. La justificación de esto es que las condiciones nuevas a las que se enfrentan las poblaciones incluyen aspectos como deriva génica, efecto fundador más las condiciones ambientales artificiales, todos ellos moldeados o dirigidos por el hombre. La aclaración debe hacerse en el sentido de si esto es selección artificial o no. Considero que dentro de los diferentes enfoques sobre el estudio de la domesticación ha predominado de manera implícita la idea de que la selección artificial

(análoga a la selección natural) es la fuerza principal, si no es que única, que moldea los procesos de evolución bajo domesticación. Por ejemplo, en los estudios arqueológicos se evalúan los productos de la selección, más no el proceso, y se ha considerado en muchos casos que la selección artificial ejerció el efecto principal. En los estudios morfológicos en los que se comparan poblaciones con diferente grado de manejo implícitamente se siguen analizando los productos de la selección aunque en una escala de tiempo menor.

Si bien es cierto que la selección artificial (equivalente a la selección natural) es la fuerza motor del cambio, considero que esta opera de manera intensa y continua solamente cuando los agricultores implícitamente han establecido los móviles de la selección (rasgos de interés). Sin embargo, es posible que los agricultores, aún teniendo definidos los rasgos de interés, no realicen el manejo adecuado para fijar las características genéticas de las poblaciones, sobretodo tomando en cuenta las limitantes a la domesticación misma. Por ejemplo la ausencia de variación genética, y la interacción genotipo-ambiente podrían impedir cualquier cambio progresivo. Esto significa que existen restricciones evolutivas importantes que jamás permitirán que una especie evolucione hacia otras formas, sin embargo las estrategias que siguen los campesinos hacen que estas poblaciones permanezcan interactuando de manera constante y permaneciendo dentro de cierto *status* en el proceso de domesticación.

Finalmente, como la selección artificial es la fuerza evolutiva fundamental del cambio, el ambiente se considera un escenario estático en el cuál los fenotipos confluyen y se expresan de acuerdo a la información genética que porten. No se considera, precisamente, las interacciones genotipo-ambiente que pueden generar fenotipos que no necesariamente han sido resultado de la selección artificial.

En este sentido, se puede considerar que *Anoda cristata* está en proceso de domesticación incipiente porque las condiciones de manejo dentro de los agrohábittats (solares, milpas) son muy diferentes a aquellas del ambiente ruderal. La interacción con los campesinos es continua y, en términos de los modelos de domesticación propuestos por varios autores y de las formas de manejo de las especies, está siendo manejada *in situ* y la forma de manejo es tolerada, es decir, los campesinos permiten que los individuos crezcan y se reproduzcan dentro de sus diferentes agrohábittats. Lo que no está ocurriendo es una selección metódica, dirigida, consciente hacia aquellos rasgos de interés. Esta selección puede ocurrir en las diferentes formas de manejo propuestas por otros autores. Por ejemplo, para la tolerancia, algunos autores han propuesto que existe una "tolerancia selectiva" si los agricultores eliminan fenotipos indeseables y permiten la sobrevivencia y reproducción de aquellos deseables. En este sentido debe existir un móvil de selección que marque los criterios para elegir aquellos fenotipos que permanecerán dentro de los agrohábittats. Sin embargo, la tolerancia no siempre es selectiva y simplemente consiste en su definición más básica, permitir que los individuos sobrevivan y se reproduzcan en los agrohábittats, utilizándolos solo en una parte de su ciclo de vida. Esta diferencia "sutil" entre tolerancia selectiva y no selectiva marca un paso muy importante ya que es ahí donde están ocurriendo más intensamente los procesos de interacción genotipo-ambiente y la capacidad de responder de manera plástica a las condiciones nuevas (agrohábittats) y es precisamente con lo que "juegan" los campesinos cuando no está operando la selección artificial. No es de extrañar que muchas especies anuales que se han utilizado desde tiempos prehispánicos como el pericón (*Tagetes lucida*), el toloache (*Datura spp.*) existan

en los agroh bitats, los campesinos los utilicen de manera continua y, a pesar de eso, no sean especies que hayan sido sometidas a selecci3n artificial.

El aporte de este estudio radica en incorporar elementos te3ricos y metodol3gicos de la gen3tica cuantitativa para entender el papel del ambiente, la variaci3n gen3tica y las interacciones genotipo-ambiente dentro del proceso de domesticaci3n incipiente en *Anoda cristata* en la comunidad de Santiago Mamalhuazuca. Debido a que esta especie se utiliza en otras partes de la regi3n central de M3xico (Puebla, Guerrero, Morelos), ser a importante analizar si los patrones observados en la comunidad de Santiago Mamalhuazuca se repiten o varian en otras comunidades y cu3les ser a su efecto en los posibles rumbos que pudiera seguir esta especie bajo el proceso de domesticaci3n. Esto es importante resaltar ya que la domesticaci3n, adem3s de ser un proceso lento y gradual que implica cambios morfol3gicos y gen3ticos, tambi3n es un proceso multilineal que puede llevar a una misma especie por diferentes caminos, generando fenotipos con rasgos diferentes. Específicamente, en el Estado de Guerrero se ha reportado la presencia de fenotipos "macho" y "hembra" de *Anoda cristata*, aparentemente resultado de la selecci3n artificial. En este mismo lugar, la forma de manejo de las poblaciones incluye el fomento y el cultivo, por lo que es de esperarse diferencias en los patrones de variaci3n gen3tica e incluso diferenciaci3n gen3tica. Sin embargo, es importante poner en consideraci3n otros factores que pudieran estar presentes como el hecho de que sean especies diferentes o de que hay alg3n efecto de la poliploid a.

Es importante analizar la biolog a reproductiva de *A. cristata*, de la cual no existe ning3n reporte, para entender c3mo es el flujo g3nico en las poblaciones naturales y determinar con certeza hasta qu3 punto puede permitir o facilitar la diferenciaci3n gen3tica

entre poblaciones ruderales y arvenses. Junto con esto, el conocimiento de la variabilidad genética entre y dentro de las poblaciones es relevante para determinar los límites de la evolución de esta especie bajo el proceso de domesticación.

Un aspecto que aún queda pendiente dentro de todos los modelos de evolución bajo domesticación desarrollados hasta el momento, es el referente a la medición del efecto de la selección humana. En todos los trabajos de domesticación es claro que el hombre actúa en mayor o menor medida, sin embargo no está cuantificado con qué intensidad y dirección es la fuerza de la selección artificial. Este enfoque permitirá medir de manera directa la selección que actualmente están ejerciendo los agricultores sobre poblaciones de determinadas especies y más aún, modificar la intensidad y dirección de la selección y predecir le rumbo de la evolución de éstas a futuro.

México es un país con una gran tradición en el uso de plantas con diversos fines. Una gran proporción de ellas están siendo manejadas simultáneamente y en forma diferente por diferentes grupos humanos. La aplicación de este enfoque, junto con el respaldo etnobotánico necesario, permitirá entender el por qué y el cómo de los diferentes patrones y niveles de manejo de las plantas propuestos por otros autores, y profundizar en la explicación de los procesos ecológicos y evolutivos que intervienen en cada uno de las etapas dentro del proceso de la domesticación.