



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

**Plasticidad fenotípica en los caracteres epidérmicos
foliares del algodón (*Gossypium hirsutum* L.) silvestre y
cultivado en México.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE BIÓLOGA

PRESENTA

MELANIA ANDREA VEGA ANGELES

DIRECTOR DE TESIS:

DRA. ANA LAURA WEGIER BRIUOLO

2015



Ciudad Universitaria, D. F.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Datos del Jurado

1. Datos del alumno

Vega

Angeles

Melania Andrea

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de ciencias

Biología

308328745

2. Datos del asesor

Dra.

Ana Laura

Wegier

Briuolo

3. Datos del sinodal 1

Dra.

Mariana

Benítez

Keinrad

4. Datos del sinodal 2

Biól.

Alejandra

Ortiz

Medrano

5. Datos del sinodal 3

Biól.

Jaime

Gasca

Pineda

6. Datos del sinodal 4

Biól.

Adriana

Uscanga

Castillo

7. Datos del trabajo escrito

Plasticidad fenotípica en los caracteres epidérmicos foliares del algodón (*Gossypium hirsutum* L.) silvestre y cultivado en México.

65 pp

2015

Agradecimientos

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por los espacios y la educación proporcionada desde hace siete años.

Agradezco el apoyo financiero y las facilidades otorgadas para hacer este trabajo por parte de la CONABIO y de la **Dirección General del Sector Primario y Recursos Naturales Renovables (DGSPRR)**, perteneciente a la SEMARNAT a través del “Programa para la conservación de las poblaciones silvestres del género *Gossypium* en México” del proyecto marco “Generación de elementos faltantes para la determinación de los centros de origen y diversidad genética”.

A mis sinodales: Mariana Benítez, Alejandra Ortiz, Jaime Gasca y Adriana Uscanga por sus valiosas observaciones y dedicación.

A Ana Wegier que me ha enseñado tanto en estos años, por su apoyo, confianza y pláticas tan amenas. .

Doy gracias a toda mi familia porque si alguno no fuera como es, yo no sería lo que ahora soy. A Vera por ser mi ejemplo y apoyo académico. A Rich por hacerme reír tanto y cuidarme. A mi abue porque me ha demostrado que la única vía de conseguir lo que uno quiere es el trabajoy que siempre se deben tener los pies en la tierra. A Olivia y a Ricardo porque me hicieron amar la vida y los viajes.

Especial agradecimiento merece Luciano que me ha acompañado sin pretexto día y noche en esta lucha. Me ha dado el amor más sincero y el mejor apoyo, un miao de bienvenida.

A mis profesores que me motivaron a seguir un camino crítico y diferente: Javier Villegas, Gustavo Ortega, Jaime Gasca, Arodi Farrera, Alejandra Ortiz,

Gracias a Aaron Ramírez porque sin él no sería yo. Por su apoyo personal, por cuestionarme y ayudarme en este proyecto.

A Emmanuel Espejel por todo el conocimiento que construimos juntos, todo el tiempo compartido y el gran apoyo para que fuera la bióloga amante de las matemáticas.

A Karen, Elidet, Zac, Laura, Dan, Marisol y Sahid por ser los mejores biólogos y amigos del mundo. Si no los hubiera conocido sería la más triste de todas las Melanias.

A Jesús Ortíz y a Alejandro A. por la compañía y el apoyo moral.

A Ernesto y Dante les agradezco criticaran la utilidad de mi ciencia por la sociedad y dirigieran y morivaran el nuevo rumbo de mi investigación. También les agradezco as pláticas interesantes y el cariño consolador en los momentos más complicados del proceso de la tesis.

A todos los compañeros del laboratorio de biotecnología del INIFAP: Alex, Flor, Víctor, Vale, Adri, Nes, Ale, José Luis, Sandra, Rodolfo, Naye, Roberto, Rebe, Edwin, Atsiri, Abraham, Marina, Graco, Luis y Javier por las charlas divertidas y el buen trabajo que hemos realizado.

Al laboratorio de cultivo de tejidos vegetales de la facultad de química: May, Ara, Luis, Diana, Cris por todo lo que me enseñaron en tan poco tiempo.

Por último y no por eso menos importante a Rodrigo H. que se ha encargado de darme el último empujón y me da esperanza de seguir construyendo a su lado.

Índice

Lista de abreviaturas

Resumen

1. Introducción	2
1.1 Selección natural y plasticidad fenotípica	2
1.2 Estructuras epidérmicas de las hojas	5
1.3 Domesticación y diversidad genética de los cultivados	8
2. Objetivo	10
3. Justificación	11
4. Hipótesis	11
5. Método	12
5.1 Colecta de material biológico	12
5.2 Toma de datos	14
5.3 Análisis estadístico descriptivo	15
5.4 Análisis estadístico multivariado	16
5.5 Correlación entre las variables morfológicas y ambientales	18
6. Resultados	19
6.1 Estadística descriptiva	19
6.2 Estadística multivariada	26
6.3 Correlación entre las variables morfológicas y ambientales	38
7. Discusión	41

7.1 Variación de la morfología foliar	42
7.2 Variación entre regiones de las hojas y entre las hojas de un mismo individuo	43
7.3 Variación entre los individuos de una misma metapoblación	45
7.4 Variación entre metapoblaciones y entre metapoblaciones en campo y metapoblaciones crecidas en jardín común	47
7.5 Variación entre plantas domesticadas en campo y plantas domesticadas crecidas en jardín común	49
7.6 Variación entre las plantas silvestres y las plantas cultivadas	50
7.7 Implicaciones ecológicas y mejoramiento genético de plantas domesticadas.	51
8. Conclusión	53
9. Perspectivas	53
10. Referencias	54
Anexo	64

Lista de abreviaturas

AFLP	Amplified fragment length polymorphism (polimorfismos en la longitud de fragmentos amplificados)	PCA	Principal Components Analysis (análisis de componentes principales)
ANOVA	Analysis of Variance (Análisis de varianza)	PD	Plantas domesticadas
BB	Bahía de Banderas	PDJC	Plantas domesticadas jardín común
BCS	Baja California Sur	PN	Pacífico Norte
BIOCLIM	VARIABLES bioclimáticas	PS	Pacífico Sur
GL1	GALABROUS1	PSC	Plantas silvestres en campo
GL2	GALABROUS2	PSJC	Plantas silvestres del jardín común
GL3	GALABROUS3	PY	Península de Yucatán
GLM	Generalized Linear Model (modelo lineal generalizado)	RAPD	Random Amplification of Polymorphic DNA (amplificación aleatoria de ADN polimórfico)
JC	Jardín Común	RFLP	Restriction fragment length polymorphism (polimorfismo de longitud de fragmentos de restricción)
MANOVA	Multivariate analysis of variance (análisis multivariado de varianza)	TRY	TRIPTYCHON
NE	Nectario Extrafloral	WER	WEREWOLF
PC	Pacífico Centro		

Resumen

En este trabajo se ha demostrado que el algodón silvestre tiene alta variación morfológica en y entre las metapoblaciones debido a la variación genética que presentan y a las interacciones ecológicas. El algodón cultivado en comparación con el silvestre presenta limitada variación debido a la homogenización genética resultado del proceso de domesticación y al ambiente homogéneo en el que crece. El análisis climático nos muestra que la abundancia de tricomas es el carácter que tiene mayor relación con la precipitación estacional en cada localidad. Por lo tanto la alta plasticidad fenotípica de las hojas permite responder favorablemente a las presiones ambientales. La conservación de la variación genética en las plantas silvestres es necesaria para mantener el potencial evolutivo de la especie y mejorar el algodón cultivado porque puede añadir nuevas características que sean útiles en ciertos escenarios, como ante alguna enfermedad o el cambio climático.

El análisis se realizó por medio de la comparación morfológica de tricomas, glándulas de gossipol y nectarios foliares presentes en las hojas de los individuos de seis de las ocho metapoblaciones de *G. hirsutum* y un grupo de plantas domesticadas, ambos grupos se comparan consigo mismos crecidos en jardín común con el fin de analizar la respuesta ante los estímulos ambientales locales (herbívoros y clima, principalmente) y artificiales a los que están expuestas dichas estructuras. Se llevó a cabo la toma de fotografías de regiones de tres hojas por individuo, 270 individuos en total. Posteriormente, mediante el programa ImageJ, se midió la longitud y densidad de tricomas en el margen, la densidad de glándulas en el envés y el área del nectario foliar. Los datos fueron analizados mediante estadística descriptiva y multivariada (ANOVA GLM con distribución *Poisson*, MANOVA GLM y PCA). Además, se analizó el nivel de correlación de los caracteres morfológicos con las variables ambientales de cada metapoblación.

1. Introducción

El algodón (*Gossypium* spp.) es uno de los recursos naturales más importantes pues provee alrededor del 50% de toda la fibra usada por el humano. El género *Gossypium* tiene una larga historia evolutiva durante la cual ha tenido una radiación global, cuenta con 50 especies que se distribuyen en el trópico y en el subtrópico. A través de dispersiones transocéanicas hacia el nuevo mundo surgieron especies con nuevos genotipos aloploidos, entre ellas *Gossypium hirsutum*. (Hagenbucher *et al.* 2013). La complejidad de esta especie representa un reservorio de amplia variación genética que en estado silvestre es representada con alta diversificación morfológica, lo que permite responder a las presiones selectivas del medio (Wendel, 2010).

Actualmente las poblaciones silvestres se distribuyen en las dunas costeras del Pacífico y del Golfo de México y la dinámica poblacional que presentan se ha descrito como metapoblaciones (Wegier, 2013). Las metapoblaciones son parches separados espacialmente definidos como consecuencia de la migración, colonización y extinción entre los parches de las poblaciones. Estas condiciones se mantienen en equilibrio ya que todos los parches pueden extinguirse pero no al mismo tiempo y la recolonización después de la extinción local es posible (Hanski, 1998).

1.1 Selección natural y plasticidad fenotípica

La variación genética y la plasticidad fenotípica son propiedades fundamentales de todos los seres vivos que les permiten evolucionar en respuesta a una presión selectiva (Agrawal *et al.* 2002; Gepts y Papa, 2002). Es posible que el ambiente induzca variantes que sean heredables ya que la respuesta de un organismo al ambiente es genéticamente compleja y sujeta a la variación de múltiples *loci*. Es así como se genera un cambio en las frecuencias fenotipos/genotipos de acuerdo a su adaptación relativa dentro de la población (West-Eberhard, 2005; Castillo, 2007).

La selección natural puede llegar a modificar los genes que regulan los caracteres epidérmicos, la identificación y caracterización de esos es central para entender el

origen y la permanencia de la variación biológica. Sin embargo, estos genes pertenecen a una compleja red de regulación por lo que los genes que se consideran más importantes deben analizarse dentro de dicha red para comprender de forma adecuada el desarrollo, la plasticidad y la variabilidad celular (Benítez *et al.* 2013). El mapeo de genes realizado por Desai y colaboradores en 2008 sugiere que es posible que entre el fenotipo *galabrous* y la poca cantidad de tricomas exista la influencia de un solo gen que afecta tanto el desarrollo de fibra y tricomas o que la región mapeada corresponda a un grupo de genes que regulan el desarrollo de estos. Esta región muestra homología al ser comparada con el gen *GL1* que está relacionado con factores de transcripción MYB que regula los tricomas en *Arabidopsis*. Los factores de transcripción de la familia MYB, GALABROUS (*GL1*) y WEREWOLF (*WER*), tienen un papel importante en la determinación del tipo de células epidérmicas. El gen *GL1* es específico para la producción de tricomas en la superficie de las hojas, mientras que *WER* estabiliza el desarrollo en las células epidérmicas de raíz e hipocótilo (Bloomer *et al.* 2012). En cuanto a las glándulas, estas están determinadas por los genes *GL2* y *GL3* (Cai *et al.* 2010) y el área y la producción de néctar están reguladas por los genes *ne1* y *ne2* que son independientes de los nectarios florales (Wäckers y Bonifay, 2004; Hou *et al.* 2013).

Por otro lado, para poder reconocer de forma rápida, fácil y segura entre especies y variedades se han realizado análisis morfológicos sobre los caracteres que pueden ofrecer la mayor información (Susin, *et al.* 1988). Además, realizar un estudio morfológico es útil para comprender las interacciones ecológicas que permiten el éxito evolutivo de esta planta (Soler, 2003).

En 1988, Susin y colaboradores determinaron cuáles eran los caracteres morfológicos que proporcionaban más información para poder identificar entre 27 variedades de algodón, entre ellos están la longitud y la densidad de tricomas, la densidad de glándulas de gosispol y el área del nectario. Basándose en la densidad de los tricomas se ha propuesto una clasificación de genotipos: *smooth* o *galabrous* (sin tricomas), *hirsute* (moderada pubescencia) y *pilosa* (densa pubescencia) (Nawab *et al.* 2011). Con base en el número de glándulas se definen los genotipos (Cai *et al.* 2010):

- 1) Sin glándulas
- 2) Con glándulas en semillas, raíces y hojas
- 3) Con morfogénesis de glándulas retardada (con bajo nivel de gossipol) y ausentes en semilla
- 4) Con glándulas en la semilla pero con bajo gossipol
- 5) Con pocas o ninguna glándula en la semilla pero en exceso en el resto de la planta

La selección natural actúa sobre estos caracteres (tricomas, glándulas y néctarios extraflorales) debido a las interacciones que tiene la planta con el medio biótico y abiótico, principalmente la herbivoría. El algodón presenta ambos tipos de resistencia ante un ataque de herbívoros. Defensa directa, que es conferida por los tricomas y la resistencia indirecta, proporcionada por los néctarios extraflorales y glándulas de gossipol, lo que representa defensas químicas y morfológicas (Rudgers *et al.* 2004). Es importante mencionar que la defensa foliar puede ser inducible mientras que en los tejidos reproductivos los altos niveles de defensa son constantes (Coley *et al.* 1985). Los herbívoros ejercen un gran impacto sobre la planta tanto ecológico como evolutivo, por lo que la planta ha desarrollado diferentes mecanismos para minimizar los efectos negativos sobre el bienestar de estas presentando *trade-offs* entre el crecimiento y desarrollo de los frutos y la resistencia o tolerancia a hongos, bacterias e insectos (Hagenbucher *et al.* 2013).

Los mecanismos de defensa pueden estar dirigidos a la producción de sustancias químicas (metabolitos secundarios) ya sea para atraer, resistir o inhibir a los demás organismos depositándolas en la pared de las células de los tejidos o mediante compuestos volátiles como alcoholes, ésteres y terpenoides. Estos últimos pueden llegar a reducir la herbivoría hasta un 90% (Vivanco *et al.* 2005). La variación en la producción de metabolitos está conferida por la plasticidad fenotípica que posee la planta. O sea, la habilidad que tienen los genotipos para responder a diferentes medios bióticos. (Agrawal *et al.* 2002). Existen más de 10000 productos secundarios de las

plantas que pueden llegar a ser exclusivos de una especie o hasta de una familia y su ataque va dirigido hacia el sistema nervioso o pueden causar malformaciones durante el desarrollo y limitar hormonas necesarias por el crecimiento de hongos e insectos (Granados *et al.* 2008).

El algodón no solo tiene que responder a los ataques de hongos, bacterias y animales, también debe responder al ambiente abiótico. La plasticidad fenotípica en plantas está bien documentada como respuesta de los organismos a un medio heterogéneo. Además del medio estresante en el que se encuentra ya el algodón, el cambio climático está propiciando cambios fenotípicos, es por esto que estudios recientes se han enfocado a detectar el nivel al que puede haber plasticidad fenotípica ya que aún se desconoce hasta qué punto está determinada genéticamente y cuáles son los factores que pueden significar un cambio fenotípico/ genético (Franks *et al.* 2014; Merila y Hendry, 2014). Es por esto que es importante analizar a distintos niveles (dentro de una hoja, dentro de cada individuos, entre individuos de una misma población y entre metapoblaciones) para poder determinar hasta cuál de éstos es observable la influencia de los estímulos ambientales con el fin de facilitar la diferenciación entre las plantas cultivadas y las silvestres.

1.2 Estructuras epidérmicas de las hojas

Las hojas son las estructuras morfológicamente más diversas de la planta, presentan alta plasticidad fenotípica ante las presiones selectivas del medio por lo que aportan información sobre la diversidad de las plantas a nivel taxonómico, poblacional o individual (Gifford y Foster, 1989; Dengler y Tsukaya, 2001; Dolan y Scott, 1991). La epidermis es la capa más externa del cuerpo vegetal primario que ofrece a la planta protección, evita la transpiración excesiva, se regenera y puede almacenar agua y otros productos (Bondada y Oosterhuis 2000). Está compuesta por varias estructuras y tipos celulares.

G. hirsutum presenta hojas con tres a cinco lóbulos y las formas definitivas se han nombrado como Normal, Okra, Superokra y Subokra, tanto en las plantas silvestres como en las cultivadas se encuentran los primeros dos tipos. La presencia de Superokra y Subokra ha sido poco documentada (Stephens, 1939b; Fryxell, 1979).

Nectario extrafloral

El nectario está compuesto por tejido secretor, pueden ser florales o encontrarse fuera de la flor. Fuera de la flor se encuentran en hojas, pecíolo brácteas, estípulas o cotiledones. El número, forma y tipo de nutrientes producidos en los nectarios varía de acuerdo al taxa y dentro de una misma especie. En la familia Malvaceae se presentan en forma de cámaras o depresiones con tricomas multicelulares secretores y en *G. hirsutum* el nectario extrafloral (NE) es encontrado en las partes jóvenes de las plantas, en el primer tercio a partir del pecíolo de la vena media de las hojas y la mayoría de las hojas solo presenta uno pero pueden hallarse dos o más nectarios (Wäckers y Bonifay, 2004; Bentley, 2014). El néctar extrafloral perteneciente a *Gossypium hirsutum* se compone de sucrosa, glucosa y fructosa. La concentración del néctar depende de varios factores como la cercanía con el floema, la proporción de xilema y la tasa fotosintética del órgano. El volumen es afectado por la evaporación en condiciones de baja humedad relativa y los factores edáficos. Usualmente hay secreción de néctar diurna a partir de las 11 horas y se ve reducida drásticamente en la noche, se encuentran más activos durante la época de crecimiento y el ataque de insectos puede incrementar la tasa de secreción (Beattie, 2005).

La función de los NE no es del todo clara ya que una planta puede producir néctar con dos propósitos: comenzar a atraer polinizadores para el momento de floración o como una forma indirecta de defensa. Sin embargo, lo estudiado hasta ahora indica que los nectarios extraflorales están comúnmente ligados a la defensa indirecta de la planta mediante el mantenimiento de grupos de hormigas. El NE ofrece néctar para mantener a las hormigas cerca, si algún herbívoro se acerca actuarán

violentamente para defender la fuente de comida (Wäckers y Bonifay, 2004; Hagenbucher *et al.* 2013).

El néctar producido en el nectario foliar, también es importante en la dieta de la larva de *Chrysoperla plorabunda* que es el más común y potencial depredador del áfido del algodón: *Aphis gossypii*. Se ha observado que el consumo del néctar aumenta mientras la población del áfido disminuye (Limburg y Rosenheim, 2001).

Tricomas

Los tricomas son proyecciones de la epidermis que presentan forma y estructura variada, tienen una diversa gama de funciones adaptativas entre especies que van desde la protección contra herbívoros hasta ayudar a resistir alta radiación UV, aumentar el uso eficiente de agua y tolerar sequías debido a que reflejan la luz y reducen la transpiración. Han sido usados en el reconocimiento de especies en numerosos grupos de angiospermas, ya sea por la presencia/ausencia de los mismos, o por la presencia de distintos tipos (Valencia y Delgado, 2003; Bloomer *et al.* 2012).

En *G. hirsutum* se pueden encontrar tricomas unicelulares, multicelulares y pueden o no ser glandulares, simples o estelares. En el margen de la hoja se encuentran únicamente unicelulares, no glandulares, largos y generalmente de pared fina (Bondada y Oosterhuis, 2000; Yingru *et al.* 2006).

Por otro lado, la densidad de tricomas puede representar un rasgo con plasticidad fenotípica alta y su variación puede responder a gradientes ambientales o condiciones heterogéneas del hábitat. En ambientes estresantes se espera que el aumento en el número de estos proporcione una mayor protección a la planta principalmente en la humectación (Martínez *et al.* 2011; Chachalis *et al.* 2001).

Glándulas de gosipol

El gosipol es sintetizado en las raíces y es transportado hasta depositarse en las cavidades con forma esférica que se encuentran en todo el tejido de la planta. Estas

glándulas, también conocidas como glándulas de pigmento, contienen predominantemente gossipol con hemigossipol y sesquiterpenoides con sesterterpenoides (heliocidos) (Benedict *et al.* 2004).

Las glándulas están involucradas directamente en la defensa de la planta de algodón. La presencia y densidad de las glándulas están influenciadas por la abundancia y tipo de daño ocasionado por los herbívoros (insectos, nematodos, roedores y aves). La sensibilidad al gossipol varía entre especies, de la concentración de gossipol y del estado de desarrollo del insecto. Por ejemplo, en *E. acraea* se necesita una concentración de 0.04% y para *H. zea* de 0.2% de gossipol para causar el 50% de mortalidad. Dentro de los terpenoides que contienen las plantas del algodón, se ha demostrado que el más tóxico es el gossipol, seguido por el heliocido H1, heliocido H3, hemigossipol y el heliocido H2 (Hagenbucher *et al.* 2013).

1.3 Domesticación y diversidad genética de los cultivados

Entre los desarrollos tecnológicos, la agricultura es de los pocos que se ha originado independientemente en más de un sitio. Son asignadas cinco diferentes áreas en el mundo en las que se encuentran los principales centros de origen de la agricultura: Mesoamérica, Los Andes de América del Sur, el sur de China, África y el sureste de Asia. Para determinar los centros de domesticación la información se obtiene a partir de estudios arqueológicos y genéticos. El que haya más de un sitio en el que se comenzó a domesticar una planta dificulta la búsqueda y encuentro del centro de origen de la especie (Gepts, 2004).

La domesticación es el resultado de un proceso de selección que es dirigido a incrementar la adaptación de una planta o un animal para que sea cultivado y utilizado por los humanos. Es un proceso continuo que presentará eventualmente cambios fenotípicos en los caracteres de interés, este puede ser ejercido consciente o inconsciente sobre los individuos silvestres (Gepts y Papa 2003).

El proceso de domesticación influye tanto en características ecológicas como evolutivas de una especie que también representan implicaciones culturales y tecnológicas. Se estima que 2500 especies de plantas se encuentran bajo un proceso de domesticación siendo cultivos que han tenido o tienen una importancia económica relevante. La domesticación es un proceso dinámico ya que día a día se hacen mejoras a los cultivos, las recientes innovaciones biotecnológicas que confieren características que diferencian cada vez más a las plantas domesticadas de sus parientes silvestres y el cambio climático, han acelerado este proceso provocando que las especies estén bajo presión selectiva natural y artificial mayor. Hay que considerar que el fenotipo está bajo selección pero no implica que el genotipo lo esté. La selección puede estar presente sobre muchas generaciones sin modificar la variación genética o sin algún efecto evolutivo (Meyer *et al.* 2012).

La domesticación conduce a la diferenciación de las plantas domesticadas y sus progenitores silvestres debido a cambios genéticos, representados en cambios fenotípicos o fisiológicos, como pérdida de protección química o mecánica contra herbívoros. Las modificaciones morfológicas que son seleccionadas durante el proceso de domesticación pueden llegar a ser de tal magnitud que el cultivo se vuelve menos aptos para vivir de forma silvestre sin la asistencia de los humanos. De esta forma la morfología y algunos otros rasgos como la cantidad y distribución de los metabolitos secundarios son afectados por el proceso de domesticación (Gepts, 2004; Pickersgill, 2007).

Podemos encontrar tres tipos de cultivos: los domesticados, los semidomesticados y las plantas no domesticadas. El primer tipo se refiere a plantas que son diferentes morfológica y genéticamente de sus parientes silvestres y que han sido sometidas conscientemente a presiones selectivas artificiales. El segundo tipo son los cultivos que se sometieron consciente o inconscientemente a presiones de selección pero sin una clara distinción morfológica o genética de sus parientes silvestres y el tercer tipo se refieren a las plantas que siguen siendo silvestres pero son cosechadas y

no son sometidas a presiones de selección artificial (Meyer, *et al.* 2012). El caso de *G. hirsutum* pertenece al segundo tipo por lo que localizar y conocer las poblaciones silvestres de algodón podría dar algún nuevo indicio sobre el proceso de domesticación (Krapovickas y Sijo, 2008).

Una característica compartida por todas las plantas domesticadas es la reducción en la diversidad genética durante y después del proceso de domesticación. Este cuello de botella genético ha sido medido con una variedad de marcadores bioquímicos o moleculares (isoenzimas, proteínas, RFLPs, RAPDs, AFLPs y la secuenciación de genes específicos) (Gepts, 2004).

Muchas variedades de algodón han sido obtenidas a partir de cruces entre ancestros emparentados con el único fin de incrementar la productividad de la fibra ocasionando cuellos de botella importantes. Al analizar la variación genética mediante marcadores moleculares, se encontró que el nivel de polimorfismo en diferentes variedades cultivadas es bajo. Gran parte de la variación genética de *G. hirsutum*, incluyendo invaluable alelos que confieren resistencia a insectos, patógenos o adversidades ambientales, se han perdido a través del proceso de domesticación (de Magalhães *et al.* 2006).

2. Objetivo

El objetivo general de este trabajo es analizar la plasticidad fenotípica a través de la estructura y variación morfológica de los tricomas, glándulas y nectario extra floral de las hojas de *G. hirsutum* silvestre. A la par, comparar con la morfología presente en las plantas domesticadas.

Con el objetivo particular de analizar la variación morfológica de los atributos de la epidermis foliar a los siguientes niveles:

- Entre regiones de las hojas

- Entre hojas de un mismo individuo
- Entre los individuos de una misma metapoblación y entre los individuos domesticados
- Entre metapoblaciones en campo y metapoblaciones crecidas en Jardín Común
- Entre plantas domesticadas en campo y plantas domesticadas crecidas en Jardín común
- Entre plantas silvestres y plantas domesticadas

3. Justificación

El proceso de domesticación al que está sometido *G. hirsutum* afecta directamente su variación genética y morfológica. Siendo México centro de origen y de diversidad genética es necesario conocer de qué forma influye la selección natural y artificial a las que están sometidas a las estructuras epidérmicas de las hojas.

Hasta ahora los estudios realizados se han enfocado en plantas domesticadas dejando de lado la variación que existe en las metapoblaciones silvestres. Si esa variación no es documentada las medidas de conservación y bioseguridad estarán limitadas poniendo en riesgo el material genético que en un futuro podría ser útil para ampliar y mejorar el cultivo.

Además, la comparación morfológica permitirá definir si existe diferencia fenotípica entre organismos silvestres y domesticados.

4. Hipótesis

Dado que las metapoblaciones de *G. Hirsutum* presentan variación genética alta, entonces se espera que haya amplia diversidad fenotípica en cuanto a los caracteres epidérmicos foliares intra- e inter- metapoblacional.

Si el desarrollo de las hojas de cada individuo está determinado genéticamente, no existirá plasticidad fenotípica a nivel de regiones e individuos.

Al comparar las plantas silvestres y domesticadas, las plantas domesticadas tendrán menos diversidad debido al cuello de botella genético derivado del proceso de domesticación. Al mismo tiempo, la selección artificial de las estructuras epidérmicas dirigidas tanto a la resistencia de plagas como al aumento de fibra podría llevar a las plantas domesticadas a ser igual de plásticas que las silvestres.

5. Método

5.1 Colecta de material biológico

El material biológico utilizado fue colectado durante los años 2011, 2012 y 2013. Se tomaron tres hojas de individuos pertenecientes a seis de las ocho metapoblaciones silvestres de *G. Hirsutum* y de plantas cultivadas que se compraron en los mercados de Nativitas y en los viveros de Coyoacán. También se procesaron hojas pertenecientes a plantas silvestres y de plantas domesticadas crecidas en jardín común (provenientes de las mismas seis metapoblaciones y de las mismas plantas domesticadas). El jardín común se realizó con el fin de demostrar la asociación entre el clima y los caracteres epidérmicos foliares.

Cada hoja se aisló con papel absorbente después de ser asperjadas con fungicida KAPTAN® BASF (2 g/L) y se congelaron hasta su procesamiento. El número de individuos colectados y su localización se muestran en la Tabla 1 y la Figura 1.

Tabla 1. Procedencia y número de individuos muestreados por cada grupo (Individuos silvestres, individuos cultivados e individuos del jardín común). Para los individuos silvestres se indica la localidad, información utilizada para el análisis de correlación ambiental.

Individuos silvestres			
Metapoblación	Localidad	Número de individuos	Forma de la hoja
Baja California Sur	La Paz, BCS	3	Normal
	San José del Cabo, BCS	14	Normal
	Sin registro	2	Normal
Pacífico Norte	Puente de la Marina, Sinaloa	20	Normal
	Punta dorada, Sinaloa	1	Normal
Bahía de Banderas	Punta Mita, Nayarit	16	15 Normal , 1 Okra
	Calle Malpaso, Nayarit	1	Okra
	Lo de Marcos, Nayarit	4	1 Normal, 3 Okra
	San Blas, Nayarit	6	Normal
Pacífico Centro	Carretera Acapulco-San Marcos	3	Okra
	Playa Colola, Michoacán	4	1 Normal, 3 Okra
	Emiliano Zapata, Jalisco	1	Okra
	Pie de la Cuesta, Guerrero	14	Okra
	Pueblo Nuevo, Colima	1	Normal
	Tecoman, Colima	1	Okra
Pacífico Sur	Chivela, Oaxaca	7	2 Normal, 5 Okra
	Morro Ayuta, Oaxaca	6	Normal
Península de Yucatán	Celestún, Yucatán	6	Normal
	Progreso, Yucatán	12	Normal
	Sisal, Yucatán	6	Normal
Individuos cultivados			
	Número de individuos	Forma de la hoja	
Cultivados	18	Normal	
Individuos jardín común			
Baja California Sur	22	Normal	
Pacífico Norte	17	Normal	
Bahía de Banderas	13	Normal	
Pacífico centro	17	Normal	
Pacífico Sur	17	Normal	
Península de Yucatán	18	6 Normal, 12 Okra	
Cultivados	20	Normal	
Total	270		

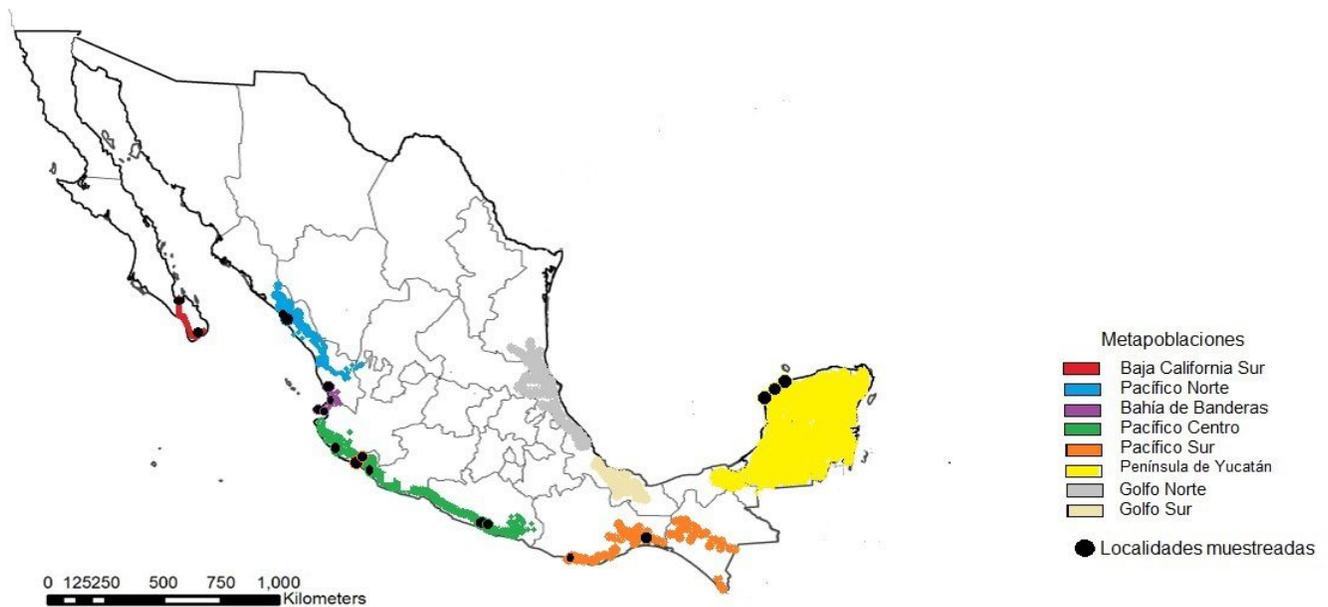


Figura 1. Distribución de las metapoblaciones silvestres de *G. hirsutum*. En colores se encuentran señaladas las ocho metapoblaciones y los puntos negros indican las localidades muestreadas.

5.2 Toma de datos

De las tres hojas, completas y desarrolladas completamente, se tomaron fotografías con una cámara AxioCam MRC adecuada a un microscopio estereoscópico a través del programa de Axio Vision de tres regiones del envés: el nectario sobre la vena media, tres regiones del margen y tres regiones sobre la lámina (Figura 2). Con aumento de 2X.

Las fotos obtenidas se analizaron con el programa ImageJ (Abramoff et al. 2004) mediante el cual fue posible medir:

- Área del nectario (Figura 2, círculo azul)
- Densidad (número de tricomas/ longitud del margen medido) y largo de tricomas de cada región del margen (Figura 2, círculos negros)
- Densidad de glándulas de cada región del envés (número de glándulas/ 39.98 mm², área del campo del microscopio) (Figura 2, círculos blancos)

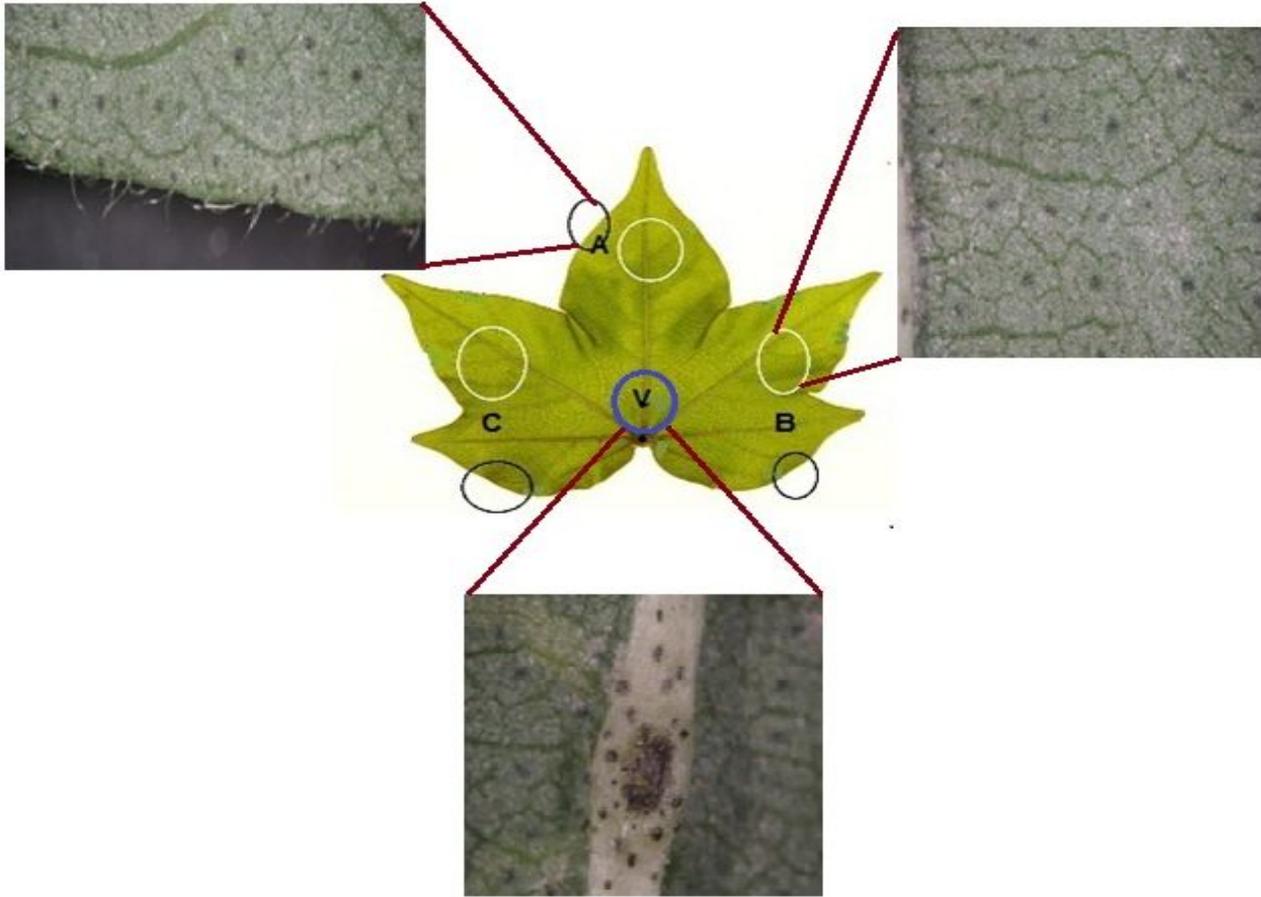


Figura 2. A, B, C y V Indican las regiones de las hojas que fueron fotografiadas. Los círculos negros representan las regiones del margen en las que se midieron longitud y densidad de tricomas; los círculos blancos las áreas de la lámina en la que se midió la densidad de glándulas y el azul, el área del nectario.

5.3 Análisis estadístico descriptivo

El análisis descriptivo se realizó con el fin de conocer cuál era la distribución de los datos y si había diferencias marcadas entre grupos. Se promediaron todos los valores obtenidos de los individuos pertenecientes a cada metapoblación y al grupo de plantas cultivadas (en campo y jardín común) y se calcularon las desviaciones estándar para cada promedio. Posteriormente se promediaron los valores de cada grupo dependiendo de su origen y se calcularon las desviaciones estándar.

5.4 Análisis estadístico multivariado

Comparación entre regiones de las hojas

Para analizar si existen diferencias en el número y densidad de tricomas y la densidad de glándulas entre las tres regiones de una misma hoja, analicé 3 hojas de 270 individuos (384 hojas de individuos silvestres en campo, 54 hojas de individuos cultivados en campo, 312 hojas de individuos silvestres en jardín común y 60 hojas de individuos cultivados en jardín común). Esto ayudará a definir si la plasticidad fenotípica se expresa incluso a nivel de hojas.

Los datos obtenidos presentan una distribución Poisson por lo que se realizaron ANOVAs GLM y prueba de Tukey para analizar la variación morfológica entre las tres regiones de la hoja (A, B y C) para cada carácter morfológico. El análisis de varianza es una técnica que se usa cuando todas las variables explicativas son categóricas. Las variables explicativas son llamadas factores, y pueden ser de dos o más niveles. Cuando es un solo factor con tres o más niveles se utilizan una ANOVA de una vía. El análisis de varianza o ANOVA es usado para comparar las medias entre dos o más grupos a partir de una asignación aleatoria. La hipótesis manejada por esta prueba es que no existen diferencias entre las medias de los grupos o poblaciones. Por la distribución que presentan los datos se incorporó un GLM (Generalized Linear Model) que ajusta el modelo lineal para comparar las medias de los datos que no presentan distribución normal. Al introducir el modelo lineal al análisis de varianza se lleva a cabo la comparación de las medias de cada categoría con la media general (intercepto).

Por otro lado, la prueba de ANOVA GLM nos indica si existe o no diferencias significativas, pero no aclara entre qué regiones por lo que se utilizó una prueba de Tukey que compara las medias de forma pareada.

Comparación entre hojas de un mismo individuo

A este nivel se analizaron las diferencias entre las tres hojas muestreadas por individuo (128 individuos silvestres en campo, 18 individuos cultivados en campo, 104

individuos silvestres en jardín común y 20 individuos cultivados en jardín común) promediando las regiones de cada hoja. De esta forma podemos determinar si los estímulos ambientales tienen influencia suficiente para mostrar diferencias a este nivel.

Para esta parte los análisis realizados fueron ANOVA y prueba de Tukey.

Comparación entre los individuos de una misma metapoblación y entre los individuos domesticados

La comparación entre individuos se llevó a cabo promediando los resultados obtenidos de las tres hojas de cada individuo. Por medio de esta comparación se determinó qué metapoblación presenta la mayor variación morfológica y cuál es la variación presente en las plantas domesticadas. Para analizar los resultados se emplearon ANOVAs GLM.

Comparación entre metapoblaciones en campo y metapoblaciones crecidas en Jardín Común

En este nivel se promediaron los resultados de cada individuo obteniendo un solo valor por cada metapoblación de cada variable morfológica, mediante esta comparación se determinaría el rol que juega los estímulos ambientales y la carga genética de cada metapoblación. Analizar al mismo tiempo los grupos en campo vs los mismos grupos crecidos en jardín común definirá cuánta es la plasticidad fenotípica presente en cada uno ya que en el jardín común se reduce al mínimo la variación ambiental.

La variación entre metapoblaciones (*inter-metapoblacional*) y entre metapoblaciones vs metapoblaciones de jardín común fue analizada mediante una MANOVA con permutaciones y un Análisis de Componentes Principales (PCA por sus siglas en inglés). El objetivo del análisis de componentes principales es encontrar un número reducido de combinaciones lineales de las variables para capturar la mayor variación de los datos en su conjunto. Un MANOVA (Multivariate Analysis of Variance) es una técnica utilizada para el análisis en el que hay más de una variable dependiente

que no puede ser combinada de manera simple. Las permutaciones son distintas agrupaciones que se pueden formar con los datos, de tal forma que una agrupación difiera de la otra solo por el orden de estos con el fin de demostrar que nuestros resultados son los más probables.

Comparación entre las plantas domesticadas y plantas domesticadas crecidas en jardín común

Esta comparación se realizó con el fin de analizar el comportamiento de la variación morfológica ante la reducción genética por la que han pasado las plantas cultivadas y observar la plasticidad que pueden mantener a pesar de las condiciones homogéneas del ambiente en el que se desarrollan. Un MANOVA, ANOVAs y PCA se realizaron para analizar los datos a este nivel.

Comparación entre plantas silvestres y plantas domesticadas

La variación presente en todas las metapoblaciones en campo y la presente en todas las metapoblaciones crecidas en jardín común se promediaron, al igual que en las plantas domesticadas, de esta forma se hizo el análisis global entre las plantas silvestres y domesticadas con el objetivo de esclarecer la diferenciación morfológica de ambos grupos. El resultado se analizó mediante un PCA.

5.5 Correlación entre las variables morfológicas y ambientales

Se realizaron correlaciones entre las variables morfológicas y entre las variables morfológicas con las variables ambientales de cada localidad. Las correlaciones indican la estrechez de variables dependientes una de la otra mediante un coeficiente, en este caso el de Kendall. Si el coeficiente es cero no habrá una relación de dependencia lineal entre ambas variables, si es 1 o -1 se dará una relación perfecta (Vargas, 1995).

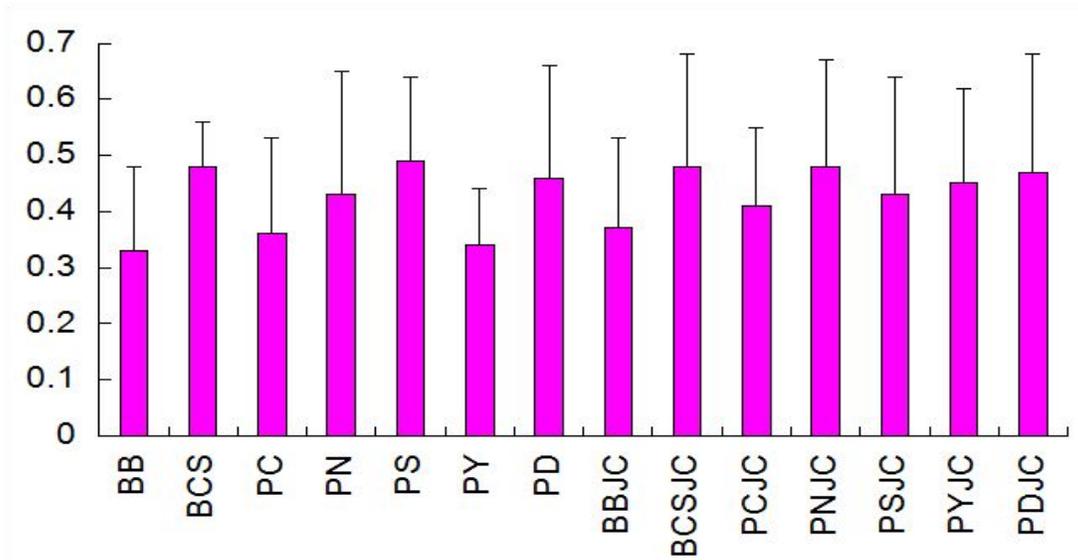
Se tomaron las 19 coberturas climáticas de BIOCLIM que se visualizaron con el programa ArcMap (Hijmans *et al.* 2004; Hijmans *et al.* 2005) de cada una de las localidades muestreadas, debido a que la mayoría de estas variables están fuertemente correlacionadas y pueden alterar los análisis que se hagan con ellas, se recomienda elegir algunas por medio de los siguientes métodos: análisis de *clusters* o grupos, correlaciones y las que ecológicamente ayuden a explicar mejor nuestros resultados (Gregory-Wodzicki, 2000; Arif *et al.* 2007; Rissler y Apodaca, 2007; Schrag *et al.* 2007; Leaché *et al.* 2013; Uscanga, 2013; McGaughan *et al.* 2014). En este estudio se decidió usar el último método y tomar las variables que representan condiciones extremas ya que las hojas se ven más influenciadas por la temperatura y precipitación extrema, de esta forma se facilita el manejo de los datos.

Todos los análisis se realizaron con el programa R (Development Core Team, 2013) con los paquetes 'ade4' (Dray *et al.* 2007), 'mvtnorm' (Genz *et al.* 2014), 'multcomp' (Hothorn *et al.* 2008) y 'vegan' (Oksanen *et al.* 2012).

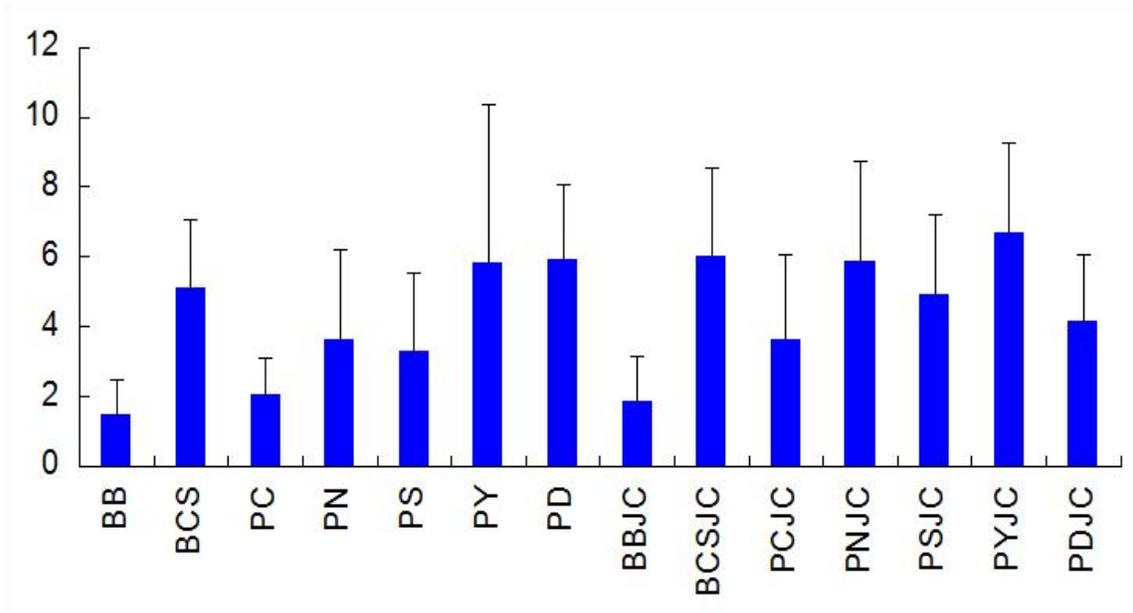
6. Resultados

6.1 Estadística descriptiva

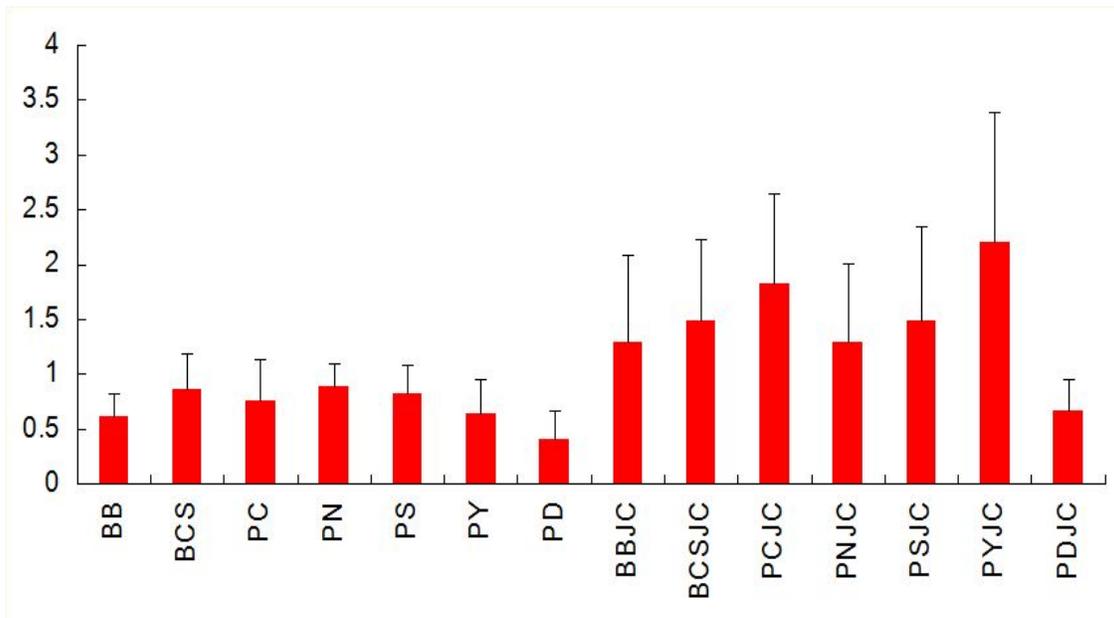
Los resultados obtenidos para la longitud de tricomas son más homogéneos que en la densidad de los mismos (Gráfica 1 y 2) para todas las plantas. La densidad de glándulas es mayor en las plantas crecidas en el jardín común (Gráfica 3). Los valores más altos del área del nectario están presentes en las plantas silvestres en campo (PSC) (Gráfica 4). Dentro de las metapoblaciones en campo, la metapoblación que presenta valores más altos para todas las variables morfológicas es Baja California Sur (BCS) (Gráficas 1-4).



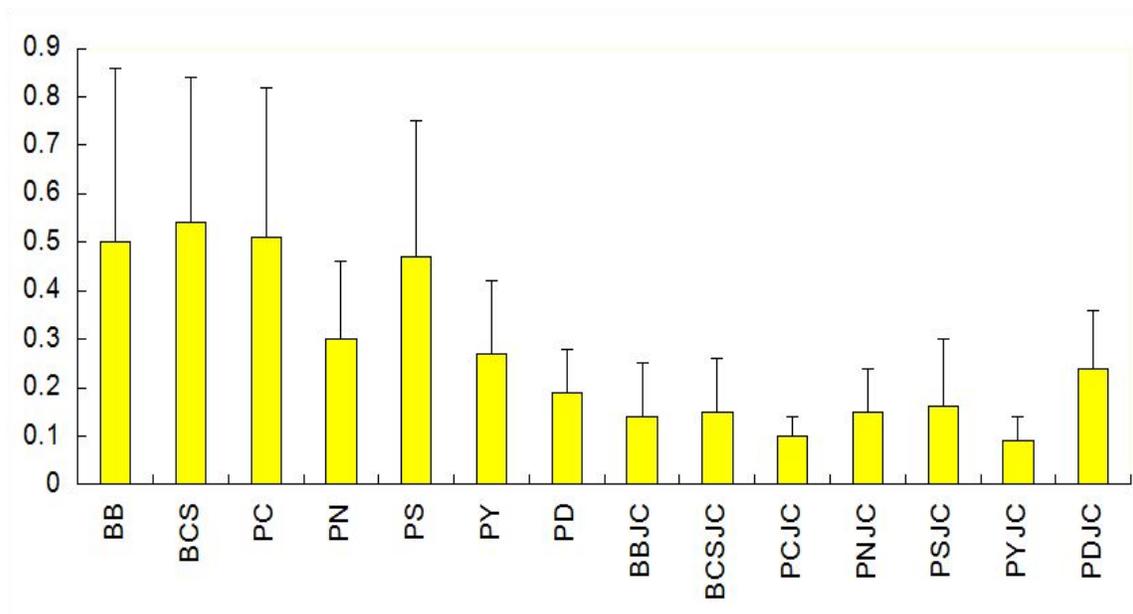
Gráfica 1. Promedio de la longitud de tricomas de cada metapoblación, plantas domesticadas, metapoblaciones crecidas en jardín común y plantas domesticadas crecidas en jardín común. BB=Bahía de Banderas, BCS= Baja California Sur, PC=Pacífico Centro, PY=Península de Yucatán, PD= Plantas Domesticadas, BBJC=Bahía de Banderas del Jardín Común, BCSJC= Baja California Sur del Jardín Común, PCJC=Pacífico Centro del Jardín Común, PYJC=Península de Yucatán del Jardín Común, PDJC= Plantas Domesticadas del Jardín Común.



Gráfica 2. Promedio de la densidad de tricomas de cada metapoblación, plantas domesticadas, metapoblaciones crecidas en jardín común y plantas domesticadas crecidas en jardín común. BB=Bahía de Banderas, BCS= Baja California Sur, PC=Pacífico Centro, PY=Península de Yucatán, PD= Plantas Domesticadas, BBJC=Bahía de Banderas del Jardín Común, BCSJC= Baja California Sur del Jardín Común, PCJC=Pacífico Centro del Jardín Común, PYJC=Península de Yucatán del Jardín Común, PDJC= Plantas Domesticadas del Jardín Común.

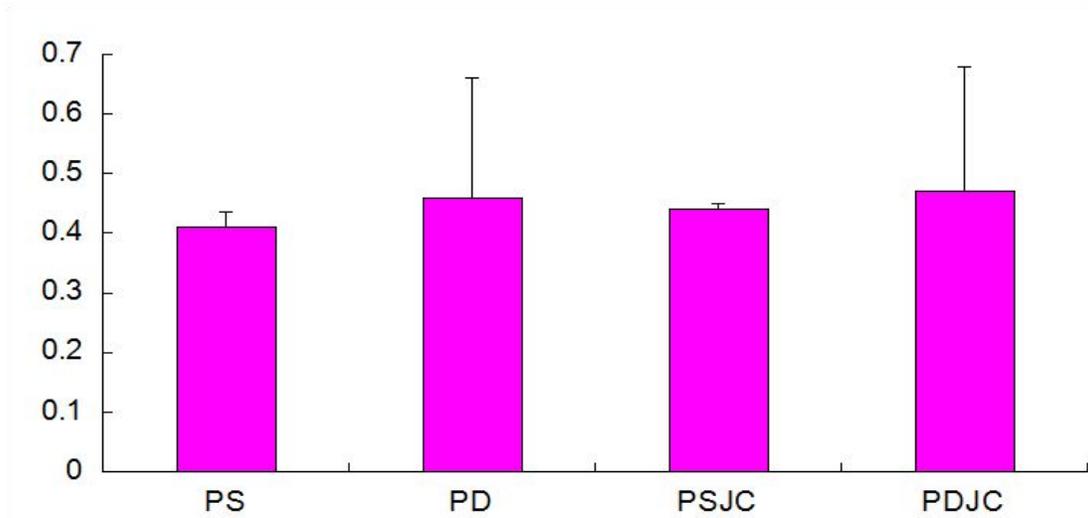


Gráfica 3. Promedio de la densidad de glándulas de gossipol de cada metapoblación, plantas domesticadas, metapoblaciones crecidas en jardín común y plantas domesticadas crecidas en jardín común. BB=Bahía de Banderas, BCS= Baja California Sur, PC=Pacífico Centro, PY=Península de Yucatán, PD= Plantas Domesticadas, BBJC=Bahía de Banderas del Jardín Común, BCSJC= Baja California Sur del Jardín Común, PCJC=Pacífico Centro del Jardín Común, PYJC=Península de Yucatán del Jardín Común, PDJC= Plantas Domesticadas del Jardín Común.

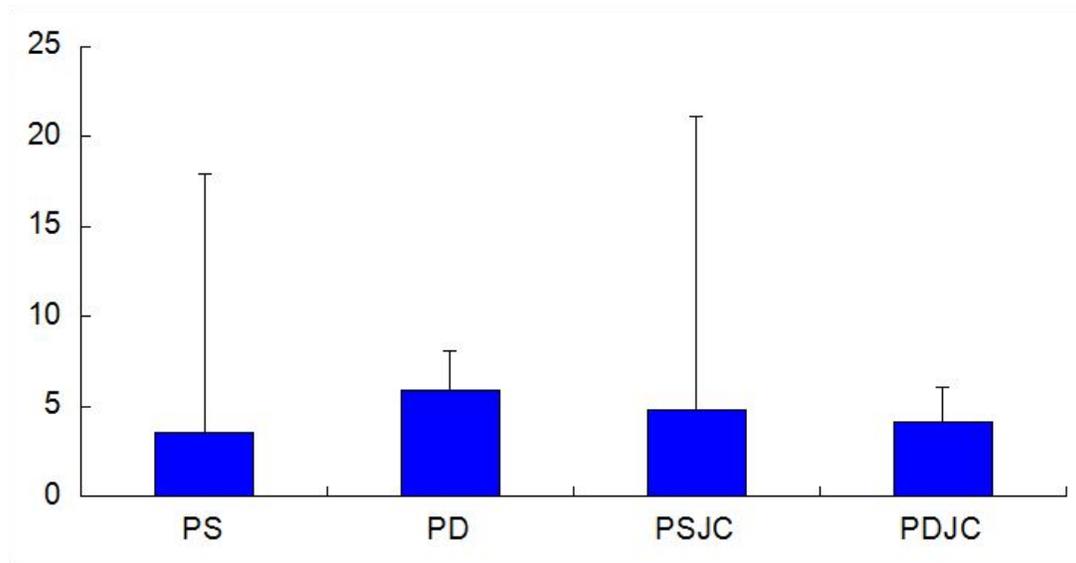


Gráfica 4. Promedio del área del nectario extrafloral de cada metapoblación, plantas domesticadas, metapoblaciones crecidas en jardín común y plantas domesticadas crecidas en jardín común. BB=Bahía de Banderas, BCS= Baja California Sur, PC=Pacífico Centro, PY=Península de Yucatán, PD= Plantas Domesticadas, BBJC=Bahía de Banderas del Jardín Común, BCSJC= Baja California Sur del Jardín Común, PCJC=Pacífico Centro del Jardín Común, PYJC=Península de Yucatán del Jardín Común, PDJC= Plantas Domesticadas del Jardín Común.

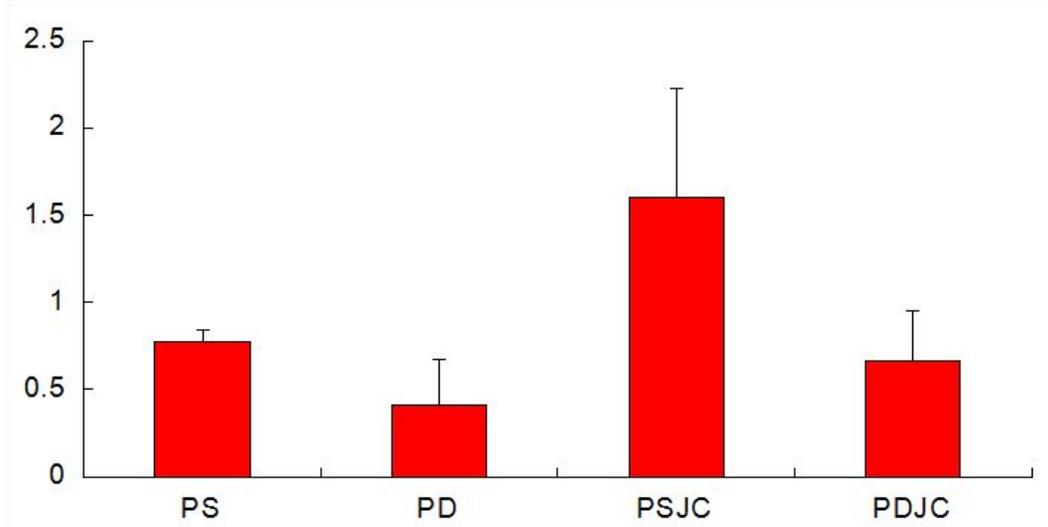
Por otro lado, al comparar los valores obtenidos de las plantas silvestres en campo (PSC) vs las plantas domesticadas (PD), las PSC vs las plantas silvestres del jardín común (PSJC) y las PD vs las plantas domesticadas del jardín común (PDJC), las PSJC presentan mayor área del nectario (Gráfica 8), en el resto de las variables no hay diferencia notoria entre los grupos. Entre las PD y las PDJC no hay una diferencia importante para ninguna de las variables (Gráficas 5-8).



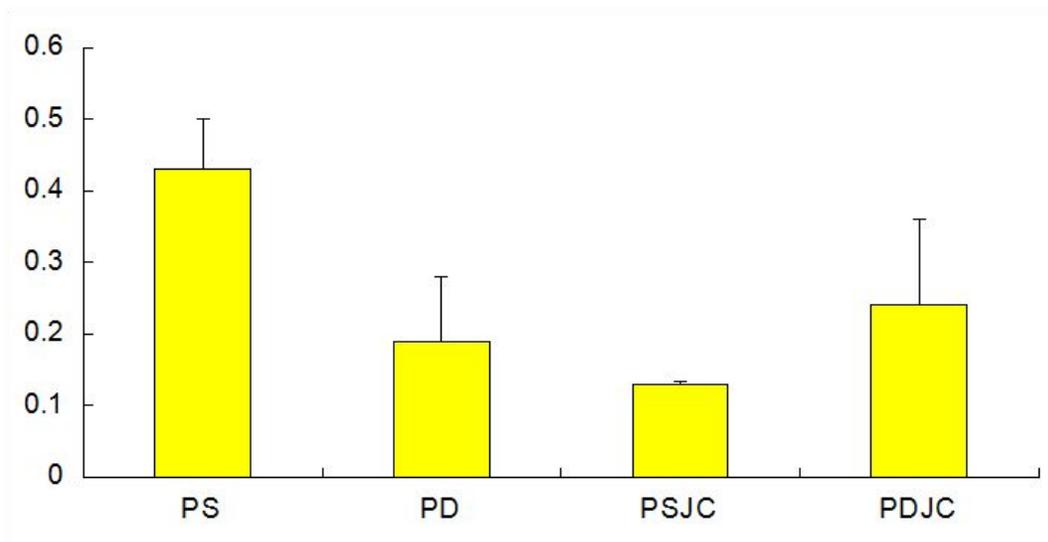
Gráfica 5. Promedio de la longitud de los tricomas de las plantas silvestres (PS), plantas domesticadas (PD), plantas silvestres crecidas en jardín común (PSJC) y plantas domesticadas crecidas en jardín común (PDJC).



Gráfica 6. Promedio de la densidad de los tricomas de las plantas silvestres (PS), plantas domesticadas (PD), plantas silvestres crecidas en jardín común (PSJC) y plantas domesticadas crecidas en jardín común (PDJC).



Gráfica 6. Promedio de la densidad de las glándulas de gossipol de las plantas silvestres (PS), plantas domesticadas (PD), plantas silvestres crecidas en jardín común (PSJC) y plantas domesticadas crecidas en jardín común (PDJC).



Gráfica 5. Promedio del área del nectario de las plantas silvestres (PS), plantas domesticadas (PD), plantas silvestres crecidas en jardín común (PSJC) y plantas domesticadas crecidas en jardín común (PDJC).

6.2 Estadística multivariada

Comparación entre las regiones de las hojas

Con el objetivo de observar si existía una diferencia entre las regiones de una misma hoja se llevaron a cabo un ANOVA GLM (Tabla 2) y una prueba de Tukey (Tabla 3). La primera nos indicó una diferencia significativa en el intercepto (media general) que incluye a la región A. La diferencia está dada por la longitud y densidad de tricomas en todas las plantas y para la densidad de glándulas en las PSJC y las PD. La inclusión de la región A en el intercepto se debe a que la relación entre muchas variables es lineal sólo en un determinado rango de los valores de X y al resultar significativa nos indica que todas las categorías son igual de importantes. La prueba de Tukey rechazó las diferencias entre las regiones en el caso de las silvestres en campo y domesticadas, pero no fue así para las silvestres del JC en las que la región A fue diferente al resto.

Tabla 2. Resultados de la comparación entre las regiones de la hoja obtenidos con la prueba ANOVA GLM para cada origen (*p-value*), significativo <0.05.

Origen	Región	Tricomas		Glándulas
		Longitud	Densidad	Densidad
PSC	Intercepto	<2e-16	< 2e-16	0.00159
	B	0.504	0.14381	0.90102
	C	0.349	0.00321	0.74192
PSJC	Intercepto	< 2e-16	<2e-16	<2e-16
	B	3.73e-05	0.759	0.680
	C	2.05e-05	0.311	0.604
PD	Intercepto	<2e-16	<2e-16	6.12e-05
	B	0.509	0.217	0.747
	C	0.256	0.300	0.861
PDJC	Intercepto	<2e-16	<2e-16	0.0095
	B	0.0313	0.138	0.9532
	C	0.1838	0.147	0.9641

Tabla 3. Resultados de la comparación entre las regiones de la hoja obtenidos con la prueba Tukey para cada origen (*p-value*), significativo <0.05.

Origen	Regiones	Tricomas		Glándulas
		Longitud	Densidad	Densidad
PSC	B-A	0.782	0.30937	0.992
	C-A	0.261	0.00902	0.942
	C- B	0.616	0.29040	0.977
PSJC	B-A	<1e-04	0.949	0.911
	C-A	<1e-04	0.568	0.868
	C- B	0.982	0.759	0.620
PD	B-A	0.786	0.433	0.944
	C-A	0.492	0.553	0.983
	C- B	0.869	0.979	0.988
PDJC	B-A	0.464	0.298	0.998
	C-A	0.541	0.316	0.999
	C- B	0.993	0.999	0.994

Comparación entre las hojas de un mismo individuo

Para analizar la variación entre las distintas hojas dentro de cada individuo se realizó un ANOVA GLM y prueba de Tukey. En el ANOVA GLM (Tabla 4) el intercepto marcó diferencias significativas para los tricomas y el área del nectario en las plantas silvestres. Para las domesticadas solo resultó significativa la diferencia en los tricomas. La prueba de Tukey no muestra diferencia significativa entre las tres hojas muestreadas por individuo (Tabla 5).

Tabla 4. Resultados de la comparación entre las hojas de cada individuo obtenidos con la prueba ANOVA GLM para cada origen (*p-value*), significativo <0.05.

Origen	Hoja	Tricomas		Glándulas	Nectario
		Longitud	Densidad	Densidad	Área
PSC	Intercepto	<2e-16	<2e-16	0.00683	3.19e-09
	2	0.591	0.241	0.56888	0.877
	3	0.309	0.198	0.38753	0.679
PSJC	Intercepto	<2e-16	<2e-16	2.83e-12	4.34e-16
	2	0.6942	0.3718	0.0207	0.811
	3	0.0972	0.0364	0.1742	0.855
PD	Intercepto	<2e-16	<2e-16	2.92e-05	0.00286
	2	0.777	0.420	0.769	0.95512
	3	0.506	0.146	0.858	0.93775
PDJC	Intercepto	<2e-16	<2e-16	0.00213	0.00241
	2	0.237	0.782	0.60280	0.80678
	3	0.291	0.811	0.42788	0.63239

Tabla 5. Resultados de la comparación entre las regiones de la hoja obtenidos con la prueba TUKEY para cada origen (*p-value*), significativo <0.05.

Origen	Hojas	Tricomas		Glándulas	Nectario
		Longitud	Densidad	Densidad	Área
PS	2-1	0.853	0.470	0.836	0.987
	3-1	0.565	0.403	0.663	0.879
	3-2	0.878	0.992	0.953	0.943
PSJC	2-1	0.918	0.6447	0.0538	0.969
	3-1	0.221	0.0913	0.3627	0.982
	3-2	0.103	0.4454	0.6562	0.999
PD	2-1	0.957	0.699	0.954	0.998
	3-1	0.784	0.314	0.982	0.997
	3-2	0.916	0.777	0.893	1.000
PDJC	2-1	0.464	0.959	0.0539	0.968
	3-1	0.541	0.969	0.3626	0.881
	3-2	0.993	0.999	0.6562	0.970

Comparación entre los individuos de una misma metapoblación y entre los individuos domesticados

El análisis de la variación entre los individuos de un mismo grupo se realizó mediante un ANOVA GLM (Tabla 6). La variación no es la misma para cada carácter, es importante resaltar que aunque haya datos que resultan no ser significantes no implica que haya una variación nula. La densidad de tricomas es el carácter que varía más entre los individuos de un mismo grupo, mientras que la densidad de glándulas presenta menor variación que el resto de las variables. El único grupo que no varía significativamente para todos los caracteres medidos son las plantas domesticadas.

Al integrar todas las variables en el MANOVA resulta significativo para cada grupo ($p < 0.0001$)

Tabla 6. Resultados de la comparación entre los individuos pertenecientes a cada grupo (silvestres y domesticadas) a partir de una ANOVA GLM con permutaciones (*p-value*), significativa < 0.05 .

Origen	Metapoblación	Tricomas		Densidad de glándulas	Área de nectario
		Longitud	Densidad		
PSC	BCS	0.008	0.005	0.066	0.001
	PN	0.241	0.041	0.025	0.001
	BB	0.001	0.001	0.001	0.118
	PC	0.855	0.001	0.015	0.001
	PS	0.036	0.001	0.005	0.022
	PY	0.001	0.001	0.001	0.017
PSJC	BCS	0.04	0.001	0.76	0.99
	PN	0.022	0.001	0.498	0.553
	BB	0.037	0.001	0.058	0.001
	PC	0.065	0.001	0.003	0.018
	PS	0.006	0.001	0.731	0.418
	PY	0.001	0.001	0.351	0.119
PD		0.159	0.414	0.117	0.316
PDJC		0.035	0.001	0.014	0.467

Comparación entre metapoblaciones en campo y metapoblaciones crecidas en Jardín Común

Los resultados obtenidos al comparar la variación entre metapoblaciones muestran que hay diferencias significativas en todos los caracteres (Tabla 7). Todas las metapoblaciones silvestres, ya sean en campo o crecidas en JC, son diferentes.

Tabla 7. Resultados del ANOVA GLM con permutaciones entre metapoblaciones silvestres y entre las metapoblaciones silvestres crecidas en jardín común (*p-value*), *significante <0.05*.

Origen	Tricomas		Densidad de glándulas	Área del nectario
	Longitud	Densidad		
PSC	0.001	0.001	0.001	0.001
PSJC	0.001	0.001	0.001	0.001

Hacer un MANOVA entre las PSC y las PSJC de forma pareada da una visión general del comportamiento de cada metapoblación. BB, BCS y PN nos son significativamente diferentes para todos los caracteres. PC, PS y PY presentan una variación significativa entre crecer en el campo o bajo las mismas condiciones (JC) (Tabla 8).

Tabla 8. Comparación de la variación entre cada una de las metapoblaciones silvestres y silvestres crecidas en jardín común, resultados obtenidos mediante un MANOVA GLM, *significante <0.05*.

Metapoblación	<i>p-value</i>
BB - BBJC	0.2319
BCS - BCSJC	0.1125
PN - PNJC	0.7799
PC - PCJC	1.845e-06
PS - PSJC	0.003435
PY - PYJC	0.003435

Ante la posibilidad de que las metapoblaciones no variaran significativamente en todos los caracteres, se realizó un ANOVA GLM. Este mostró que el área del nectario es el

único carácter que varía en todas las parejas. Las tres metapoblaciones que en general no varían significativamente, no varían significativamente para la densidad de los tricomas. De forma contraria, las metapoblaciones que en general resultan significativas, no lo son para la longitud de los tricomas (Tabla 9).

En cuanto a la estructura que presentan en su conjunto las metapoblaciones, el PCA de las PSC (Figura 3A) y las PSJC (Figura 3B) nos muestra que PY es la metapoblación que se diferencia más del resto; PS, PN y BCS se agrupan y PC y BB se muestran estrechamente relacionados. En lo que se diferencian ambos resultados es en las variables que determinan el arreglo mostrado, o sea, en la relación de las variables. En las PSC, PY se diferencia por mayor densidad de tricomas y en el JC lo hace por la densidad de glándulas. En las silvestres el grupo de BB y PC está determinado por mayor área del nectario, al contrario que en JC. El agrupamiento de PS, PN y BCS es dado por la longitud de tricomas y densidad de glándulas en el campo y en el JC es determinado por la longitud de tricomas, el área del nectario y la densidad de tricomas mayor. La diferencia de los vectores en ambos PCAs nos indican plasticidad fenotípica porque dependiendo del ambiente en el que se desarrolló la planta varía la cantidad de las variables morfológicas.

En todos los PCAs realizados se muestran los primeros dos componentes porque representan la mayor variación.

Tabla 9. Resultados ANOVA GLM por cada par de metapoblación, (*p-value*), *significante* <0.05.

Metapoblación	Longitud de tricomas	Densidad de tricomas	Densidad de glándulas	Área del Nectario
BB - BBJC	0.00865	0.4309	2.006e-09	3.979e-06
BCS - BCSJC	0.001882	0.1525	0.001963	0.001882
PN - PNJC	0.136	0.8422	2.899e-05	0.0005327
PC - PCJC	0.3651	4.461e-07	0.2751	1.324e-07
PS - PSJC	0.01768	0.00117	0.05348	2.503e-05
PY - PYJC	0.3867	1.625e-06	0.0001758	1.597e-05

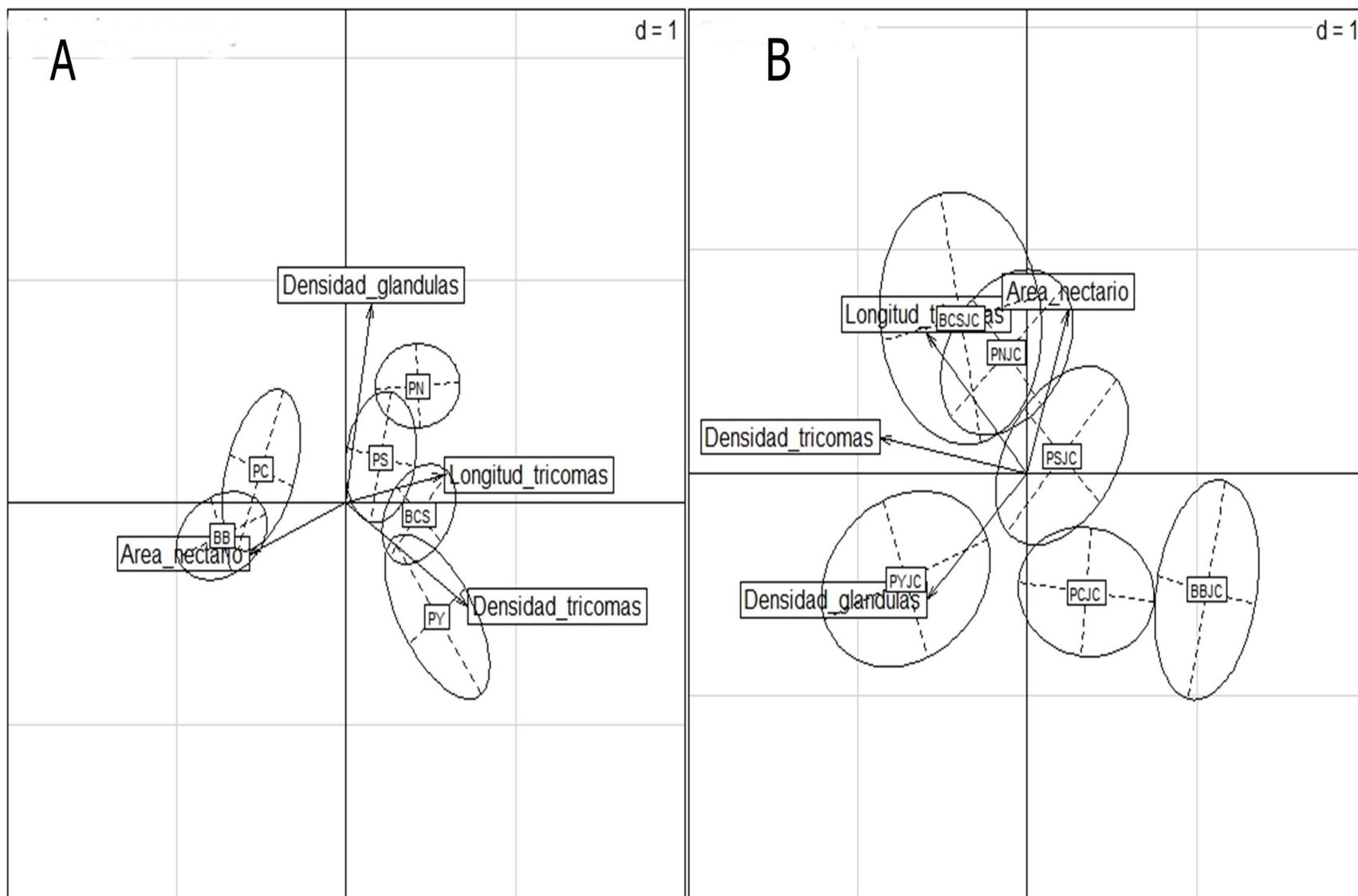


Figura 3. A= Estructura resultante del Análisis de Componentes Principales (PCA) entre las metapoblaciones silvestres en campo. El primer componente representa el 30 % y el segundo el 28% de la variación. Loadings: Longitud de tricomas= 0.528 y 0.118, Densidad de tricomas= 0.656 y -0.449, Densidad de glándulas=0.136 y 0.858, Área del nectario=-0.522 y -0.222 B= PCA de las metapoblaciones silvestres crecidas en el jardín común. El primer componente representa el 38% de la variación y el segundo el 32%. Loadings: Longitud de tricomas= -0.485 y 0.555, Densidad de tricomas= -0.704 y 0.141, Densidad de glándulas= -0.481 -0.504, Área del nectario= 0.195 y 0.646 (CP1 y CP2, respectivamente).

Comparación entre plantas domesticadas en campo y plantas domesticadas crecidas en jardín común

Las plantas domesticadas de ambos orígenes no son significativamente diferentes (MANOVA GLM $p= 0.3942$). Al analizar esa variación por cada caracter tampoco son significativamente diferentes en cuanto a la longitud de tricomas, para el resto de las variables sí son diferentes (Tabla 10). El PCA nos indica que los individuos crecidos en el jardín común tienen mayor variación que las plantas cultivadas que se compraron (Figura 4) y que la variación presente en los dos grupos no es compartida. Las variables determinantes de cada grupo son diferentes, las PDJC se determinan por tener mayor cantidad de glándulas y las PD por la densidad de tricomas.

Tabla 10. Resultados del ANOVA GLM para la comparación entre plantas domesticadas y domesticadas del JC, *p-value* por cada variable, *significante* <0.05 .

	Longitud de tricomas	Densidad de tricomas	Densidad de glándulas	Área del Nectario
PD- PDJC	0.632	0.001	0.001	0.019

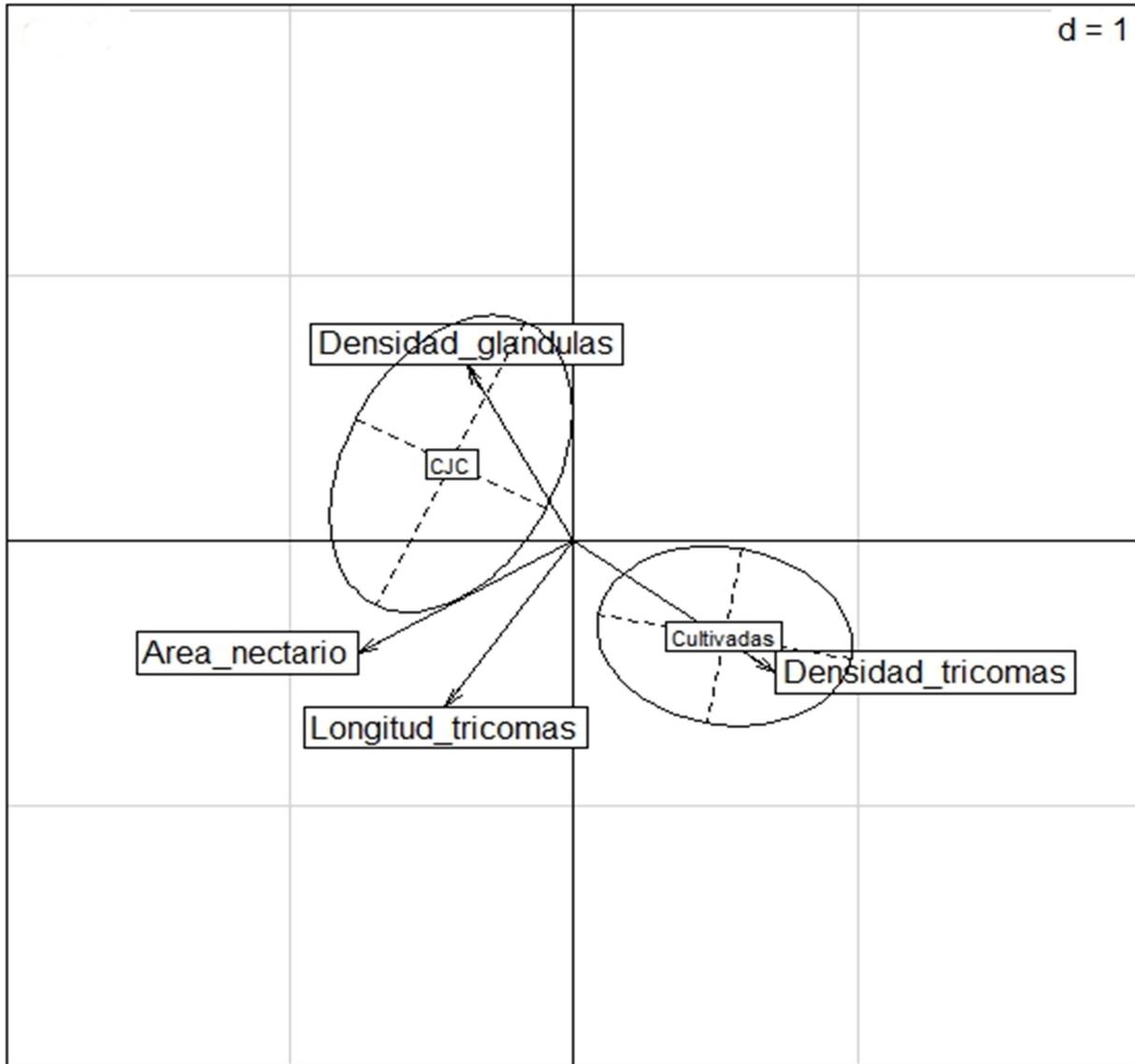


Figura 4. PCA de la variación presente en los individuos cultivados. El primer componente representa el 36% y el segundo el 31% de la variación. Loadings: Longitud de tricomas= -0.379 y -0.557, Densidad de tricomas= 0.593 y -0.443, Densidad de glándulas= -0.316 y 0.593, Área del nectario= -0.636 y -0.376(CP1 y CP2, respectivamente).

Comparación entre plantas silvestres y plantas domesticadas

En la Figura 5 se presenta el PCA que se obtuvo al comparar todos los grupos. En dicha figura se forman dos grupos, a la izquierda se encuentran las metapoblaciones silvestres del campo que se determinan por presentar una mayor área del nectario. A la derecha se encuentran las poblaciones silvestres del JC debido a que tienen mayor densidad de glándulas, densidad y longitud de tricomas esto significa que la variación morfológica que presentan ambos grupos no es compartida. Las plantas domesticadas se colocaron muy cerca del centro del PCA separadas de los grupos anteriores pero con tendencia hacia las silvestres. Los dos grupos de domesticadas se encuentran cercanos, definiéndose de esa forma por presentar longitud mayor en los tricomas.

La diferencia se comprobó con un MANOVA cuyo resultado indicó diferencia significativa ($p= 0.0001$) entre las plantas domesticadas y silvestres para todas las variables. Al analizar esta variación por cada caracter resultan igual de significantes, excepto PS-PD en cuanto a la longitud de tricomas (Tabla 11).

Tabla 11. Variación entre las plantas domesticadas y silvestres, analizada por cada caracter (*p-value*), $p < 0.05$.

	Longitud de tricomas	Densidad de tricomas	Densidad de glándulas	Área del Nectario
PS - PD	0.011	0.001	0.001	0.001
PSJC -PDJC	0.001	0.001	0.001	0.001

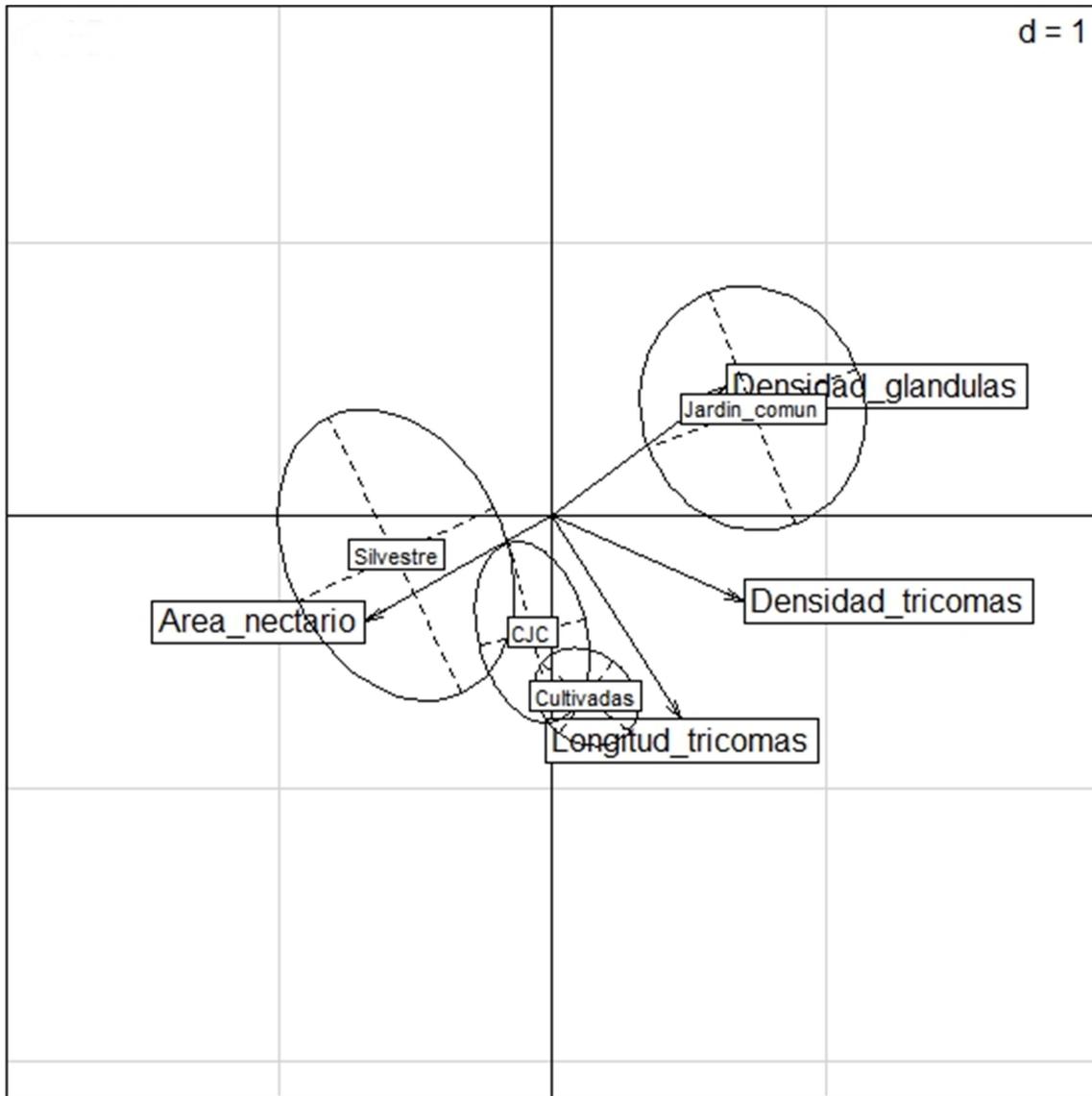


Figura 5. Arreglo de los grupos de cada origen dado por el análisis de componentes principales. Se muestran los primeros dos componentes por representar el mayor porcentaje de variación (PC1= 39.96% y PC2= 25.77%). Loadings: Longitud de tricomas=0.373 y 0.733, Densidad de tricomas= 0.556 y 0.309, Densidad de glándulas= 0.505 y -0.469, Área del nectario= -0.545 y 0.384 (CP1 y CP2, respectivamente).

6.3 Correlación entre las variables morfológicas y ambientales

Por último se comprobó si las variables morfológicas que se midieron estaban correlacionadas entre sí con el fin de observar cómo se ven influenciadas una por otra (Tabla 12). Por otro lado, se eligieron de las 19 variables bioclimáticas: Temperatura estacional (diferencia entre la temperatura anual máxima y mínima), Rango de temperatura anual (definida como la temperatura máxima del mes más cálido menos la temperatura mínima del mes más frío), Precipitación anual (determinada por la suma de la precipitación presente en cada mes) y Precipitación estacional (desviación estándar de las estimaciones de precipitación semanales que se expresa como porcentaje de la media de las estimaciones).

Después, se realizó la correlación entre variables ambientales y morfológicas con el objetivo de observar la influencia de las primeras sobre las segundas. Ninguna de las variables tiene una correlación fuerte (considerada fuerte los valores mayores a 0.5). Las correlaciones que resultaron cercanas a 0.5 son: la longitud de los tricomas con la temperatura estacional (0.1981, $p= 0.002199$), la densidad de los tricomas tiene una mayor correlación con la precipitación (-0.450464, $p= 3.315e-12$), el área del nectario se correlaciona con el rango de temperatura anual (0.18871, $p= 0.003576$) y la densidad de glándulas no presenta correlación con alguna de las variables climáticas elegidas.

Tabla 12. Resultados de las correlaciones entre las variables morfológicas (LT= longitud de tricomas, AN= área del nectario extrafloral, DT= densidad de tricomas, DG= densidad de glándulas), significativo <0.05.

Correlación	Kendall	<i>p-value</i>
LT-AN	0.05377	0.3882
LT-DT	0.17245	0.005
LT-DG	0.0992095	0.116
AN-DT	-0.114467	0.06614
AN-DG	-0.4023856	0.1006
DT-DG	-0.6626	0.2878

La relación entre los individuos muestreados de *G. hirsutum*, las variables ambientales y las variables morfológicas se muestran en el análisis de componentes principales de la Figura 7. La mayor variación está dada por la densidad de glándulas y tricomas y contraria a estos por las variables climáticas y el área del nectario. En este análisis no hay agrupamiento de las metapoblaciones debido a que las variables ambientales no son compartidas.

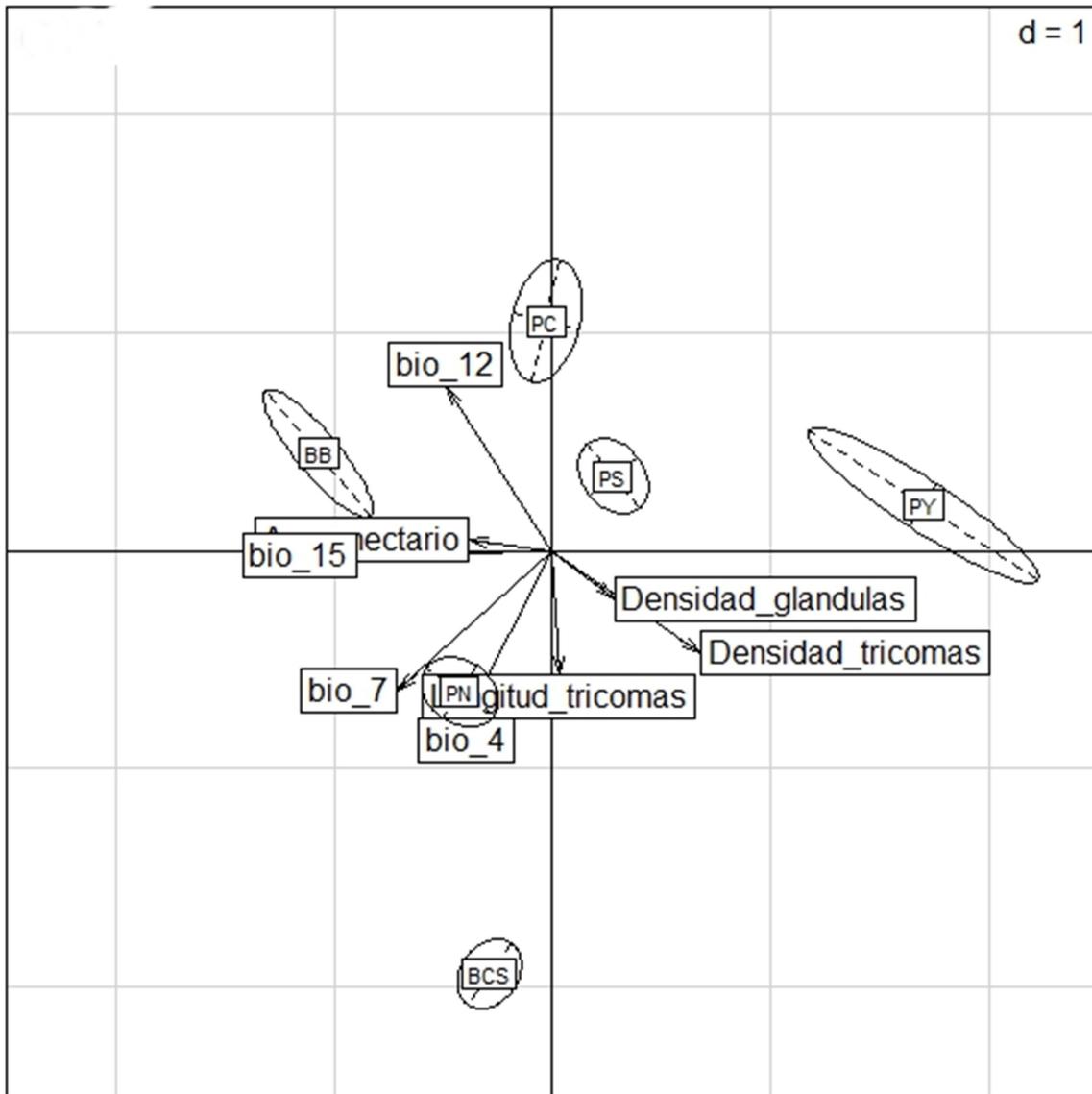


Figura 7. Análisis de Componentes Principales que muestra la distribución de las metapoblaciones determinada por las variables ambientales y morfológicas. El PC 1 representa 30% y el segundo el 27% de la variación. Bio_4= Temperatura estacional, bio_7= Rango de temperatura anual, bio_12= Precipitación anual, bio_15= Precipitación estacional. Loadings: Longitud de tricomas= 0 y -0.389, Densidad de tricomas= 0.438 y -0.318, Densidad de glándulas= 0.184 y -0.151, Área del nectario= -0.248 y 0, bio_4= -0.256 y -0.522, bio_7= -0.458 y -0.438, bio_12= -0.316 y 0.510, bio_15= -0.581 y 0 (CP1 y CP2, respectivamente).

7. Discusión

G. hirsutum es una especie que representa uno de los más importantes recursos naturales a nivel mundial. Su centro de origen, de domesticación y de diversidad genética se ha establecido en México (Wendel *et al.* 2010). Actualmente se distribuye en dunas costeras y selva baja caducifolia por lo que el estrés ambiental es constante en cuanto a disponibilidad de agua, debido a esto la especie ha desarrollado características morfológicas que aumentan su adecuación. Conocer y entender la variación de estas características, así como su asociación con factores ambientales puede contribuir a conservar las metapoblaciones con estrategias que sean exitosas. Además, ejemplifica el valor que tiene su conservación para mejorar plantas domesticadas y ayuda a diseñar medidas de bioseguridad que tengan como fin identificar plantas escapadas de cultivo para evitar el flujo génico entre plantas domesticadas y sus parientes silvestres.

Las características que observamos en los individuos se determinan por los genes y por el ambiente (la interacción genotipo y ambiente determina el fenotipo). Asegurar que algún rasgo se deba completamente al contenido genético que posee el individuo es poco viable. Es evidente que el fenotipo se modifica durante el transcurso de la vida, mientras que el genotipo determina las respuestas y reacciones del organismo frente al ambiente (Dobzhasky, 1970). Características tales como tricomas, glándulas y nectarios se ven alterados por tres factores principales: genotipo, interacciones con las demás especies y el medio abiótico (Wendel *et al.* 2010). Por ello, en este estudio se ponen a prueba estas características realizando comparaciones dentro de las metapoblaciones silvestres de *G. hirsutum* y plantas domesticadas, en campo y jardín común.

El algodón silvestre tiene gran variación genética (Wegier *et al.* 2011) y morfológica distribuida en las ocho metapoblaciones (Uscanga 2013). El flujo genético entre estas no presenta relación con la distancia geográfica, lo que sugiere un modelo de dispersión a larga distancia (poblaciones cercanas geográficamente tienen una mayor distancia genética que las lejanas y viceversa) (Wegier *et al.* 2011). Describir la variación

fenotípica de las poblaciones silvestres y de las plantas domesticadas creciendo en las mismas condiciones ambientales (jardín común) es fundamental para poder aportar información que pueda diferenciar a plantas domesticadas escapadas de cultivo.

Las características analizadas mostraron diferencias significativas entre las metapoblaciones silvestres y las plantas domesticadas incluso cuando crecen en jardín común (Figura 5). Las diferencias encontradas indican que ambos ambientes tienen un componente genético y ambiental. Si analizamos por separado cada carácter nos daremos cuenta que responden de manera diferente ante las presiones ambientales (Tabla 11). Este análisis es un avance para reconocer el síndrome de domesticación (diferenciación entre las plantas cultivadas y silvestres tanto genética como morfológicamente) y por lo tanto, se pueden utilizar marcadores fenotípicos para la identificación de plantas escapadas en ambientes silvestres. Hasta la fecha no se ha podido determinar un protocolo para asegurar que las plantas provenientes de cultivo sean fácilmente identificables en estado silvestre.

7.1 Variación de la morfología foliar

Las hojas son los órganos con mayor plasticidad fenotípica de las plantas, su principal función es la producción de energía y la transpiración (Santamarina *et al.* 2009). Además de protección de yemas, flores y frutos (Mauseth, 1988). Debido a la alta plasticidad fenotípica, mucha de la variación que se encuentra en ellas es en respuesta al ambiente influenciadas por el clima, otras especies de plantas y por herbívoros (principalmente insectos). Estos órganos han tenido poca atención en las investigaciones porque de ellos no depende la reproducción. Los estudios sobre la especie se enfocan en la fibra (analizando longitud, uniformidad, resistencia, color y brillo) y la semilla con el fin de mejorar el rendimiento de la planta (Méndez, 1996; Sánchez-Monge y Álvarez, 2003; Sierra *et al.* 2010). De las hojas se ha estudiado el grado de defoliación y la forma de la hoja (Okra y Normal) con el objetivo de observar cuál es el mejor fenotipo para reducir

la asignación de recursos hacia los órganos vegetativos (Vincent y Fajardo, 2007; Nawab, *et al.* 2014).

Mayor cantidad y calidad de fibra ha sido el principal objeto del proceso de domesticación en el algodón. Esta fibra son los tricomas de la semilla que se producen en los frutos dehiscentes (Applequist *et al.* 2001; Gepts y Papa, 2002). En general, los tricomas están regulados por complejas redes de genes que se consideran conservados pero al estar bajo el proceso de domesticación se pueden modificar (Rapp *et al.* 2010; Bloomer *et al.* 2012). Se considera que además de ser un carácter que responde al medio abiótico (por ser considerado un carácter xerófilo) se relaciona con las glándulas de gossipol y los nectarios extraflorales debido a la interacción con los insectos y demás herbívoros (Bondada y Oosterhus, 2000; Rudgers *et al.* 2004), por lo cual podríamos esperar que las características de estas estructuras se modificaran también en el proceso de domesticación. Cuando se orienta la selección a homogeneizar los cultivos, se reduce la variación en todo el genoma fijando muchos de los alélos (eliminando variantes y dejando solo una de ellas).

El desarrollo de la hoja (heteroblastia) y su forma definitiva se han relacionado con dichos caracteres debido a que presentan diferencias en el crecimiento celular y en la captación y aprovechamiento de agua. Al cambiar de forma paulatinamente durante el desarrollo cambia la respuesta en cuanto a la cantidad de los caracteres epidérmicos, principalmente número de glándulas y producción de néctar (Chu *et al.* 2001). Por ejemplo, cuando los tejidos incrementan su tamaño disminuye el número de glándulas de gossipol por unidad de superficie (Tcach *et al.* 2011) y aparentemente los insectos y los hongos tienen menor preferencia por la forma Okra que por la hoja Normal (Nawab *et al.* 2010; Ulloa, 2006).

7.2 Variación entre regiones de las hojas y entre las hojas de un mismo individuo

El análisis comparativo de las regiones de cada hoja mostró que no hay diferencia significativa entre los resultados de cada una de las regiones medidas (figura 1), excepto

en las hojas del JC. Tampoco se observó diferencia significativa entre las hojas de cada individuo aunque estos se desarrollen en diferentes ambientes, lo que nos lleva a concluir que en cada individuo los caracteres medidos están determinados por el genotipo.

En cuanto a la forma, se ha observado que existe diferencia significativa entre las hojas Normales y las Okra de *G. hirsutum* cultivado donde las hojas de forma Okra presentan menor cantidad de tricomas (Nawab *et al.* 2010). Para este estudio es necesario recordar que el número de hojas Okra analizadas fue mínimo. Sin embargo, a nivel individual las diferencias en la forma de la hoja no representan cambios en los caracteres epidérmicos.

Los tricomas no se diferencian significativamente (excepto en las PSJC donde hay variación en la longitud). En el caso de las hojas de las plantas silvestres del JC la única diferencia que se marca es en la región A (el ápice) por la longitud de los tricomas probablemente porque las hojas, aunque ya estaban completamente desarrolladas (presentaban la forma completa), eran más jóvenes que las hojas que se muestrearon en el campo. El desarrollo mismo de la hoja puede aumentar el tamaño de las células en ciertas regiones (Chu *et al.* 2001).

Se ha estudiado a nivel genético el prendido y apagado de los genes que integran la red que determina la iniciación, elongación y desarrollo de la segunda pared celular de dichas células (MYB y TRY) por lo que es posible decir que la variación presente en la longitud de los tricomas se encuentra determinada en mayoría genéticamente, demostrado en los resultados de la tabla 7. Aunque estos estudios se han hecho en semillas se ha demostrado que los mismos genes determinan el crecimiento de los tricomas en toda la planta (Wang *et al.* 2004) es por esto que podemos hacer una comparación directa entre los tricomas de semillas y hojas (Cedroni, *et al.* 2003; Rapp *et al.* 2010).

El NE presenta variación homogénea para todas las plantas sin importar su origen, la variación a nivel individual resulta no significativa (entre 0.879 y 1.000 para la

prueba de Tukey, Tabla 5) lo que nos lleva a pensar que la respuesta ante el medio es de forma generalizada en cada individuo.

Los resultados de las glándulas no presentan significancia, caso similar al del área del NE en el que si existe una respuesta por ataque de herbívoros u otra presión ambiental esta será de igual manera en todas las hojas del individuo mostrando la regulación genética en número y contenido de las glándulas (Cai, *et al.* 2010). Y por otro lado, la variación que pudiera existir por el desarrollo mismo de la hoja o forma no es observable a este nivel.

7.3 Variación entre los individuos de una misma metapoblación

La diversidad morfológica encontrada dentro de las metapoblaciones silvestres fue muy alta (Tabla 6). Esta se mantiene incluso cuando las plantas de las diferentes metapoblaciones germinaron y crecieron en el jardín común exactamente bajo las mismas condiciones ambientales (Tabla 7).

Sin embargo, el medio biótico tiene un papel importante debido a que el algodón es una planta que suele ser atacada por hongos e insectos. Ante estos ataques en la planta puede responder aumentando el número de tricomas y glándulas. Los resultados nos muestran que la densidad de los tricomas varía en todas las metapoblaciones, tanto en campo como en el JC. El largo de los tricomas, aunque en su mayoría resulta con variación significativa, no es de la misma manera que la densidad (Tabla 6).

Es interesante que la densidad de los tricomas, en los diferentes estudios hasta ahora (Susin *et al.* 1988; Bourland *et al.* 2003; Rudgers *et al.* 2004), han sido en la superficie de la lámina y aquí se analiza en margen de la hoja obteniendo resultados que se comportan de manera similar. Las hojas con mayor densidad de tricomas presentan menor ataque por gusano rosado y trips (Nawab *et al.*, 2014), en este caso PY y BCS son las que presenta alta abundancia (Gráfica 2) por lo que podemos pensar que tienen interacción mayor con poblaciones de insectos. Recordemos que los tricomas también son utilizados por insectos como *Heliothis armigera* y *H. punctigera* para poner sus huevos por lo que no interfiere únicamente un tipo de relación ecológica lo que hace

más complejo el análisis y la identificación de cuál es el factor concreto que puede representar un aumento en el número de dichas estructuras. Por otro lado, la baja densidad de tricomas en PC, metapoblación con mayor número de hojas Okra, es concordante con los reportes que indican que ese tipo de hoja presenta menos tricomas (Hassan *et al.* 1990; Nawab *et al.* 2014).

La respuesta de producción de glándulas y de gopipol está directamente relacionada con la presión que ejercen los herbívoros, hongos y bacterias causantes de enfermedades en la planta. Entre las metapoblaciones es una característica que presenta alta variación, excepto en BCS donde resulta no ser significativa (Tabla 6). Para explicar el porqué de este resultado es necesario analizar las poblaciones de insectos en el tiempo al que se colectó la hoja o alguna enfermedad presente. Esta propuesta se justifica al hacer la comparación con las plantas del JC donde es notorio que la cantidad de glándulas depende, en mayoría, del medio en el que se desarrollan los individuos ya que solo PC muestra diferencia significativa entre sus individuos.

El nectario extrafloral en general resulta variable pero no de la misma manera que las anteriores estructuras. Para las plantas del JC el área del NE es similar entre los individuos, es por esto que se puede considerar que varía influenciada por el ambiente ya que los nectaros extraflorales tienen una estrecha relación con las hormigas que le proporcionan defensa indirecta, este evento se ha considerado como parte de un proceso de coevolución. Este tipo de defensa lleva consigo un debate sobre los costos que implica la producción del néctar que mantiene a las hormigas y la efectividad de defensa que ofrecen estos insectos. La defensa resulta ser demasiado efectiva ya que las hormigas tienen actividad las 24 horas, comportamiento agresivo-territorial y gran disponibilidad de individuos (Bentley, 1977; Beattie, 2005; Delabie *et al.* 2003; Wäckers y Bonifay, 2004; Hagenbucher *et al.* 2013). Otra interacción entre los NE e insectos es la que se da con *Microplitis croceipes* donde el néctar producido es considerado como la fuente más importante de alimento para este insecto (Röse *et al.* 2006). Las plantas del jardín común al no tener la relación con todos los insectos con los que tiene relación una planta en el campo presentaron áreas más reducidas.

En la tabla 8 se muestra la comparación por pares de metapoblaciones campo-JC esclareciendo las diferencias que pudieran ser determinadas por el ambiente, aunque aquí no se pueda determinar exactamente por cuál factor, si el biótico o el abiótico. Se observa que tres de las seis metapoblaciones no son significativamente diferentes y el resto sí. De primera instancia se puede pensar que las que no son significativamente diferentes no responden al medio como el resto y/o no tienen la misma presión selectiva para que sus individuos presenten mayor diversidad. PC es la metapoblación que tiene mayor significancia, recordemos que esta metapoblación tiene hojas Okra en campo y hojas normales en JC, factor que puede estar marcando dicha diferencia principalmente en la densidad de tricomas (Tabla 9) (Chachalis *et al.* 2001; Martínez *et al.* 2011). Para el resto de las metapoblaciones el área del NE y la densidad de glándulas son los caracteres que presentan más variación entre campo y JC lo que sigue apuntando a una variación dependiente del medio en el que se desarrollan los individuos

7.4 Variación entre metapoblaciones en campo y metapoblaciones crecidas en Jardín Común

El análisis de componentes principales que se presenta en la Figura 3 muestra dos puntos a discutir. Primero, los grupos que podemos observar (Figura 3a) no están determinados por la distribución geográfica, una vez más se demuestra que la estructura genética de esta especie tiene un modelo de flujo genético a larga distancia. Segundo, la relación determinada por los caracteres morfológicos aquí analizados concuerda con la relación genética entre las metapoblaciones ya reportada (Wegier, 2011; Wegier *et al.*, 2013). La comparación entre las plantas del JC y las de campo refuerzan este resultado porque la estructura entre metapoblaciones sigue siendo la misma en ambos análisis de componentes principales (Figura 3) denotando que el medio ambiente no es el factor determinante en la estructura en sí de las metapoblaciones. La variación de los caracteres morfológicos en los dos diferentes

medios (campo y JC) mantienen correlaciones diferentes indicando que tienen alta variación.

En ambas situaciones, PY comparte poco la variación con alguna otra metapoblación. BB en campo comparte variación morfológica con PC que genéticamente se han reportado diferentes con un $F_{st} = 0.6032$ (Wegier, 2013). En este caso, la similitud podría explicarse por la interferencia del ambiente que se puede observar en los PCAs de la figura 3 ya que las variables morfológicas se relacionan de forma distinta debido a la estimulación ambiental. El grupo que se forma entre PS, PN y BCS está determinado genéticamente y de igual manera por estos caracteres morfológicos.

En esta comparación genética-morfológica hay que tomar en cuenta que existe el flujo de genes de los cultivados que pueden estar modificando los caracteres morfológicos, principalmente en las metapoblaciones PN y PS en las que se ha demostrado el flujo de transgenes y que se encuentran relacionadas estrechamente con BCS (Wegier *et al.* 2013).

El medio abiótico (condiciones climáticas) es el otro factor importante en la estructura de las metapoblaciones debido a que ninguna se encuentra bajo las mismas condiciones que alguna otra. Mediante las correlaciones que se realizaron quedó claro que no existe una relación estrecha ni entre las variables morfológicas ni entre estas y las climáticas. La relación entre todas las variables se presenta gráficamente en la Figura 7, cuando anexamos las variables climáticas la separación de las metapoblaciones aumenta. PY se encuentra en una zona geográfica en la que, en comparación con el resto de las metapoblaciones, no hay una variable climática extrema o determinante como en el caso de PC que se encuentra definida por tener mayor precipitación anual o BB definida por mayor precipitación estacional que a la vez se relaciona más con el área del nectario, que PY se encuentre en dichas condiciones climáticas ha permitido que sea diferente y más variable que el resto.

La variación en la densidad de los tricomas se ha demostrado en otras especies que depende del gradiente ambiental, principalmente de la exposición al sol y la

precipitación. En orégano cultivado los bajos niveles de agua indican baja densidad de tricomas (Martínez-Natarén *et al.* 2011). Para el algodón la densidad de tricomas tiene correlación negativa con la precipitación así que mientras más altos niveles de agua menor será la abundancia, esto queda demostrado en el caso de PC que presenta menos tricomas, mayor número de hojas de forma Okra y mayor precipitación anual. PN es la metapoblación con temperaturas más altas y tricomas más largos ya que el aumento de la longitud de los tricomas evita la pérdida de agua (Alcaraz, 2012).

7.5 Variación entre plantas domesticadas en campo y plantas domesticadas crecidas en Jardín común

G. hirsutum domesticado tiene limitada variación genética ya que tener las mejores plantas que ofrezcan fibra de mejor calidad ha ido homogenizando los cultivos. Genéticamente se ha demostrado mediante microsatélites que el polimorfismo de las plantas domesticadas es bajo (De Magalhães *et al.* 2005) y esta baja variación genética se ve reflejada en la variación morfológica, es por esto que la ausencia de diversidad puede traer consecuencias negativas si un cultivo es invadido por alguna enfermedad o plaga porque se hace mínimo el nivel de respuesta del individuo.

Ya que los tricomas son el caracter bajo selección artificial esperaba que la densidad y longitud de tricomas fuera la más alta en el análisis descriptivo (Gráficas 1 y 2) y se determinaran por los mismos en los siguientes análisis estadísticos (Rapp *et al.* 2010). El resultado no fue así y concuerda con el análisis realizado por Susin *et al.* (1988) en el que indica que las plantas domesticadas no se caracterizan por un aumento considerado en la densidad de tricomas debido a que la disponibilidad de agua no es escasa. En este caso la planta cultivada ha perdido la capacidad de responder ante el estrés hídrico y la morfología de la hoja se han visto modificada (Kishitani y Tsunoda en 1981). Aunado, el resto de los factores ambientales que pudieran inducir la plasticidad fenotípica presente en las plantas silvestres, no están presentes de la misma manera debido al cuidado y tratamientos químicos que reciben los cultivos.

Los individuos de las plantas domesticadas en campo no tienen diferencia significativa para ningún carácter mientras que los individuos que se muestrearon del JC sí variaron significativamente, excepto en el área del nectario extrafloral (Tabla 6). Al igual que las PSJC las PDJC fueron atacadas constantemente por mosquita blanca que podría explicar la variación en la densidad de glándulas. A pesar de que lo esperado indicaba que, por el mismo proceso de domesticación y que el carácter de importancia son los tricomas no hubiera variedad, existió. Se ha reportado que la densidad de los tricomas varía ampliamente entre los cultivares debido a factores similares que en las plantas silvestres como el tipo y la gravedad de plagas que ataquen al cultivo (Leite *et al.* 2011) o depende de la variedad cultivada (Bourland *et al.* 2003). En este caso, el JC fue el sitio en el que se expusieron las plantas domesticadas a un nuevo ambiente con distinta interacción biológica y diferentes condiciones geográficas obteniendo como resultado que las plantas respondieran ante nuevas presiones selectivas.

Cuando se compararon ambos grupos de plantas domesticadas no hubo diferencia significativa en cuanto a la longitud de tricomas, el resto sí marcó diferencia significativa (Tabla 10).

Para las glándulas de gossipol se ha indicado que en las plantas domesticadas existe un aumento en las sustancias pigmentarias y tóxicas que puede depender de los diferentes genotipos (Cai *et al.* 2004), cabe mencionar que los estudios realizados para analizar la producción de gossipol en la semilla son directamente comparables con la producción en hojas en plantas domesticadas (Lee, 1961). En este caso el número de glándulas no es comparable con la cantidad de sustancias tóxicas ya que las plantas domesticadas no presentan mayor número de glándulas que en las silvestres (Gráfica 7) y sería necesario hacer un estudio similar al de Cai *et al.* 2004 que incluya a las plantas silvestres para comprobar si es correcta la conclusión.

7.6 Variación entre las plantas silvestres y las plantas cultivadas

En cuanto a la variación general, es observable en el PCA de las figura 5 que los grupos de plantas domesticadas no están alejados entre ellos y las PDJC comparten

variación morfológica con las plantas silvestres del campo. Como ya lo mencioné, esperaba que la diferencia fuera determinada por el contenido genético de ambos tipos de plantas pero no fue así. De este modo se demuestra que la capacidad de respuesta morfológica del algodón puede ser determinante en ciertas condiciones ambientales. Por otro lado, a pesar de la variación genética baja de las PD, si el centro de origen se encuentra cercano al de domesticación entonces el pool genético inicial se puede ver ampliado por el flujo génico entre las plantas silvestres y las domesticadas (Gepts y Papa 2003).

7.7 Implicaciones ecológicas y mejoramiento genético de plantas domesticadas.

Con los resultados presentados en este trabajo es evidente la plasticidad fenotípica que posee el algodón, capacidad que tiene implicaciones ecológicas y evolutivas debido al costo energético. Un cambio morfológico requiere una mayor demanda de nutrientes por lo que la pérdida de flores o de los frutos puede aumentar si se presenta una condición de estrés (una sequía o riego excesivo o adición de fertilizante fuera de tiempo). La plasticidad fenotípica puede resultar una capacidad muy ventajosa al estar en un ambiente cambiante pero también puede limitar la adecuación de fenotipos óptimos por los altos costos afectando su aptitud (Relyea, 2002). Los costos energéticos que realizan las plantas en estado silvestre representan un problema para los cultivares. En los campos de cultivo no se pretende que la planta por sí misma sobreviva, el objetivo principal es tener una planta con un buen rendimiento y que el resto sean lo más similar posible a esa planta. Incluso, para evitar que el algodón utilice energía para producir metabolitos o características que de modo silvestre le son útiles, se han comenzado a hacer mejoras genéticas con el fin de enfocar toda la energía en la producción del fruto (Delabie *et al.* 2003; Cai *et al.* 2010).

Tanto las modificaciones transgénicas como las mejoras genéticas sobre estos caracteres de defensa pueden modificar las metapoblaciones silvestres disminuyendo su adecuación (Rutter y Rausher, 2004) y al mismo tiempo se modifican las demás poblaciones que interactúan con la planta. Las actuales modificaciones genéticas del

algodón tienden a disminuir el número de glándulas de gossypol y la producción de néctar en los NE llevando a cabo un *trade-off* favorable a la calidad de la fibra (Delabie *et al.* 2003). La pregunta que surge de esto es, ¿qué tan beneficioso es reducir esas características en las plantas domesticadas? La introducción de diversidad genética dentro de las plantas domesticadas es necesaria para reducir la vulnerabilidad y añadir caracteres que permitan aumentar la calidad de la fibra y la resistencia hacia enfermedades y plagas (Abdurakhmonov *et al.* 2012). El dedicar toda la energía de la planta a la calidad de la fibra puede ser justificado debido la demanda en el mercado pero si el algodón tiene buenas estrategias de defensa se podrían dirigir las modificación genética a aumentar algunos caracteres de este estilo para reducir el uso de químicos. Por ejemplo, si está demostrado que a mayor abundancia de tricomas hay menos daño, podrían integrarse plantas de BCS o PY a los cultivos .

Como se ha demostrado, la distribución espacial de los individuos y de las metapoblaciones tiene influencia en la estructura ecológica y debido a que el flujo génico se dé a larga distancia, está claro que mientras no existan medidas de bioseguridad y leyes que regulen la siembra y el manejo de semillas y plantas, el riesgo de contaminación a las poblaciones silvestres está latente.

Además, en el PCA de las figura 5 es observable que las plantas domesticadas del JC se encuentran más cercanas a las silvestres mostrando similitud en cuanto a la variación morfológica. Esto se debe a que la modificación en las condiciones ambientales permite responder a las plantas domesticadas con características similares a las silvestres, demostrando que el proceso de domesticación no ha concluido aún.

Por último, considerando el cambio climático actual en cuanto a la disponibilidad de agua es fundamental que los individuos cuenten con la capacidad de respuesta a sequías otorgada por los tricomas. Es importante considerar y contextualizar los cambios de respuesta que presentan las plantas para aumentar la protección de la diversidad genética presente en las metapoblaciones originarias en México ya que en un futuro, considerando sólo el cambio climático, la disminución de respuesta al

estrés por parte de los individuos puede llevar a la disminución poblacional de la especie por falta de plasticidad fenotípica.

8. Conclusión

Gossypium hirsutum en estado silvestre posee alta plasticidad fenotípica en las estructuras epidérmicas foliares, esta variación se ve disminuída en las plantas domesticadas por lo que ambos grupos continúan diferenciándose debido al proceso de domesticación. Las glándulas y el nectario son los caracteres que presentan mayor plasticidad.

Aunque el proceso de domesticación aún no ha llegado a su fin ha modificado otras características además de los tricomas de las semillas. La diversidad morfológica de estas estructuras está regulada genéticamente que a su vez otorga la plasticidad fenotípica que permite responder favorablemente al medio en el que se desarrolla cada individuo. La capacidad de respuesta de las plantas domesticadas tiende a ser disminuída, situación que en un futuro puede representar un problema para la especie limitando su capacidad evolutiva.

Una vez más se ha demostrado que La estructura genética encontrada de las metapoblaciones no guarda relación con la distancia geográfica esta información es útil al momento de generar medidas de bioseguridad y conservación. Los tres grupos que se forman en el PCA entre las metapoblaciones indican unidades de conservación en las que se debe enfocar las medidas de conservación.

9. Perspectivas

- Sería necesario relacionar este estudio con algún otro que esté completamente enfocado a la herbivoría resaltando la importancia de las glándulas de gossipol debido a que el algodón es una especie atacada por un gran número de plagas. Se podría analizar el área afectada en las hojas o poblaciones de insectos en diferentes épocas del año o la cantidad producida de gossipol y describir el

- contenido de cada glándula. También ampliaría la visión ecosistémica que es de ayuda para el cuidado de los cultivos y sobre todo de las poblaciones silvestres.
- Analizar cantidades de néctar en diferentes etapas, ya sea del desarrollo del insecto que se alimenta de este o con el proceso de floración.
 - Analizar el desarrollo de las hojas, enfocando la atención en las estructuras epidérmicas para ampliar el conocimiento de variación entre los algodones cultivados y silvestres. Tal vez en alguna etapa del desarrollo sea más evidente o menos evidente la diferencia facilitando los protocolos de bioseguridad.
 - Para completar el análisis del comportamiento fisiológico de ambos tipos de algodón (silvestre y cultivado) es necesario enfocarse a la anatomía y morfología de los estomas.
 - Basándonos en el trabajo de Nawab y colaboradores (2011) podría sugerirse que se realice el mismo estudio morfológico en diferentes generaciones para observar si los resultados son similares o se presenta variación discontinua.
 - El estudio debe ampliarse a las distintas variedades de algodón cultivado y analizar un número mayor de hojas Okra.
 - Es necesario realizar el estudio enfocado a las redes de regulación genética de los tricomas en algodón silvestre ya que existe la posibilidad de que los genes se vean modificados por las presiones selectivas.

10. Referencias

- Abdurakhmonov, I., Buriev, Z., Shermatov, S., Abdullaev, A., Urmonov, K., Kushanov, R., Egamberdiev, S., Shapulatov, U. Abdukarinov, A., Saha, S., Jenkins, J., Kohel, R., Yu, J., Pepper, A., Kumplatla, S. y Ulloa, M. 2012. Genetic diversity in *Gossypium* genus en Caliskan, M. Genetic Diversity in Plants. InTech, 510 pp.
- Abramoff, M., Magalhaes, P. y Ram, S. 2004. Image Processing with ImageJ. Biophotonics International, 11(7):36-42.

- Agrawal, A., Conner, J., Johnson, M. y Wallsgrove, R. 2002. Ecological genetics of an induced plant defense against herbivores: additive genetic variance and costs of phenotypic plasticity. *Evolution*, 56(11): 2206-2213.
- Alcaraz, F. 2012. Manual de Geobotánia. El factor agua. Universidad de Murcia.
- Applequist, W., Cronn, R. y Wendel, J. 2001. Comparative development of fiber in wild and cultivated cotton. *Evolution & Development*, 3(1): 3-17.
- Arif, S., Adams, D. y Wicknick, J. 2007. Bioclimatic modeling, morphology, and behavior reveal alternative mechanisms regulating the distributions of two parapatric salamander species. *Evolutionary Ecology Research*, 9]:843-854.
- Beattie, A. 2005. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, USA, 182 pp.
- Benedict, C., Martin, G., Lui, J., Puckhaber, L. y Magill, C. 2004. Terpenoid aldehyde formation and lysigenous gland storage sites in cotton: variant with mature glands but suppressed levels of terpenoid aldehydes. *Phytochemistry* 65:1351-1359.
- Benítez, M., Azpeitia, E. y Alvarez-Buylla, E. 2013. Dynamic models of epidermal patterning as an approach to plant eco-evo-devo. *Current Opinion in Plant Biology*, 16:11-18.
- Bentley, B. 2014. Extrafloral Nectaries and Protection by Pugnacious Bodyguards. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8:407-427.
- Bloomer, R., Jueger, T. y Symonds, V. 2012. Natural variation in GL1 and its effects on trichome density in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Ecology*, 1-15.
- Bondada, B y Oosterhuis, D. 2000. Comparative epidermal ultrastructures of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaf, bract and capsule wall. *Annals of Botany*, 86:1143-1152.
- Bourland, F., Hornbeck, J., McFall, A. y Calhoun, S. 2003. Breeding & Genetics. A rating system for leaf pubescence of cotton. *The Journal of Cotton Science* 7:8-15.

- Cai, Y., Xie, Y. y Liu, J. 2010. Glandless seed and glanded plant research in cotton. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 30: 181-190.
- Castillo, A. 2007. La selección natural a nivel molecular. En: Eguiarte, L., Souza, V. Y Aguirre, X. (copiladores), *Ecología molecular*. INE-CONABIO-UNAM, México.
- Chachalis, D., Reddy, K., Elmore, D. y Steele, M. 2001. Herbicide efficacy, leaf structure, and spray droplet contact angle among *Ipomoea* species and smallflower morningglory. *Weed Science*, 49:628-634.
- Chen, Y., Schmelz, E., Wäckers, F. y Ruberson, J. 2008. Cotton plant, *Gossypium hirsutum* L., Defense in response to nitrogen fertilization. *J Chem Ecol*, 34:1553-1564.
- Chu, C., Freeman, T., Buckner, J., Henneberry, T., Nelson, D. y Natwick, E. 2001. Susceptibility of upland cotton cultivars to *Bemisia tabaci* biotype B (Homoptera: Aleyrodidae) in relation to leaf age and trichome density. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 94(5): 743-749.
- Coley, P., Bryant, J. y Chapin F. 1985. Resource Availability and Plant Antiherbivore Defense. *Science*, 230 (4728): 895-899.
- De Magalhães, C., Schuster, I., Sedyama, T., Goncalves de Barros, E. y Alves, M. 2006. Characterization and genetic diversity analysis of cotton cultivars using microsatellites. *Genetics and Molecular Biology*, 29(2):321-329.
- Delabie, M., Ospina, M. y Zabala, G. 2003. Relaciones entre hormigas y plantas: una introducción. En Fernández, F. *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. 167-180. Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Dengler, N. Y Tsukaya, H. 2001. Leaf morphogenesis in dicotyledon:current issues. *International Journal of Plant Sciences*, 162(3): 459-464.
- Desai, A., Chee, P., May, O. y Paterson, A. 2008. Correspondence of trichome mutations in diploid and tetraploid cottons. *Journal of heredity*, 99(2):182-186.
- Dobzhansky, T. 1970. *Genetics of the evolutionary process*. Columbia University Press, New York. pp. 505.

- Dolan, L. Y Poething, R. 1991. Genetic analysis of leaf development in cotton. Development supplement, 39-46.
- Dray, S. and Dufour, A.B. (2007): The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. Journal of Statistical Software. 22(4): 1-20.
- Franks, S., Weber, J. Y Aitken, S. 2014. Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations. Evolutionary Applications, 123-139.
- Fryxell, P. 1979. The natural history of the cotton tribe. Texas University Press, EUA.
- Genz, A., Bretz, F., Miwa, T., Mi, X., Scheipl, F. y Hothorn, T. 2014. Mvtnorm: Multivariate Normal and t Distributions. R package version 1.0-1.
- Gepsts, P. Y Papa, R. 2003. Evolution during domestication. Encyclopedia of life sciences. 1-7 pp.
- Gepts, P. 2004. Crop Domestication as a Long-term Selection Experiment, Plant Breeding Reviews, 24 (2): 1-44.
- Gifford, E. y Foster, A. 2003. Morphology and evolution of vascular plants, W. H. Freeman, NY, EUA.
- Granados, D., Ruíz, P. y Barrera, H. 2008. Ecología de la herbivoría. Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente, 14(1): 51-63.
- Gregory-Wodzicki, K. 2000. Relationship between leaf morphology and climate, Bolivia: implications for estimating paleoclimate from fossil floras. Paleobiology, 26(4): 668-688.
- Hassan, S., Wilson, L. y Blood, P. 1990. Oviposition by *Heliothis armigera* and *H. punctigera* (Lepidoptera: Noctuidae) on Okra leaf and Smooth-Leaf cotton. Environ. Entomol. 19(3): 710-716.
- Hagenbucher, S., Olson, D., Ruberson., Wäckers, F. y Romeis, J. 2013. Resistance Mechanisms Against Arthropod Herbivores in Cotton and Their Interactions with Natural Enemies. Plant Sciences, 32:458-482.
- Hijmans, R.J., Guarino, L., Bussink, C., Mathur, P., Cruz, M., Barrentes, I. 2004. *DIVA-GIS. Vsn. 5.0*. A geographic information system for the analysis of species

- distribution data. (manual available at: <http://www.diva-gis.org>).
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. and Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.*, 25: 1965–1978.
- Hothorn, T., Bretz, F. y Westfall, P. 2008. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* 50(3), 346-363.
- Hou, M., Cai, C., Zhang, S., Guo, W., Zhang, T. y Zhou, B. 2013. Construction of microsatellite-based linkage map and mapping of nectarilessness and hairiness genes in *Gossypium tomentosum*. *Indian Academy of Sciences* 92(3).
- Kishitani, S. y Tsunoda, S. 1981. Physiological aspects of domestication in diploid wheat. *Euphytica*, 30:247-252.
- Krapovickas, A. y Sijo, G. 2008. *Gossypium ekmanianum* (Malvaceae), algodón silvestre de la república dominicana. *Bonplandia*, 7(1):55-63.
- Leaché, A., Koo, M., Spencer, C., Papenfuss, T., Fisher, R. y McGuire, J. 2009. Quantifying ecological, morphological, and genetic variation to delimit species in the coast horned lizard species complex (*Phrynosoma*). *PNAS*, 106(30):12418-12423.
- Lee, J. 1961. Genetical studies concerning the distribution of pigment glands in the cotyledons and leaves of upland cotton. *Genetics* 47:131-142.
- Leite, G., Picanco, M., Zanuncio, J., Moreire, M. y Jham, N. 2011. Hosting capacity of horticultural plants for insect pests in Brazil. *Chilean journal of agricultural research*, 71(3):383-389.
- Leslie, J. y Apodaca, J. 2007. Adding more ecology into species delimitation: ecological niche models and phylogeography help define cryptic species in the black salamander (*Aneides flavipunctatus*). *Syst. Biol.* 56(6):924-942.

- Limburg, D. y Rosenheim, J. 2001. Extrafloral nectar consumption and its influence on survival and of an omnivorous predator, larval *Chrysoperla plorabunda* (Neuroptera: Chrysopidae). *Environmental Entomology*, 30(3):595-604.
- Martínez, D. y Parra, V. 2011. Morphology and density of glandular trichomes in populations of Mexican oregano (*Lippia graveolens* H.B.K. Verbenaceae), and the relationship between trichome density and climate. *Journal of the Torrey Botanical Society*, 138(2): 134-144.
- Martínez-Natarén, D., Parra-Tabla, V., Dzib, G. Y Calvo-Irabién, L. 2011. Morphology and density of glandular trichomes in populations of Mexican oregano (*Lippia graveolens* H.B.K.. Verbenaceae), and the relationship between trichome density and climate. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 138(2):134-144.
- Mauseth, J. 1988. *Plant Anatomy*. Addison Wesley/Benjamin Cumming, San Francisco.
- McGaughran, A., Morgan, K. y Sommer, R. 2014. Environmental variables explain genetic structure in a beetle-associated nematode. *PLoS ONE* 9(1): e87217.
- Merila, J. Y Hendry, A. 2014. Climate change, adaptation, and phenotypic plasticity: the problem and the evidence. *Evolutionary Applications*, 1-14.
- Meyer, R., Du Val, A. y Jensen, H. 2012. Patterns and processes in crop domestication: an historical review and quantitative analysis of 203 global food crops. *New Phytologist*, 196:29-48.
- Nawab, N., Khan, I., Khan, A. y Amjad, M. 2011. Characterization and inheritance of cotton leaf pubescence. *Pak. J. Bot.*, 43(1): 649-658.
- Nawab, N., Mehmood, A., Jeelani, G., Farroq, M. y Khan, T. 2014. Inherence of okra leaf type, gossypol glands and trichomes in cotton. *The Journal of Animal & Plant Sciences*, 24(2): 526-533.
- Oksanen, F. Guillaume Blanchet, Roeland Kindt, Pierre Legendre, Peter R. Minchin, R. B. O'Hara, Gavin L. Simpson, Peter Solymos, M. Henry H. Stevens and Helene

- Wagner (2013). vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-10.
<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pickersgill B. 2007. Domestication of plants in the Americas: insights from Mendelian and molecular genetics. *Annals of Botany*, 100:925–940.
- R Development Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rapp, R., Haigler, C., Flegel, L., Hovav, R., Udall, J. Y Wendel, J. Gene expression in developing fibres of upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) was massively altered by domestication. *BMC Biology*, 8:139.
- Rocha, J. y Machado, S. 2009. Anatomy, ultrastructures and secretion of *Hibiscus permambucensis* Arruda (Malvaceae) extrafloral nectary. *Revista Brasil. Bot.* 32(3):489-498.
- Röse, U., Lewis, J. y Tumlinson, J. 2006. Extrafloral nectar from cotton (*Gossypium hirsutum*) as a food source for parasitic wasp. *Functional Ecology*, 20:67-74.
- Rudgers, J., Strauss, S. y Wendel, J. 2004. Trade-off among anti-herbivore resistance traits: Insights from *Gossypieae* (Malvaceae). *American Journal of Botany*, 9(6): 871-880.
- Rutter, M y Rausher, M. 2004. Natural selection on extrafloral nectar production in *Chamaecrista fasciculata*: the cost and benefits of a mutualism trait. *Evolution*, 58(12):2657-2668.
- Sadras, V. y Fitt, G. 1997. Apical dominance, variability among cotton genotypes and its association with resistance to insect herbivory. *Environmental and experimental botany*, 38:145-153.

- Sánchez-Monge, E. Y Álvarez, C. 2003. Calidad de la fibra del algodón en España. *Vida Rural*, 62-65.
- Santamarina, M. Roselló, J. y García, F. 2009. Atlas de anatomía vegetal. Universidad Politécnica de Valencia, España.
- Schrang, A., Bunn, A. y Graumlich, J. 2007. Influence of bioclimatic variables on tree-line conifer distribution in the greater Yellowstone ecosystem: implications for species of conservation concern. *Journal of biogeography*, 1-13.
- Sierra, C., Galvis, L., Trebilcok, A. Y Cadena, J. Comportamiento de la variedad Nu OPAL (*Gossypium hirsutum* L.) bajo diferentes arreglos espaciales. *Temas agrarios*, 15(2): 66-74.
- Soler, M. 2003. La evolución y la biología evolutiva. En: Soler, M. (editor), *Evolución. La base de la biología*. Proyecto Sur de Ediciones, S. L. España.
- Stephens, S. 1939b. Canalization of gene action in the *Gossypium* leaf-shape system and its bearing on certain evolutionary mechanisms. 2(type 1).
- Stipanovic, R., Bell, A. y Benedict, C. 1999. Cotton pest resistance: The role of pigment gland constituents. En Cutler, H. y Cutler, S. *Biologically active natural products: Agrochemicals*. CRC Press, United States of America. 318 pp.
- Strauss, S.Y., Zangerl, A.R. 2002. Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems. In Carlos M. Herrera and Olle Pellmyr. *Plant-animal interactions an evolutionary approach*. Victoria: Blackwell Publishing Company. pp. 77–106.
- Susin, J., Clemente, M., Hernandez-Bermejo, E. 1988. Valoración de caracteres taxonómicos procedentes de estructuras de origen epidérmico para la diferenciación intraespecífica en *Gossypium hirsutum* L. *Agronomie*, 8(1):61-70.
- Tcach, M., Fogar, M., Rios, R., Sarco, P. y Acuña, C. 2011. Densidad de glándulas de gossypol durante el desarrollo de botones florales de *Gossypium hirsutum* L. y su

- relación con la resistencia a lepidópteros. 8° congreso brasileño de algodón y l Cotton expo, Sao Paulo.
- Tiffin, P. e Inouye, B. 2000. Measuring tolerance to herbivory: Accuracy and precision of estimates made using natural versus imposed damage. *Evolution*, 54(3):1024-1029.
- Ulloa, M. 2006. Heritability and correlations of agronomic and fiber traits in an Okra-Leaf upland cotton population. *Crop Science*, 46(4), p. 1508
- Valencia, S. y Delgado, A. 2003. Los tricomas foliares en la caracterización de un grupo de especies del género *Quercus*, sección *Lobatae* (Fagaceae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 74(1):5-15.
- Vargas, A. 1995. Estadística descriptiva e inferencial. Servicio de Publicaciones de la Universidad de Castilla-La Mancha. 576p.
- Vinent, E. Y Fajardo, O. Parámetros agrícolas de ocho cultivares de algodón (*Gossypium hirsutum*) obtenidos en Cuba. *Cien. Inv. Agr.* 34(2): 151-158.
- Vivanco, J., Cosio, E., Loyola, V. M. y Flores, E. 2005. Mecanismos químicos de defensa en las plantas. *Investigación y ciencia*.
- Wang, S., Wang, J., Yu, N., Li, C., Gou, J., Wang, L. y Chen, X. 2004. Control of plant trichome development by a cotton fiber MYB gene. *The plant cell*, 16: 2323-2334.
- Wegier, A., Piñeyro-Nelson, A., Alarcón, J., Gálvez-Mariscal, A., Álvarez-Buylla, E. y Piñero, D. 2011. Recent long-distance transgene flow into wild populations conforms to historical patterns of gene flow in cotton (*Gossypium hirsutum*) at its centre of origin. *Molecular Ecology* 20:4182-4194.
- Wegier, A. 2013. Diversidad genética y conservación de *Gossypium hirsutum* silvestre y cultivado en Mexico, Tesis de doctorado. Posgrado en Ciencias Biomedicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

- Wendel JF, Brubaker CL, Seelanan T. 2010. The Origin and Evolution of *Gossypium*. Physiology of Cotton, Stewart J, Oosterhuis D, Heitholt JJ, Mauney J (editores), Springer, NY, pp. 1-18.
- West-Eberhard, M. 2005. Developmental plasticity and the origin of species differences. PNAS, 102(1):6543-6549.
- Yingru, W., Machado, A., White, R., Llewellyn, D. y Dennis, E. 2006. Expression Profiling Identifies Genes Expressed Early During Lint Fibre Initiation in Cotton. Plant Cell Physiology, 47(1):107-127.
- Wäckers, F. y Bonifay, C. 2004. How to be sweet? Extrafloral nectar allocation by *Gossypium hirsutum* fits optimal defense theory predictions. Ecology, 85(6):1512-1518.

ANEXO

Tabla A. Valores promedio y desviación estándar por cada grupo de individuos analizado. BB= Bahía de Banderas, BCS= Baja California Sur, PC= Pacífico Centro, PN= Pacífico Norte, PS= Pacífico Sur y PY=Península de Yucatán.

Origen	Metapoblación	Tricomas		Glándulas	Nectario extrafloral
		Longitud mm	Densidad No. /mm	Densidad No. /mm ²	Área mm ²
Silvestres Campo	BB	0.33 (0.15)	1.46 (1.02)	0.61 (0.21)	0.50 (0.36)
	BCS	0.48 (0.08)	5.08 (1.99)	0.86 (0.33)	0.54 (0.3)
	PC	0.36 (0.17)	2.03 (1.07)	0.76 (0.38)	0.51 (0.31)
	PN	0.43 (0.22)	3.62 (2.6)	0.89 (0.2)	0.30 (0.16)
	PS	0.49 (0.15)	3.31 (2.23)	0.82 (0.26)	0.47 (0.28)
	PY	0.34 (0.10)	5.84 (4.52)	0.64 (0.31)	0.27 (0.15)
Domesticadas		0.46(0.20)	5.93(2.15)	0.41(0.26)	0.19(0.09)
Jardín Común	BB	0.37(0.16)	1.86(1.28)	1.29(0.79)	0.14(0.11)
	BCS	0.48(0.20)	6 (2.55)	1.49 (0.74)	0.15 (0.11)
	PC	0.41 (0.14)	3.62 (2.43)	1.83 (0.82)	0.10 (0.04)
	PN	0.48 (0.19)	5.88 (2.87)	1.29 (0.72)	0.15 (0.09)
	PS	0.43 (0.21)	4.92 (2.31)	1.49 (0.86)	0.16 (0.14)
	PY	0.45 (0.17)	6.7 (2.58)	2.2 (1.19)	0.09 (0.05)
	Domesticadas	0.47 (0.21)	4.17 (1.89)	0.66 (0.29)	0.24 (0.12)
() Desviación Estándar					

Tabla B. Análisis estadístico entre los grupos con distinto origen (valores promedio y desviación estándar para cada variable).

Origen	Tricomas		Glándulas	Nectario extrafloral
	Longitud mm	Abundancia	Abundancia	Área mm ²
		No. /mm	No. /mm ²	
Silvestres Campo	0.405(0.025)	3.56 (14.33)	0.77 (0.07)	0.43 (0.07)
Domesticadas	0.46(0.20)	5.93(2.15)	0.41(0.26)	0.19(0.09)
Silvestres jardín común	0.44 (0.01)	4.83 (16.26)	1.6 (0.63)	0.13 (0.004)
Domesticadas jardín común	0.47 (0.21)	4.17 (1.89)	0.66 (0.29)	0.24 (0.12)
() Desviación Estándar				