



**UNIDAD IZTAPALAPA
CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD**

MAESTRÍA EN BIOLOGÍA

**DIFERENCIACIÓN FENOTÍPICA EN
POBLACIONES DE *Anoda cristata* CON
DIFERENTE GRADO DE MANEJO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN BIOLOGÍA

P R E S E N T A

LUIS ALBERTO BERNAL RAMÍREZ

DIRECTORA: DRA. BEATRIZ RENDÓN AGUILAR
ASESORES: DR. PEDRO LUIS VALVERDE PADILLA
DR. JUAN ENRIQUE FORNONI AGNELLI

MÉXICO D. F.

MAYO, 2011

El jurado designado por la
División de Ciencias Biológicas y de la Salud
de la Unidad Iztapalapa aprobó la tesis que presentó

Luis Alberto Bernal Ramírez

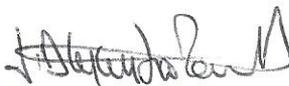
El día 6 de mayo de 2011.

SÍNODO:

Dra. Beatriz Rendón Aguilar, Tutora



Dr. José Alejandro Zavala Hurtado, Presidente



Dr. Alejandro Casas Fernández, Secretario



Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli, Vocal



Dr. Juan Servando Núñez Farfán, Vocal



ÍNDICE GENERAL

RECONOCIMIENTOS	i
DEDICATORIA	ii
AGRADECIMIENTOS	iv
RESUMEN	viii
Abstract	ix
INTRODUCCIÓN	1
HIPÓTESIS	7
OBJETIVOS	8
MATERIALES Y MÉTODOS	
Sistema de Estudio	9
Trabajo de Campo	10
Evaluación de la Variación Fenotípica entre Poblaciones	13
Análisis Bromatológico	15
Evaluación de los Mecanismos de Defensa entre Poblaciones	18
RESULTADOS	
Usos y Manejo	21
Variación Fenotípica entre Poblaciones	23
Análisis Bromatológico	35
Mecanismos de Defensa entre Poblaciones	38
DISCUSIÓN	
Variación Fenotípica y su Relación con el Manejo de las Poblaciones	41
Variación Fenotípica y su Relación con la Defensa	47
Síntesis General	49
CONCLUSIONES	51
REFERENCIAS CITADAS	52

ANEXOS

Usos y Manejo	60
Variación Fenotípica	61
Herbívoros	62
Encuesta	65

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Individuo de <i>Anoda cristata</i>	9
FIGURA 2. Mapa de la zona de estudio en La Montaña de Guerrero	10
FIGURA 3. Imagen del jardín común	13
FIGURA 4. Gráfico del Análisis de Varianza para la biomasa total	23
FIGURA 5. Gráfico del Análisis de Varianza para la biomasa radicular	23
FIGURA 6. Gráfico de la regresión entre la adecuación relativa individual (w_i) y la biomasa radicular	24
FIGURA 7. Gráfico del Análisis de Varianza para la altura	24
FIGURA 8. Gráfico del Análisis de Varianza para la cantidad de hojas	25
FIGURA 9. Gráfico del Análisis de Varianza para el número de botones	25
FIGURA 10. Gráfico del Análisis de Varianza para el número de flores	26
FIGURA 11. Gráfico del Análisis de Varianza para el número de frutos totales	26
FIGURA 12. Gráfico del Análisis de Varianza para el tamaño de la semilla	27
FIGURA 13. Gráfico del Análisis de Varianza para el área floral	27
FIGURA 14. Gráfico del Análisis de Varianza para los tricomas por cada $0.6cm^2$ foliares	28
FIGURA 15. Gráfico del Análisis de Varianza para la tasa relativa de incremento	28
FIGURA 16. Gráfico del Análisis de Varianza para el área foliar	29
FIGURA 17. Gráfico del Análisis de Varianza para el área dañada por insectos	29
FIGURA 18. Gráfico del Análisis de Varianza para el daño relativo	30
FIGURA 19. Gráfico del Análisis de Varianza para la adecuación relativa	30
FIGURA 20. Análisis de Componentes Principales	32
FIGURA 21. Análisis de Funciones Discriminantes	34
FIGURA 22. Gráfico de la Supervivencia dentro del jardín común	36
FIGURA 23. Gráfico de la Germinación	37
FIGURA 24. Gráfico de la Fenología	37
FIGURA 25. Comparación del área con herbivoría y la cantidad de tricomas	38
FIGURA 26. Gráfico de la regresión entre el daño relativo y la cantidad de tricomas	39
FIGURA 27. Análisis de Covarianza a nivel fenotípico	40

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. Caracteres considerados para el ACP y el AFD	20
TABLA 2. Información etnobotánica de los “alaches”	22
TABLA 3. Parámetros estadísticos de los ANOVA	31
TABLA 4. Eigenvalores del ACP	32
TABLA 5. Eigenvectores del ACP	33
TABLA 6. Parámetros estadísticos del AFD	33
TABLA 7. Clasificación de acuerdo al AFD	34
TABLA 8. Importancia de los caracteres en la clasificación, según el AFD	34
TABLA 9. Contenido nutricional de las poblaciones de <i>Anoda cristata</i>	36
TABLA 10. Correlación fenotípica entre caracteres de la resistencia	39
TABLA 11. Parámetros estadísticos del Análisis de Covarianza	39
TABLA 12. Comparación de contenido nutricional entre varias especies	46

RECONOCIMIENTOS

Este proyecto se enmarca en uno más amplio denominado “**Evolución de la defensa en plantas contra sus enemigos naturales**”, el cual es apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT, No. 81490) y se realiza de manera conjunta por tres instituciones: Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México; Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa y la Facultad de Agronomía, Universidad Autónoma de Sinaloa. Con el Dr. Juan Núñez Farfán como responsable técnico.

“La Maestría en Biología de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa está incluida dentro del Programa Nacional de Posgrados de Calidad del **CONACyT**”.

Además, este trabajo no hubiera sido posible sin la beca proporcionada por el CONACyT, para el periodo comprendido del mes de septiembre de 2008 a septiembre de 2010.

Se agradece de manera especial el apoyo profesional, la orientación, las sugerencias, las correcciones y la participación activa ofrecidos por el Comité Tutoral en el desarrollo de este trabajo:

- ∞ **Dra. Beatriz Rendón Aguilar**, Departamento de Biología, UAM-I
- ∞ **Dr. Pedro Luis Valverde Padilla**, Departamento de Biología, UAM-I
- ∞ **Dr. Juan Enrique Fornoni Agnelli**, Instituto de Ecología, UNAM

DEDICATORIA

A lo más precioso que me ha encomendado la vida, *Jade Quetzalli*

...in teotl in moyolotl

A mis padres y hermanos por permitirnos ser una familia. Por todo ese apoyo y cuidados intercambiados durante toda la vida, siempre.

María Isabel Ramírez Martínez: mi madre en toda la extensión de la palabra. “Chabe ó Chabita”, la que aún me cuida y se preocupa por mí. La que me enseñó que la responsabilidad es una valor que se adquiere y hereda por siempre. El ángel que me acompaña en cualquier rincón en el que me encuentre, Guerrero, Oaxaca, Chiapas, en fin... la que me mostró que a pesar de nuestra delgada complexión podemos ser más fuertes que un inmenso “ahuehuate” y que siempre seguiremos adelante sin olvidar el pasado. “*en la vida de un hombre puede haber muchas mujeres, pero sólo una es eterna... su madre, gracias Chabe*”

José Luis Bernal Escutia: mi padre, que me instruyó sin decir muchas palabras a ser respetuoso, honesto y humilde sin importar que tan cerca o lejos llegue. También, me enseñó el valor de un peso bien ganado. Mi héroe, cuyos poderes envidian todos esos comics: humilde, trabajador, incansable, honesto siempre con tiempo para nosotros. Sólo con esto nos has sacado adelante a mis hermanos y a mí, inspirándonos a seguir tus pasos, superándonos siempre para mejorar...

José de Jesús Bernal Ramírez: mi hermano, uno de los seres humanos más inteligentes que he conocido y con un gran potencial. El que siempre me cedía los mejores juguetes, al que paseaba en mi triciclo, el comelón por “estar en pleno desarrollo”, el de una “raza superior” y uno de los que me inspiró a seguir estudiando un poco más.

Isabel Alejandra Bernal Ramírez: mi “nena”, la hermana confidente que siempre me brida apoyo y palabras de aliento cuando las requiero. La del carácter más fuerte de la familia, que a veces da miedo. Aquella que es la “mamá” de “cachito”, un miembro más de la familia que me mostró que los perros son agradables, aunque él solo sea un pedacito de uno.

A **Verónica Aguilar Rojas** que ha compartido su vida conmigo, tanto que me ha brindado el privilegio de ser padre. “*yo no sé en cuántos pedacitos se pueda dividir mi corazón, pero uno de ellos siempre será para ti*”

A mi “segunda madre” **María de la Luz Ramírez**, que siempre nos ha procurado y ha compartido conmigo dulces momentos de silencio...

A mi “segundo padre” **Juan Alberto Martínez**, que siempre está al tanto de todos y que me enseña cada día, con su ejemplo, a salir adelante...

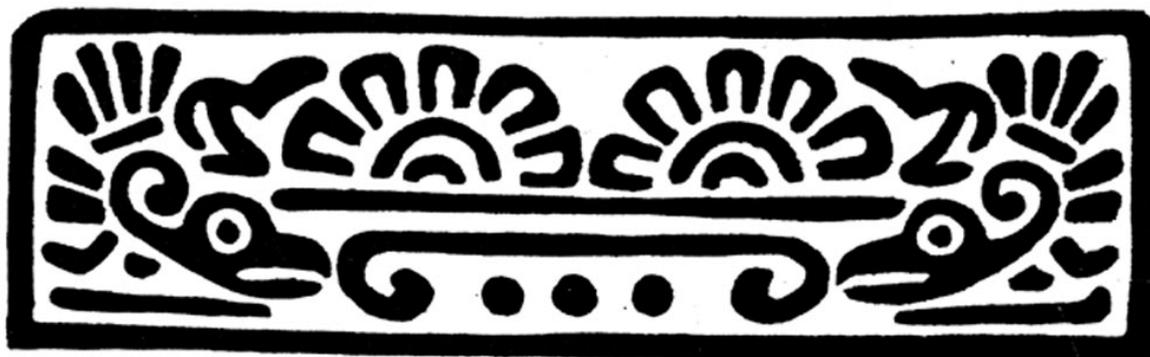
A mi abuelita **Imelda**, que siempre ha estado a mi lado desde que estoy físicamente en esta tierra...

A **Laura, Gustavo** y cada uno de mis primos que me han aportado consejos, apoyo y enseñanzas desde cualquier parte de la República.

A los que se han adelantado, pero que en algún momento volveré a ver: Hipólito, Juan Manuel, Melquiades y Pedro, de todos tengo por lo menos un grato recuerdo.

Por supuesto, a toda la gente del campo (indígena o no) por seguir manteniendo vivos los conocimientos, usos y manejos tradicionales del “monte”, por darnos de comer y ser lo que en realidad mueve a esta nación, verdaderos ecólogos evolutivos y etnobotánicos. Por ser tan generosos y sabios; espero que algún día, todos entendamos que el ser indígena o hablar algún dialecto es motivo de respeto, orgullo, admiración e inspiración; no de vergüenza y/o rechazo.

Ta o'lol vinajel xchiuc balamil



AGRADECIMIENTOS



Tenochtitlan Cuauhtli itlacuayan:

donde está el águila que devora
en el nopal sobre la piedra

A mi país, MÉXICO... por brindarme la oportunidad de nacer dentro él, con todo lo que ello implica...

A mi comité tutorial: Dra. Beatriz Rendón, Dr. Pedro Luis Valverde, Dr. Juan Fornoni; así como a los integrantes del sínodo: Dr. Alejandro Zavala; Dr. Alejandro Casas y al Dr. Juan Núñez Farfán, por sus valiosos comentarios y sugerencias para la redacción, presentación y conclusión de la tesis.

Al señor Juan Saavedra Díaz por los cuidados ofrecidos a la parcela experimental: renta, preparación, deshierbes y regado. Así como por transmitirme un poco de sus conocimientos y la convivencia con su familia. A sus hijos por la colecta de hojas para el análisis bromatológico.

Al Biól. Rubén Pérez Ishiwara por haber realizado el análisis del área de los pétalos con el programa SigmaScan PRO 5, en el Instituto de Ecología de la UNAM.

Al Biól. Jesús Campos Serrano y la M. en C. María del Carmen Herrera de la UAM-I, por la ayuda con la identificación de Órdenes de los insectos herbívoros.

A la Dra. Graciela García Guzmán y la Biól. Irma Acosta Calixto del Instituto de Ecología de la UNAM, por las facilidades y el asesoramiento brindados para el uso del medidor de área foliar WinFOLIA® PRO 2007.

Al Laboratorio del Área de Investigación en Desarrollo Agropecuario Sustentable de la UAM-I. A la Lic. Lizbeth Cruz López por su guía en el procedimiento y uso de los materiales e instrumentos para la obtención del contenido nutricional de los “alaches”, el análisis bromatológico.

Al Dr. Juan Fornoni por su paciencia e instrucción en la aplicación de los análisis estadísticos y tantas ideas surgidas en el trabajo de campo.

Al Dr. Alejandro Zavala por todo su apoyo para el buen desarrollo de los trabajos experimentales y el crecimiento académico, parte de la formación en la Maestría en Biología de la UAM-I.

A mis amigos y compañeros por su valiosa ayuda en el trabajo de campo y gabinete: María del Consuelo Aragón Martínez, Azucena de Lourdes Luna José, Mireya Hernández², Anaitzi Rivero Villar, Verónica Aguilar Rojas, David Bravo Avilez, Fermín Díaz, Miguel Sánchez y Asmaveth Solís; sin su colaboración todo hubiera sido muy difícil y tedioso.

A mi “mamá académica”: Beatriz Rendón, ya que al comportarse como tal, corrigiendo/guiando el camino, a veces con un “jalón de orejas” ayudo al buen término de ésta, nuestra obra. Así como por todas esas aventuras en el campo, que hacen del trabajo algo ameno con ambiente familiar, gracias por el cariño, la paciencia, pero sobre todo la amistad.

A mis amigos biólogos, Consu, Mireya, Lulú, Vero, Itzi, Alma, Paco, David, Eric. Con los cuales he compartido inolvidables aventuras y momentos en el campo; así como en el pequeño-gran espacio del famoso y autodenominado “Laboratorio de Etnobotánica Aplicada”.

A Monse Jiménez, Gilberto Alemán y Berenice Jarquín por sus palabras de aliento.

A Esperanza Córdova, por todo su apoyo y motivación, por siempre encontrar algo positivo de cualquier situación y no dejarme ir por el camino del “mal”. “*Si hubiera dos cielos, ya tienes uno asegurado mi querida Perita-Sandía*”.

A todos los profesores de la UAM-I con los que en algún momento trabajé o consulté y de los cuales recibí siempre atención y enseñanzas a lo largo de toda mi estancia allí. Entre ellos: Sara Camargo, Rosaura Grether, Maru Fraile, Adolfo Espejo, Alejandro Zavala, Martha Pérez y Ale Serrato.

A mis amigos todos, Diana, Miriam, Rocio, Ulises, Marco, Gerardo, por estar y no estar. Así como al inspirador Club Deportivo Guadalajara por ser el equipo mexicano, orgullosamente sólo con mexicanos. *iiiMéxico mi cuerpo, el corazón chiva!!!*

A mi familia. Si este trabajo sirve por lo menos a una persona, habrá valido la pena (en parte) tanto esfuerzo dedicado, así como el tiempo que no pasé a su lado.

Especialmente a mis antepasados y contemporáneos indígenas por conservar, desarrollar y aumentar toda la inmensa cosmovisión, las tradiciones, la comida, la cultura, el arte, la historia y por supuesto todos aquellos procesos de domesticación que aquí hayamos y nos hacen grandes ante el mundo...

“TOTENYO, TOTAUHCA MEXICA”
...nuestra gloria, nuestra fama mexicana





TOLSELIKA MATINEMIKAJYA

*Kemantika nijmachilia
tlen timaseualmej tij chiaj
se tlakatl tlen nochi ueli
tlen nochi kimati,
tlen ueliskia tech makixtia.*

*Ni tlakatl tlen nochi ueli
uan nochi kimati
axkemaj asiki;
pampa touaya itskok
touaya nemi;
peuaya tlachia,
nojua kochtok.*

NECESITAMOS CAMINAR SOLOS

*Algunas veces siento que los indios
esperamos la llegada de un hombre
que todo lo puede,
que todo lo sabe,
que nos puede ayudar a resolver
todos nuestros problemas.*

*Sin embargo, ese hombre que todo lo puede
y que todo lo sabe
nunca llegará;
porque vive en nosotros
se encuentra en nosotros
camina con nosotros;
aún duerme,
pero ya está despertando.*

*Natalio Hernández Xocoyotzin
Sempoalxóchitl, Veinte flores: una sola flor*

*En tanto que el mundo exista,
jamás deberán olvidarse la gloria
y el honor de México-Tenochtitlán.
Chimalpahin Quauhtlehuanitzin*



RESUMEN

Anoda cristata es una Malvácea de amplia distribución en México, utilizada como recurso alimenticio en la zona centro del país, siendo las hojas anchas, suaves y poco pubescentes el rasgo de interés. En la región de la Montaña de Guerrero (Copanatoyac y Tlapa) se encuentran poblaciones ruderales de *A. cristata* creciendo a orillas de los caminos y como elemento de la vegetación perturbada. También hay poblaciones sometidas a distintos tipos de manejo, que incluyen a las arvenses toleradas en los campos de cultivo y arvenses fomentadas, promoviendo su establecimiento y crecimiento en las milpas y huertos. En este estudio se aplicaron encuestas a 71 personas para documentar los usos y el manejo de las poblaciones. Para evaluar si la selección humana ha modificado algunos rasgos fenotípicos, particularmente aquellos de interés, se diseñó un experimento de jardín común, en donde se midieron diferentes atributos vegetativos y reproductivos de individuos provenientes de los tres tipos de manejo. También se realizó un análisis de componentes nutricionales en las mismas poblaciones. Los resultados de las encuestas confirmaron que es un recurso ampliamente usado y apreciado en la región durante todo el año y que la gente diferencia claramente características morfológicas que tienen que ver con el uso. El experimento reveló una fuerte diferenciación entre las poblaciones, asociada con las preferencias de consumo y el tipo de manejo, resaltando ciertos atributos de las hojas, como pubescencia y área foliar, así como aquellos rasgos correlacionados que forman parte de la historia de vida de la especie (fenología y reproducción) y que no se encuentran bajo selección consciente. Se encontraron diferencias significativas en los componentes nutricionales entre arvenses y ruderales, donde los elementos con mayor aporte nutricional se encontraron en la población Fomentada, mientras que los elementos de estructura y soporte físico están en la Ruderal. Los mecanismos de defensa también mostraron variación fenotípica relacionada con el tipo de manejo. Así la población Ruderal muestra tendencias hacia la resistencia, mientras que en la población Tolerada es hacia la tolerancia. A diferencia de lo que se esperaba no se encontró nada claro en la población Fomentada. Tal como se esperaba, la variación en las características fenotípicas mostradas por las poblaciones es resultado de la intensidad de manejo a las que fueron y están siendo sometidas, confirmando que esta especie se encuentra en un proceso de domesticación en la región de estudio.

Palabras clave: Domesticación, jardín común, selección artificial, defensa, poblaciones ruderal y arvenses.

Abstract

Anoda cristata is a Malvaceae of wide distribution in Mexico, which tender and glabrous leaves are considered important for food consumption in the central region of this country. In the Mountain of Guerrero region (municipalities of Copanatoyac and Tlapa), ruderal populations of *A. cristata* are growing roadsides, and as a frequent element of secondary vegetation. Also, populations with different types of management are found elsewhere, which correspond to agrestal category with two types of management: tolerated growing in crop fields, and fomented populations, which are growing in “milpas”, and orchards. In the present study 71 interviews were applied to local people, in order to document the uses, as well as the different types of management that people have developed to the populations. To evaluate if human selection has modified some phenotypic attributes, in particular those related with local uses and are important to people, different vegetative and reproductive attributes were measured in individuals corresponding to the three types of management growing in a common garden experiment. Also, nutritional composition was evaluated in the same populations. Interviews confirmed that this plant resource is widely used and appreciated in this region throughout the year, and people recognize morphological differences associated with use. Results of the experiment exhibited a strong differentiation between populations, related with use and type of management. Those attributes related with leaves, pubescence and foliar area, as well as some correlated attributes of life history (phenology and reproduction), which are not the target of human selection, exhibited statistical differences. Differences between ruderal and agrestal populations were also detected in the nutritional compounds, where higher nutritional composition was recorded in the fomented population, and structural and physical support elements were higher in ruderal population. Phenotypic variation in mechanisms of defense exhibited statistical differences related with type of management. Ruderal population exhibited higher levels of resistance, while agrestal tolerated exhibited higher levels of tolerance. In contrast with theory, agrestal fomented population didn't exhibited either of both responses. As expected, variation in phenotypic attributes among populations is the result of the variation in the intensity of management in the past and present. These results confirm that *A. cristata* is under a domestication process in the area of study.

Key words: Domestication, common garden design, artificial selection, defense, ruderal and agrestal populations.

INTRODUCCIÓN

En Mesoamérica, el consumo de plantas silvestres por humanos como producto de la recolección se remonta a épocas prehistóricas (MacNeish, 1967, 1992; Flannery, 1986) y prevalece hasta nuestros días, no obstante el desarrollo de la agricultura y a pesar de la sustitución de productos alimenticios naturales por industrializados. El uso tradicional de tales recursos está estrechamente relacionado con la presencia de diversos grupos étnicos indígenas que han habitado diferentes ambientes, generando una gama muy amplia de conocimientos y técnicas de manejo y preparación que han permitido ampliar significativamente las opciones de plantas que se pueden aprovechar como alimento (Caballero *et al.*, 1998; Mapes *et al.*, 1998). Desde los inicios de la “Conquista” hasta nuestros días, en México numerosos cronistas, naturalistas, antropólogos y etnobiólogos han documentado diversas plantas que han sido ampliamente utilizadas, en mayor o menor grado, como alimento, ubicando a un buen número de ellas en la categoría de “quelites”, es decir, plantas cuyos follajes y tallos tiernos se consumen como verdura (Bye y Linares, 2000).

Actualmente muchos quelites que se consumen crecen como arvenses tolerados en campos de cultivos de maíz, chile, jitomate, y otros cultivos principales (Rendón, 2000; Casas *et al.*, 2007;). Sin embargo, existen algunos que son buscados fuera de las parcelas o en las orillas de los caminos y son muy apreciados (bledos, chipilín, hierbamora), algunos otros son favorecidos o protegidos (epazote, nabo, quintoniles) y muy pocos son cultivados, aunque no necesariamente domesticados (amaranto, berros, huahuzontle, pápaloquelite, verdolagas). Dependiendo del grado de intensidad de la selección artificial, y del aislamiento reproductivo entre las plantas silvestres y manejadas, las formas de manejo de las poblaciones de plantas pueden determinar distintos grados de diferenciación entre éstas. Tales diferencias pueden expresarse en los atributos directamente seleccionados por los seres humanos o en otros correlacionados con éstos (Casas y Caballero, 1995; Bye, 1998). Si bien podemos hablar de grados de manejo en una especie, en términos de que puede haber poblaciones silvestres a domesticadas, las formas de manejo a las que una misma especie está sujeta generan una gran cantidad de combinaciones que dan como resultado la presencia simultánea, dentro de una misma especie, de poblaciones arvenses (toleradas o fomentadas) en los solares o huertos, incluso en los campos de cultivo, así como también poblaciones silvestres o ruderales sujetas a protección y/o recolección (Rindos, 1984; Casas *et al.*, 1994, 2007; González-Insuasti y Caballero, 2007; Blancas *et al.*, 2010). Esto genera un proceso de domesticación no lineal, en el que más bien existe una gran dinámica entre las etapas incipiente y la avanzada (Rendón, 2000). Es decir, una misma especie puede

tener distintas poblaciones simultáneamente en diversas etapas de domesticación y también creciendo de manera silvestre.

Los resultados de esta compleja dinámica de domesticación se observan en los rasgos morfofisiológicos y de historia de vida, sustentados en un cambio en la composición genética, conocidos como síndromes o tendencias de domesticación (Harlan, 1975; Schwanitz, 1966; Rindos, 1980, 1984; Gepts, 2004; Pickersgill, 2007). Rasgos relacionados con la pérdida de latencia en las semillas, reducción de los mecanismos de defensa y la capacidad competitiva, aumento en el tamaño de la parte seleccionada, reducción de los mecanismos de dispersión, reducción o pérdida de componentes tóxicos, entre otros, han sido descritos para especies productoras de granos (*e.g.*, especies de leguminosas y gramíneas) (Harlan, 1975; Gepts, 2004; Blanckaert, 2007; Ross-Ibarra *et al.*, 2007). Recientemente se ha aportado información sobre cambios en plantas que se han seleccionado para aprovechar sus hojas, tallos, frutos y flores, como son los quelites (Vázquez, 1991; Casas y Caballero, 1995; Reyes y Martínez, 2001; Díaz-Guillén, 2009). Este grupo de plantas incluye árboles, arbustos y herbáceas, por lo que resulta interesante el estudio de su domesticación ya que las secciones elegidas de las plantas casi siempre resultan ser los rebrotes tiernos. Por ende, la selección consciente de los fenotipos deseados en las poblaciones de estas plantas acarrea consigo modificaciones en rasgos indirectamente relacionados, como pueden ser en la arquitectura de alguna parte o la totalidad de la planta y otros que forman parte de la historia de vida de la especie.

Debido a que las poblaciones también se encuentran sujetas al efecto de diversas condiciones ambientales, se espera que el proceso de domesticación esté condicionado por el porcentaje de variación genética que determina la variación fenotípica. En el caso de las plantas domesticadas, algunas de las características “blanco” de la selección humana en algún momento presentaron variabilidad influenciada principalmente por la composición genética de los organismos que representaban tales variantes, así como poca influencia ambiental, lo que permitió que dichos caracteres se fijaran genéticamente y se heredaran a las generaciones subsecuentes. Así, los cambios que actualmente expresan estas especies ya se han fijado genéticamente. Durante este proceso de selección humana, se favorecieron muchas características que bajo condiciones naturales no podrían ser mantenidas dentro de las poblaciones, de ahí que se considere que estas plantas manifiesten una completa dependencia hacia el hombre en cuanto a su supervivencia y reproducción (Harlan, 1975). Sin embargo, en el caso de las especies que presentan domesticación incipiente, las diferentes intensidades de selección que ejercen los distintos grupos humanos está altamente encubierta por la gran fluctuación en los sistemas agrícolas y las condiciones microambientales que imperan en cada

uno de ellos, por lo que gran parte de la variación fenotípica estará determinada por factores ambientales, más que genéticos (Bye, 1998; Rendón, 2000). En otros casos, la domesticación incipiente tiene que ver con el balance entre la intensidad de selección artificial y la magnitud del flujo génico entre las poblaciones silvestres y manejadas (Casas *et al.*, 2007). Así, cuando la selección artificial es suficientemente intensa determina mayor estructura genética en las poblaciones; cuando no es tan intensa, el flujo génico diluye o contrarresta sus efectos y hay menor estructura genética (Parra *et al.*, 2010). En este sentido, las formas de manejo intermedio entre las poblaciones silvestres y domesticadas (toleradas, fomentadas y protegidas) podrían estar reflejando el porcentaje de variación fenotípica que está determinado por la variación ambiental.

Para discernir el papel que ha jugado el hombre en el proceso de domesticación de las plantas, se han empleado diversas metodologías y enfoques (Rendón y Núñez-Farfán, 1998). Sin embargo, el estudio de la variación fenotípica, entendida como la suma de la variación genética y la variación ambiental, sigue siendo el enfoque fundamental para evaluar las diferencias que existen entre poblaciones con diferente grado de manejo, particularmente en un proceso de domesticación dinámico y actual, más que inferir sobre el manejo de la variación en el pasado. En este sentido, se han realizado trabajos en jardines comunes e invernaderos de diferentes poblaciones de plantas cultivadas y sus parientes silvestres para obtener la variación genética de los individuos creciendo en un mismo ambiente (Colunga-García Marín, 1998; Sánchez-Peña *et al.*, 2006; Nuismer y Gandon, 2008).

Existen múltiples evidencias que comprueban la hipótesis de que existe un costo metabólico asociado al proceso de selección humana. Generalmente está implícita una reasignación de productos de la fotosíntesis para aumentar el rendimiento de los caracteres de interés con distintos efectos en las características de historia de vida de las especies domesticadas (*e.g.* adecuación y defensa). Rosenthal y Dirzo (1997), reportan una reducción en los mecanismos de defensa contra herbívoros en maíces con respecto a los teocintles como resultado del intenso proceso de domesticación y la selección artificial. Navea *et al.* (2002) observaron diferencias contrastantes en la anatomía foliar entre poblaciones silvestres y domesticadas de frijoles mexicanos (*Phaseolus vulgaris* L.) sometidas a estrés hídrico; los resultados sugieren que la domesticación favorece el aumento del área foliar y una divergencia en la asimilación de carbono, en contraste con un mejor difusión de gases en las formas silvestres. Sánchez-Peña *et al.* (2006), encontraron diferencias significativas entre poblaciones silvestres de *Solanum lycopersicum* L. en el promedio de incidencia de mosquita blanca y la densidad de tricomas foliares, los jitomates cultivados presentaron una mayor incidencia de insectos en

relación a sus parientes silvestres, lo que sugiere que la densidad de tricomas detiene o limita el establecimiento de la mosquita blanca. Mandolot *et al.* (2008), obtuvieron resultados contrastantes en la concentración de taninos y la relación carbono-nitrógeno foliares en poblaciones domesticadas y silvestres de yuca (*Manihot* spp.), en donde las plantas silvestres siempre se obtuvieron proporciones mayores.

Una consecuencia importante a considerar en el proceso de domesticación es la reducción de los mecanismos de defensa contra enemigos naturales. Actualmente se reconocen dos mecanismos de defensa: la *resistencia* y la *tolerancia* (Núñez-Farfán *et al.*, 2007). La resistencia está asociada con aquellas características físicas y químicas que evitan o reducen el daño o infección (Medel *et al.*, 2002; Vivianco *et al.*, 2005; Núñez-Farfán *et al.*, 2007). Mientras que la tolerancia es la respuesta asociada con la reducción de los efectos negativos en el éxito reproductivo una vez que el daño ha ocurrido (Fornoni *et al.*, 2004b; Fortes *et al.*, 2004; Núñez-Farfán *et al.*, 2007). Existe evidencia de que una misma especie expresa simultáneamente ambas defensas y que además, estos mecanismos se han analizado muy poco de manera conjunta (Mauricio *et al.*, 1997; Fornoni *et al.*, 2004a; Núñez-Farfán *et al.*, 2007). Se han estudiado poblaciones sujetas a diferentes tipos de herbivoría en las que se contemplan aspectos ambientales, geográficos, morfológicos y fisiológicos (Crawford-Sidebotham, 1972; Rosenthal y Dirzo, 1997; Rendón *et al.*, 2001; Valverde *et al.*, 2001; Laine, 2004). Sin embargo, existen pocos trabajos en los que se aborde el cambio en los mecanismos de defensa en relación con la domesticación (Rosenthal y Dirzo, 1997; Hernández-Verdugo *et al.*, 1998; Massei y Hartley, 2000; Díaz-Guillen, 2009). Esto es importante, ya que un factor que puede modificar la relación entre los costos-beneficios de la defensa, y por lo tanto la relación entre ambas estrategias, es la selección artificial, ya que las características de las plantas relacionadas con la defensa contra enemigos naturales pueden ser modificadas, directa o indirectamente, por la domesticación y las prácticas agronómicas. Esto, pues al favorecerse el incremento en el rendimiento y la tasa de crecimiento de las plantas, generalmente se asocia una reducción de la resistencia en plantas con respecto de su contraparte silvestre (Rosenthal y Dirzo, 1997; Rendón y Núñez-Farfán, 1998; Díaz-Guillén, 2009). En el caso de la tolerancia, no existe una predicción sobre lo que debería ocurrir durante o después del proceso de domesticación. Probablemente, en las múltiples especies de quelites la tolerancia tendería a aumentar en las poblaciones, debido a que implicaría un menor costo para las plantas al estar siendo sometidas a constantes podas y bajo una selección en contra de las defensas físicas y químicas.

Las plantas de ciclo anual y que se encuentran sometidas a distintos grados de manejo son una buena herramienta para determinar los cambios fenotípicos, fisiológicos, genéticos y en las estrategias de defensa, generados por los procesos de domesticación (*e.g.* síndromes o tendencias). Pocos estudios han abordado este enfoque. Tal es el caso del trabajo realizado por Vázquez (1991) con poblaciones con distinto grado de manejo (ruderales recolectadas, arvenses toleradas, arvenses inducidas y cultivadas) de “pápaloquelite” (*Porophyllum ruderale ssp. macrocephalum*). La autora reporta diferencias en un continuo sobre la variación morfológica, que va desde las formas con menor a mayor grado de manejo. Así, las plantas de origen ruderal presentan mayor cantidad de glándulas, menor número de ramas, menor altura y hojas más alargadas que las plantas cultivadas, cuya tendencia principal es a la disminución de las glándulas y la altura máxima de las plantas.

Otro trabajo que muestra la importancia del estudio del proceso de domesticación es el realizado por Rendón (2000) con los “alaches” (*Anoda cristata*), una especie con domesticación incipiente. Como en el caso anterior, la selección por parte de la gente está dirigida a plantas con hojas suaves, anchas y poco pubescentes. El estudio demostró que el manejo de las poblaciones en el Estado de México (Municipio de Ozumba) no ha llevado a una diferenciación fenotípica intensa. La mayor parte de la variación detectada se debe a diferencias en el ambiente donde se encuentran las poblaciones. Sin embargo, el hecho de detectar variación fenotípica y genética en rasgos reproductivos sugiere que existe el potencial para que evolucionen los rasgos deseados por los agricultores, siempre y cuando la intensidad de selección se incremente. Díaz-Guillén (2009) realizó un estudio con el mismo sistema, en el cual demostró que el manejo del hombre ha generado una interacción en la respuesta de la planta frente a los herbívoros. Esto se debe a que al favorecerse el incremento en el rendimiento (producción de hojas en relación al tallo y la tasa de crecimiento de las plantas), ocurrió una reducción en la resistencia en las plantas con respecto a sus parientes silvestres (Rosenthal y Dirzo, 1997; Rendón y Núñez-Farfán, 1998). La conclusión de este trabajo fue que existen diferencias entre las poblaciones ruderales (silvestres) y las arvenses en el daño ocasionado por los herbívoros, siendo la población arvense la más atacada por los insectos en comparación con la población ruderal.

Aspectos tales como la interacción del genotipo con el ambiente y el papel que juega el uso y por ende el manejo de las poblaciones, deben ser evaluados con especial cuidado para entender los patrones de diferenciación local entre dos o más poblaciones, convergencias fenotípicas entre grupos dentro de una población bajo diferentes condiciones, así como predecir cambios de las poblaciones como resultado de la selección u otras fuerzas evolutivas (Caballero y Cortés, 2001).

El presente trabajo presenta el caso de distintas poblaciones de *Anoda cristata* bajo diferentes formas y grados de manejo en la Región de La Montaña de Guerrero. Estudios y observaciones previas en la zona indican una divergencia morfológica a raíz de la selección artificial sobre la especie (Casas y Caballero, 1995; Casas *et al.*, 1996; Casas *et al.*, 2007; Rendón *com. per.*). Casas *et al.* (1994, 1996), reportan para el municipio de Alcozauca, Guerrero, la distinción por parte de la gente de morfotipos de “alaches macho” y “alache hembra”; éstos coexisten en algunas parcelas y son usados y manejados de manera diferencial dentro de estas comunidades Mixtecas. En este estudio, encontraron que de acuerdo a la eliminación y tolerancia de los morfotipos (“macho” y “hembra”, respectivamente), cambia la frecuencia de los fenotipos. Es decir, son más abundantes los morfotipos “hembra” en las parcelas donde los campesinos invierten mayor trabajo, mientras que los morfotipos “machos” son más abundantes en parcelas poco trabajadas. Esta observación sugiere que la selección artificial favorece la variante “hembra”, mientras que la variante “macho” es más favorecida por la selección natural. Se pretende evaluar la existencia de variación fenotípica entre poblaciones bajo condiciones ambientales similares (jardín común) y estimar si estas diferencias poblacionales están directamente relacionadas con los rasgos de interés para la gente. Así como los efectos que el proceso de domesticación ha tenido sobre rasgos de importancia ecológica como aquellos relacionados con la defensa a herbívoros.

HIPÓTESIS

Si el ser humano ha iniciado un proceso de domesticación, las poblaciones con diferente grado de manejo **expresarán diferencias fenotípicas** en aquellos rasgos seleccionados.

Si los rasgos seleccionados directamente con el manejo se encuentran correlacionados con otros caracteres y/o funciones ecológicas, **se espera diferenciación** entre poblaciones con diferente grado de manejo **en otros caracteres distintos a los seleccionados, como aquellos relacionados con la defensa contra herbívoros.**

OBJETIVOS

Estimar si existe una relación entre el grado de manejo de las poblaciones y la diferenciación fenotípica entre ellas.

Estimar los rasgos fenotípicos directa o indirectamente relacionados con el grado de manejo en las diferentes poblaciones.

Estimar la relación entre la intensidad de manejo y la susceptibilidad de las poblaciones a la infección por patógenos o el consumo por herbívoros.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sistema de Estudio

El presente estudio se realizó con *Anoda cristata*, una malvácea anual o bianual de amplia distribución en México (desde Chihuahua a Chiapas). Es conocida comúnmente como “alache”, “violeta”, “quesitos”, “alachi”, “amapolita”, “malva chica”, entre otros (Rendón *et al.*, 2001). Habita en ambientes de vegetación secundaria y perturbada como ruderal, así como en agrohábitats, como arvense y ocasionalmente se reporta como parte de la vegetación natural (Rendón, 2000). Es una herbácea erecta, decumbente o rastrera, con gran variación en su morfología, principalmente en la forma de sus hojas, en la pubescencia del tallo y hojas, con flores de pétalos lila a morados, raras veces blancos (Rzedowski *et al.*, 2001; FIGURA 1).

A pesar de su amplia distribución, sólo se reportan usos alimenticios y medicinales primordialmente para el centro y sur del país (Rendón, 2000). En las fuentes históricas no se encuentran registros sobre su uso. Sin embargo, en la actualidad es ampliamente utilizada en diversas comunidades indígenas y mestizas de nuestro país, lo que sugiere un uso antiguo de este recurso.



FIGURA 1. Individuo de *Anoda cristata* dentro de la parcela experimental, Tlapa, Guerrero 2009.

Trabajo de Campo

Zona de estudio

A partir de recorridos previos y de referencias de la gente en la ciudad de Tlapa sobre la procedencia de los alaches vendidos en el mercado y en las calles, se eligieron dos sitios de estudio (FIGURA 2).

Copanatoyac, Municipio de Copanatoyac, Guerrero (1 380 *m.s.n.m.*, 17° 28' N, 98° 43' O (INEGI, 2009)). En donde se encuentran poblaciones de alaches ruderales y toleradas principalmente.

Atlamajalcingo del Río, Municipio de Tlapa de Comonfort, Guerrero (1 301 *m.s.n.m.*, 17° 13' 08.8" N, 98° 39' 45.7" O). Donde existen poblaciones ruderales, toleradas y fomentadas de alaches. En este sitio se estableció la parcela experimental.

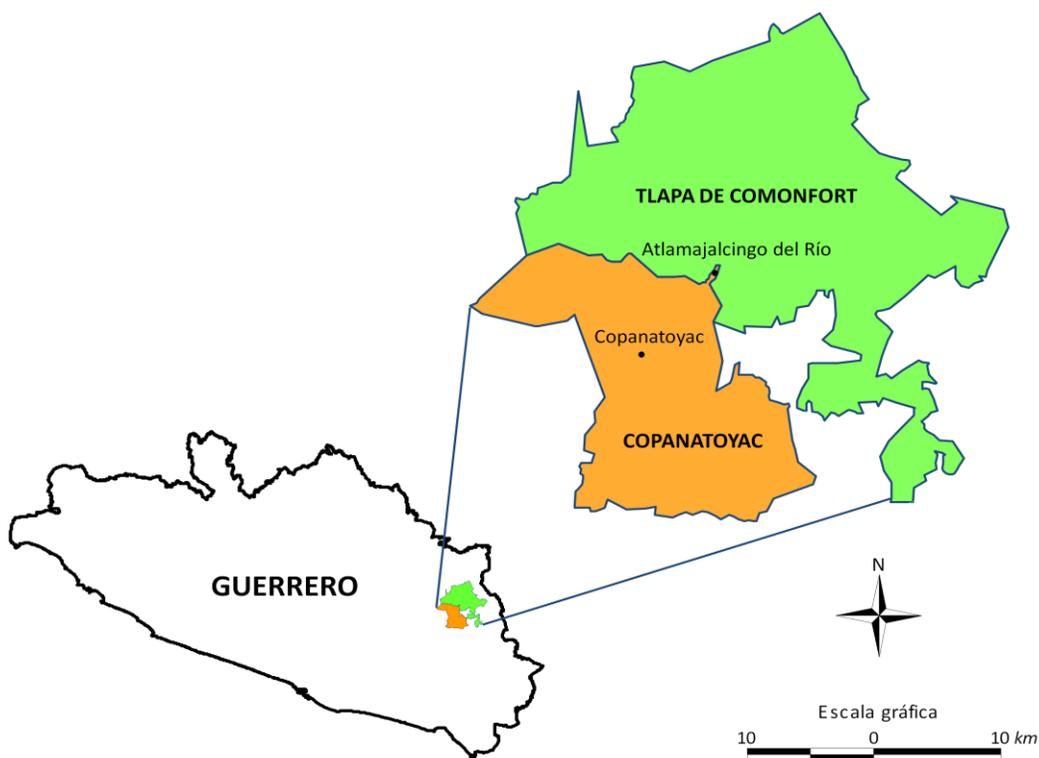


FIGURA 2. Ubicación de las localidades en la zona de estudio del estado de Guerrero (Mapa elaborado por Miguel Bravo Rivera).

Usos y manejo

Durante las salidas de campo se llevó a cabo una encuesta con 50 personas de la comunidad de Atlamajalcingo del Río, Municipio de Tlapa y 21 de Copanatoyac, Municipio de Copanatoyac, con el fin de obtener la información etnobotánica sobre los usos, forma y frecuencia de consumo, manejo, cultivo y sus técnicas, criterios de selección, importancia económica, comercialización y morfotipos

conocidos (ANEXOS). No hubo una selección de informantes, se aplicaron las entrevistas a las personas que la aceptaran, debido a que algunos se mostraron renuentes.

Colecta de semillas

Se colectaron semillas de poblaciones de alaches con diferentes grados de manejo: En Copanatoyac (Copanatoyac) se colectaron semillas de poblaciones arvenses toleradas, dentro del terreno donde se cultivó maíz. En Atlamajalcingo del Río (Tlapa de Comonfort) se obtuvieron dos tipos de semillas provenientes de poblaciones ruderales y arvenses fomentadas. En ambos casos se colectaron semillas de la mayoría (aproximadamente entre 15 y 20) de los individuos de cada población.

Diseño experimental

Las semillas de los tres orígenes fueron lavadas con una solución de hipoclorito de sodio y escarificadas mecánicamente para incrementar el porcentaje de germinación (Rendón, 2000). El 16 de mayo de 2009 se propagaron 200 semillas de cada origen en semilleros comerciales para jitomate, en el mismo sitio donde se estableció la parcela experimental. Debido a las escasas lluvias durante este año, el transplante de las plántulas a la parcela experimental se llevó a cabo hasta el siete de julio, cuando todas habían producido el segundo par de hojas verdaderas. Se siguió la metodología de un jardín común con el fin de reducir la variación ambiental (Colunga-García Marín, 1998; Valverde *et al.*, 2001; Sánchez-Peña *et al.*, 2006; Nuismer y Gandon, 2008).

La parcela experimental tuvo una superficie de aproximadamente 250 m² y una distancia entre surcos de aproximadamente 80 cm (FIGURA 3). El diseño general constó de 50 bloques, cada uno con tres repeticiones de plantas de cada origen, ubicadas aleatoriamente (procurando que no quedaran juntas dos plantas del mismo origen) y marcadas para la posterior medición y cuantificación de sus atributos.

Al inicio del experimento las tres poblaciones contaban con 150 individuos cada una ($N = 450$), finalizando con un total de 411 individuos con las siguientes proporciones: 128 plantas ruderales, 138 arvenses toleradas y 145 arvenses fomentadas.

Se hicieron tres deshierbes manuales con el fin de eliminar a los competidores potenciales. No se aplicó ningún tipo de control de plagas y el terreno fue previamente fertilizado con abono orgánico (estiércol de bovinos).

Mediciones y cosecha

Se realizaron cuatro censos comenzando 14 días después del transplante (52 días posteriores a la siembra) a los 28, 52 y 64 días respectivamente; con un intervalo de 50 días entre la primer y última toma. Durante el período de crecimiento de las plantas se midieron los siguientes atributos cuantitativos: altura, número de hojas, número de frutos, botones y flores, así como caracteres cualitativos tales como el color predominante del tallo (verde, rojo o no distinguible), la abundancia de tricomas (evidente y ausente) y la presencia de herbívoros y patógenos (presencia o ausencia). Esto se realizó para el 100% de las plantas.

Al término del experimento (octubre 20 de 2009), se contaron por separado todos los frutos maduros e inmaduros producidos por cada individuo de los tres orígenes; se colectaron todos los frutos maduros de 20 individuos de cada población, para estimar el número de semillas por fruto y el tamaño de la semilla, entendido como el cociente del peso total de las semillas por frutos maduros entre el número total de semillas. Se tomaron muestras de pétalos de cinco flores de 20 plantas de cada origen, las cuales se colocaron extendidas en hojas de cuaderno y fueron selladas con cinta adhesiva para protegerlas de la deformación por deshidratación.

Se colectaron las 25 hojas más viejas (las más cercanas a la base y de las ramas primarias) de cada individuo, colocándolas extendidas entre papel periódico, para estimar el área foliar, la herbivoría y el número de tricomas. También, se reunieron hojas de todos los individuos de cada población hasta alcanzar aproximadamente 900 *gr* de muestra fresca de cada origen y se colocaron en una secadora para el posterior análisis bromatológico.

De 20 individuos de cada población, se cosechó y limpió el tallo, la raíz y las hojas remanentes, almacenándolas en bolsas de papel. Posteriormente fueron puestas a secar por cinco días. El material fue pesado junto y por separado obteniendo así la biomasa total, aérea y radicular, respectivamente.



FIGURA 3. Parcela experimental en Atlamajalcingo del Río, Tlapa, Guerrero.

Evaluación de la Variación Fenotípica entre Poblaciones

Tasa Relativa de Incremento (TRI)

Para cada planta se registró el número de hojas del primer censo (A) y el acumulado al último censo (D), así como el intervalo de tiempo entre éstos (50 días entre t_1 y t_0 ; t_0 fue tomado 14 días después del transplante). De esta manera la *TRI* se calculó como (Pearcy [citado por Valverde, *et al.*, 2003], Sánchez-Peña *et al.*, 2006):

$$TRI = \frac{(\log D - \log A)}{(t_1 - t_0)}$$

Estimación del daño foliar causado por herbívoros

Se empleó una muestra de 15 hojas de 70 individuos de cada origen. El daño foliar de cada hoja colectada se obtuvo directamente con un sistema analizador de imágenes de video (WinFOLIA® PRO 2007). Este sistema mide el total de área foliar consumida, dañada o infectada (A_{FC}) y el área total

(A_{FT}) (Valverde, 2001; Valverde *et al.*, 2003; Kariño, 2009). El daño relativo (DR) de un individuo es igual a:

$$DR = \frac{A_{FC}}{A_{FT}}$$

Así, el daño relativo de cada planta es el valor correspondiente al área dañada acumulada entre el área total acumulada por individuo expresado en términos porcentuales.

Estimación de la densidad de tricomas

Para estimar la densidad de tricomas, se seleccionó una muestra de 15 hojas de 20 individuos de cada origen. En cada una se establecieron cinco campos de observación (0.6 cm^2 cada campo): 1) base de la venación central; 2) borde derecho; 3) borde izquierdo; 4) ápice y 5) mesófilo, con el fin de considerar diversas superficies de la hoja. A través de la lente de un microscopio estereoscópico se contó el número de tricomas presentes dentro de los campos (Kariño, 2009).

Se cuantificaron los tricomas presentes en un total de 4,500 campos de observación, correspondientes a cinco campos por hoja por 15 hojas por 20 plantas por tres orígenes. Se promedió el número de tricomas por individuo por campo, que corresponde a un área de 0.6 cm^2 .

Debido a que las hojas de los individuos utilizadas para obtener el número de tricomas no coincidieron con los muestreados para el área foliar, la densidad de tricomas foliares se relativizó como la proporción promedio de tricomas de las cinco observaciones en el área del campo visual (0.6 cm^2). De esta manera cada individuo de cada una de las poblaciones tiene n_i cantidad promedio de tricomas por cada 0.6 cm^2 foliares.

Variación en la germinación

Con el fin de establecer la variación de la germinación entre orígenes, se realizaron pruebas de germinación. Se lavaron las semillas con una solución de hipoclorito de sodio al 10%, posteriormente se lavaron con agua y se dejaron sumergidas en agua destilada toda la noche.

Se seleccionaron 20 individuos de cada origen de los cuales se sembraron dos repeticiones de 20 semillas cada una. La siembra se realizó en cajas Petri ($9.5 \times 1.5 \text{ cm}$) usando como sustrato cinco capas de papel absorbente y una de papel filtro Whatman No. 4, humedecidas con 5 ml de agua estéril. Antes de sembrar, las semillas se volvieron a lavar con agua estéril durante diez minutos en condiciones de esterilidad. Las cajas Petri se colocaron en una germinadora Lab-Line Instruments con un fotoperiodo de 12:12 *hrs* (luz:oscuridad) a una temperatura constante de 25°C , adecuada para la

especie (Faccini *et al.*, 1992). Se contó el número de semillas germinadas entre un período de 0 a 24 días, cada tercer día exceptuando los fines de semana, considerando que la semilla germina con la emersión de la radícula (Jarquín-Pacheco, 2009).

Diferencias en la sobrevivencia y la fenología

A partir de los cuatro censos realizados a lo largo del experimento, se elaboró una base de datos marcando en cada conteo las plantas vivas y muertas como 1 y 0 respectivamente, así como un esquema gráfico con los datos de las estructuras reproductivas. Con esta base se realizó una prueba de ajuste para establecer posibles diferencias entre poblaciones y censos. Simultáneamente, se construyó una base de datos con las estructuras reproductivas (botones, flores y frutos) con los ceros en los individuos sin éstas y los unos en el momento de su presencia. También se aplicó una prueba de bondad de ajuste (nominal logística, diferencias contrastadas con χ^2) y se elaboraron gráficas comparando los porcentajes de individuos de cada origen de cada estructura y de cada censo.

Estimación del tamaño de las flores

A partir de las muestras de pétalos obtenidas de 20 individuos de cada origen, se obtuvo directamente el área total, el largo y ancho de cada pétalo con el programa SigmaScan PRO 5. Se realizaron regresiones lineales entre el largo y ancho de los pétalos con el fin de establecer correlaciones entre éstos y el área del pétalo. Todas las regresiones fueron significativas ($R^2 = > 0.95$; $P = < 0.0001$), por lo que el área floral de cada individuo fue considerada como el producto del promedio del área de los cinco pétalos muestreados por cinco flores. Entonces, el área floral fue considerada como un estimador del tamaño promedio de las flores de cada individuo. Finalmente, se realizó una regresión lineal con el fin de estimar una posible correlación entre el tamaño de las flores y el tamaño de las semillas en el total de individuos. Asimismo, también se evaluó la posible relación entre la adecuación y la biomasa radicular en el total de individuos y cada una de las poblaciones.

Análisis Bromatológico

Se realizó un análisis próximo, es decir, el análisis cuantitativo de los componentes nutrimentales de un alimento. En primer lugar se molieron las tres muestras de hojas correspondientes a las poblaciones en estudio y posteriormente se tamizaron (Tejada, 1992). Todos los análisis se hicieron por duplicado, por lo que los resultados para cada población están dados por el promedio de éstos. Los procedimientos se basaron en las técnicas estándar según Tejada, 1992.

Humedad o materia seca (MS). Se determinó de la diferencia de pesos de dos gramos de material molido (m_s) y su peso constante después de 12 horas dentro de un horno a 100 °C y 100 mmHg de presión interior (m_{cte}), entre los dos gramos iniciales (m_s).

$$MS = \frac{m_s - m_{cte}}{m_s}$$

Materia mineral o cenizas. Se pesaron dos gramos de material molido (m_s) y se calcinaron en una mufla precalentada a 550 °C durante tres horas. Al término de este tiempo se colocó la muestra en un desecador y se procedió a pesarla (m_c). La diferencia de los pesos entre el peso inicial es el contenido de cenizas, que se calculó como:

$$cenizas = \frac{m_s - m_c}{m_s}$$

Proteína cruda. Se empleó el equipo de determinación Büchi. Se pesó un gramo de muestra de cada población. Se colocaron en tubos digestores, se agregaron cuatro gramos de mezcla reactiva de selenio y 20 ml de ácido sulfúrico concentrado. Por último, se colocaron los tubos en el digestor Büchi, dejándolos aproximadamente 45 minutos y se procedió a analizar las muestras en el determinador de proteína Büchi.

Grasa cruda o extracto etéreo (EE). Se pesaron dos gramos de muestra (m_s) y se colocaron en un “dedal” de celulosa con anillo metálico, se sumergieron en éter de petróleo y se colocaron en un extractor de grasa VELD scientific. La extracción duró aproximadamente tres horas y el resultado obtenido está dado por el peso de la grasa (m_{ee}) entre el peso inicial de la muestra (m_s).

$$EE = \frac{m_{ee}}{m_s}$$

Fibra cruda (FC). Se utilizaron los residuos de la muestra desengrasada (m_{dg}). Se colocaron en vasos Berzelius y se agregaron 200 ml de ácido sulfúrico 0.26N, se colocaron en el digestor durante media hora para la digestión alcalina. Después de este tiempo se filtró el contenido de los vasos y se recuperó agregando 200 ml de hidróxido de sodio 0.32N, poniéndolo una vez más durante 30 minutos en el digestor. Al final se filtró nuevamente y se colocó en crisoles para ser calcinado en una mufla a 550 °C por media hora. La cantidad de fibra cruda se calculó como la diferencia de pesos de la muestra desengrasada (m_{dg}) y la calcinada ($m_{c'}$), entre el peso inicial ($m_{s'}$).

$$FC = \frac{m_{dg} - m_{c'}}{m_{s'}}$$

Extracto Libre de Nitrógeno (ELN). Este valor se estimó restando a 100 los porcentajes de humedad, proteína cruda, grasa, fibra cruda y cenizas.

$$ELN = 100 - (\% M.S. + \% \text{proteína cruda} + \% E.E. + \% F.C. + \% \text{cenizas})$$

Fibra Detergente Neutro (FDN). Se pesó un gramo de muestra (m_i) y se colocó en un vaso Berzelius de 600 ml, se le agregaron 100 ml de solución FDN (EDTA, NaOH, NaB_4O_7 , Na_2HPO_4 y HCl) y se calentó hasta hervir durante una hora. Posteriormente se filtró el contenido y se introdujo toda la noche en una estufa desecadora hasta que estuvo a peso constante (m_{cte}).

$$FDN = \frac{m_i - m_{cte}}{m_i}$$

Fibra Detergente Ácido (FDA). En este caso se siguió el mismo procedimiento, sólo cambió la solución FDA (H_2SO_4 y CTAB) y el filtrado en un crisol.

$$FDA = \frac{m_i - m_{cte}}{m_i}$$

Contenido celular. Este valor se estimó restando de 100 los porcentajes de fibra detergente neutro (FDN).

$$CC = 100 - FDN$$

Contenido de Hemicelulosa. Este valor se estimó restando el porcentaje de fibra detergente ácido (FDA) del de fibra detergente neutro (FDN).

$$\text{Hemicelulosa} = \% FDN - \% FDA$$

Contenido de Celulosa. Se utilizaron los residuos dentro del crisol para la determinación de FDA. Éstos se colocaron dentro de una charola con agua fría, se les agregó ácido sulfúrico al 72% y se agitaron hasta que el ácido se filtró y disolvió en el agua. Se filtraron al vacío para retirar el exceso de ácido y se lavaron con agua hirviendo; finalmente se introdujeron en la estufa y al alcanzar el peso constante se pesaron (m_{as}).

$$\text{Celulosa} = \frac{m_i - m_{as}}{m_i}$$

Contenido de Lignina. Se emplearon las mismas muestras que para la determinación de celulosa. Se colocaron en la mufla a 550 °C por tres horas. Al término de este tiempo se introdujeron en la estufa hasta alcanzar el peso constante y se pesaron (m_c).

$$Lignina = \frac{m_{as} - m_c}{m_i}$$

Contenido de Sílice. Este valor se estimó del cociente de la muestra a peso constante entre la muestra inicial.

$$Silice = \frac{m_c}{m_i}$$

Evaluación de los Mecanismos de Defensa entre Poblaciones

Estimación de la Resistencia

La resistencia general por individuo se calculó como la unidad menos el daño relativo (DR).

$$R = 1 - DR$$

Evaluación de los tricomas como componente de la Resistencia

Se construyó una matriz de correlación fenotípica, estimándola a partir del daño relativo (DR), la resistencia general, la cantidad de tricomas y la tasa relativa de incremento (TRI).

Comparación de los patrones de selección entre poblaciones a nivel fenotípico

Para comprobar si la selección en el crecimiento (considerado como la TRI) y la resistencia general difieren entre poblaciones, se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para la adecuación relativa (w_i). Ésta última se estimó según Valverde *et al.* (2003), como:

$$w_i = \frac{W_i}{\bar{W}}$$

Donde, W_i es el número de frutos por planta y \bar{W} es la media de frutos de la población total.

En este análisis, el crecimiento y la resistencia general fueron introducidos como covariables y el Origen de la muestra fue considerado como factor fijo. Una interacción TRI *Origen y/o resistencia*Origen significativa, indicarían que los patrones de selección en el crecimiento y/o la resistencia difieren entre poblaciones (Valverde, 2001; Valverde *et al.*, 2003). Subsecuentemente se elaboraron ANCOVA para comparar pares de poblaciones para los gradientes de selección

significativos detectados. Las variables resistencia y *TRI* fueron estandarizadas con el fin de obtener los resultados en unidades de desviación estándar $\{(x_i - \bar{x})/\sigma\}$.

Análisis estadísticos entre orígenes

Para cada una de las variables medidas se realizaron transformaciones adecuadas para ajustar sus valores a una distribución normal. Así, para las variables continuas como biomasa, altura, número de hojas, botones, flores, frutos, semillas por fruto, tricomas por cada 0.6 cm^2 , área floral y área con herbivoría, se empleó el *logaritmo* $\{\log(x_i + 1)\}$; mientras que para las variables que indican proporciones como la resistencia, el daño relativo y la *TRI*, se utilizó la función *arco-seno* de la raíz cuadrada de cada individuo $\{\arcsen(\sqrt{x_i})\}$.

Se efectuaron análisis de varianza univariados para determinar si existían diferencias significativas para los atributos de biomasa total, aérea y radicular, altura, número de hojas, así como de botones, flores y frutos, semillas por fruto, tamaño de la semilla, tricomas promedio, tasa relativa de incremento (*TRI*), área floral, área foliar, área con herbivoría, daño relativo (*DR*) y adecuación relativa individual (w_i) entre los orígenes y así corroborar estadísticamente los diferentes morfotipos identificados por la gente. Para discernir las poblaciones que diferían significativamente se aplicó una prueba de Tukey. Lo anterior se analizó con el programa JMP 8.0 (SAS, 2008).

Con el fin de identificar si se forman grupos en función del manejo, así como los caracteres que los definen, se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales (ACP). Se utilizó el programa NTSYSpc versión 2.11f (Numerical Taxonomy System, 2002). Para la Matriz Básica de Datos (MBD) se tomaron en cuenta solamente 20 individuos de cada origen con todos los caracteres cuantitativos y cualitativos antes mencionados (TABLA 1).

La MBD fue estandarizada en el sentido de las hileras por el método de transformación lineal, empleando como sustractor la media de cada valor de cada carácter dividido por la desviación estándar respectiva. También se calculó una matriz de correlación entre caracteres. Como una técnica de ordenación el ACP se estimó con una matriz de correlación entre caracteres y se proyectaron los individuos de las poblaciones usando las matrices estandarizada y de cargas. La matriz empleada en el ACP fue con el coeficiente de distancia taxonómica promedio.

Para definir si los grupos obtenidos con ACP coinciden con la pre-clasificación (*i.e.* Ruderal, Tolerado, Fomentado) y son estadísticamente diferentes, así como para obtener los errores de clasificación de los individuos se aplicó un Análisis de Funciones Discriminantes (AFD) utilizando el programa SPSS v.15 (SPSS, 2000).

TABLA 1. CARACTERES MEDIDOS

CLAVE	CARÁCTER
1	Biomasa total (<i>gr</i>)
2	Biomasa aérea (<i>gr</i>)
3	Biomasa radicular (<i>gr</i>)
4	Altura (<i>cm</i>)
5	Número de hojas
6	Número de botones
7	Número de flores
8	Número de frutos
9	Semillas por fruto
10	Tricomas 0.6 <i>cm</i> ⁻²
11	<i>TRI</i>
12	Área floral (<i>cm</i> ²)
13	Área foliar (<i>cm</i> ²)
14	Área con herbivoría (<i>cm</i> ²)
15	Daño Relativo
16	Adecuación relativa individual (<i>w_i</i>)
17	Tamaño de semilla (<i>mgr</i>)
18	Color del tallo (0: no distinguible, 1: verde, 2: rojo)
19	Presencia de patógenos y herbívoros (0: ausentes; 1: presentes)
20	Abundancia de tricomas (0: ausente; 1: evidente)

RESULTADOS

Usos y Manejo

Anoda cristata es conocida en la región de La Montaña de Guerrero comúnmente como: “ahalatzin” (nahuatl), “yiwa taio” (mixteco), “nuun do’o” (tlapaneco), “alache” y “quelite de carrera” (castellano). Cabe resaltar que el significado de todos hace referencia a la viscosidad de este quelite y, el último a la rapidez y facilidad de su preparación.

La información recabada en las encuestas muestra que el uso como planta comestible de *A. cristata* es frecuente y variado. También está presente el uso como forraje y en menor medida el medicinal.

La forma como la gente menciona su preparación y su sabor indican que es un quelite sumamente apreciado en la región. La preparación de los manojos de alaches (previamente lavados), consiste en hervirlos en agua con sal blanca agregando en ocasiones guías de calabaza, calabazas tiernas, acompañándolos con jugo de limón y chile verde al momento de servirlos. Una vez preparada la sopa, un rasgo apreciado es la presencia de viscosidad; la gente prefiere un caldo medianamente viscoso. Este atributo está probablemente relacionado con la presencia de pectinas.

La gente consume la parte apical de la planta, incluyendo hojas tiernas, yemas, botones y flores; existe cierta preferencia hacia las plantas que presentan flores ya que las personas señalan que éstas tienen un sabor dulce agradable al paladar. Sin embargo, los criterios de selección siempre están dirigidos a características de la hoja como: color verde, forma redondeada, textura lisa y suave (TABLA 2). La mayoría de las personas entrevistadas son capaces de reconocer dos morfotipos distintos de alaches: “hembra”, con las características antes descritas y el “macho”, con hojas astadas, pequeñas, pubescentes, fibrosas y con gran cantidad de manchas rojizas. Es importante señalar que los nombres con los que la gente los distingue, nada tienen que ver con la sexualidad de la planta, ya que la especie presenta flores hermafroditas.

La forma de obtención es muy dinámica y se encuentra estrechamente ligada con la forma de manejo. En general, la recolecta del quelite ocurre dentro de las parcelas de cultivo, en las que los individuos con rasgos de “macho” son removidos al momento de los deshierbes manuales. Por otro lado, las plantas de filiación “hembra” son toleradas e inclusive existe selección sobre los individuos que presentan las mejores características para el consumo, ya que de estos se colectan los frutos al final de la temporada de lluvias con el fin de propagar sus semillas dentro de las parcelas el siguiente año.

Durante la estación lluviosa (agosto-septiembre), que es cuando se encuentra más disponible, es un recurso alimenticio altamente utilizado. En esta época la gente ejerce una recolecta de plantas arvenses dentro de las parcelas (maíz, chile, camote, hortalizas) y algunas ocasiones de pocas ruderales con los mejores atributos de interés, es decir, hojas casi glabras, anchas, delgadas y de color verde intenso (principalmente cuando la disponibilidad de “hembras” es escasa). En la estación seca, la gente que tiene riego en sus parcelas, puede producir este recurso a partir del cultivo y fomento de semillas de la variante “hembra”, obteniendo un ingreso económico extra, ya que las plantas que se obtienen mediante este sistema pueden ser cosechadas durante todo el año y son más cotizadas en los mercados al disminuir su disponibilidad. De hecho, durante la estación seca las plantas se consiguen principalmente de la compra en la ciudad de Tlapa (donde se concentran mercancías de diversas procedencias), en ocasiones triplicando el precio de las plantas de temporal (hasta \$ 15.⁰⁰ M.N. el manojo). Sin embargo, la colecta en los campos de cultivo con riego dentro de las comunidades es muy importante, pues la mayoría de los vecinos permiten la colecta, una vez que ellos han sacado la cantidad necesaria para vender y/o comer.

TABLA 2. INFORMACIÓN ETNOBOTÁNICA		
INFORMACIÓN	RASGOS	% DE RESPUESTA
USO	Alimenticio	100
	Forraje	4.2
	Medicinal	1.4
	Venta	1.4
PARTE ELEGIDA	Hoja	8.4
	Hoja+Tallo	11.2
	Hoja+Tallo+Botones+Flores	77.2
CARACTERÍSTICAS APRECIADAS	Textura suave	18.3
	Color verde	22.5
	Glabra	40.8
	Sabor	32.3
	Con flor	5.6
	Viscosidad	36.6
FORMA DE CONSUMO	Hervido	100
FORMA DE PREPARACIÓN	Solo	28.16
	Mezclado	70.4
OBTENCIÓN	Ruderal	26.7
	Tolerado	52.1
	Cultivado	28.1
	Comprado	43.6
MORFOTIPOS RECONOCIDOS	1	11.2
	2	88.73

Variación Fenotípica entre Poblaciones

Biomasa y Crecimiento

Los resultados indican que existen diferencias significativas en la cantidad de *biomasa total* básicamente entre el origen Tolerado y el Ruderal (TABLA 3). Siendo la primera la que presentó el nivel más alto de biomasa (FIGURA 4).

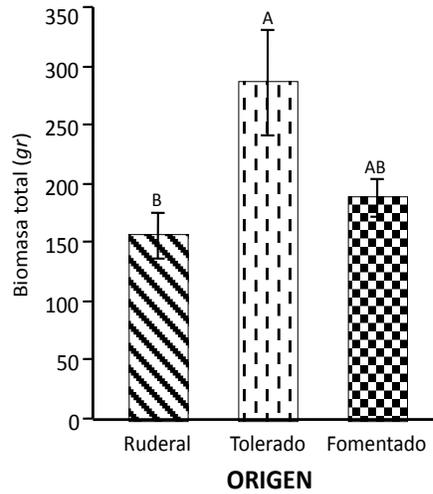


FIGURA 4. Distribución de las medias de la biomasa total de las tres poblaciones de *A. cristata*. $N = 60$; $P = 0.0475$; las letras sobre los intervalos indican grupos significativamente diferentes.

Se encontraron diferencias significativas en lo que respecta a la *biomasa radicular* (TABLA 3), siendo la población Ruderal la que presentó la menor cantidad con respecto de las Toleradas y Fomentadas (FIGURA 5). También se observó la producción de raíces nuevas a partir de las ramas primarias que fueron cubiertas por suelo arrastrado después de la lluvia en ambas poblaciones arvenses (ANEXOS).

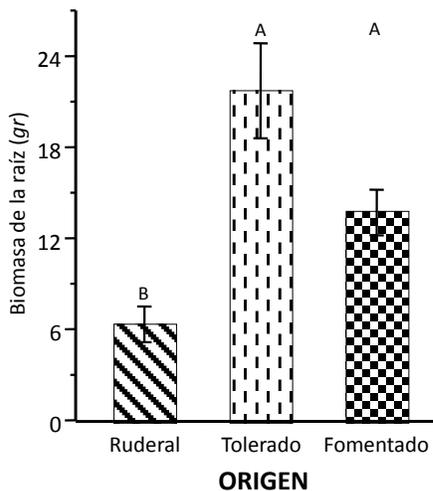


FIGURA 5. Distribución de las medias de la biomasa radicular de las tres poblaciones de *A. cristata*. $N = 57$; $P < 0.0001$; las letras sobre los intervalos indican grupos significativamente diferentes.

Se encontró una correlación positiva entre la biomasa radicular y la adecuación relativa individual (w_i) solo para la población Fomentada, lo que indica que en esta población las plantas con mayor biomasa de raíces mostraron un mayor éxito reproductivo (FIGURA 6).

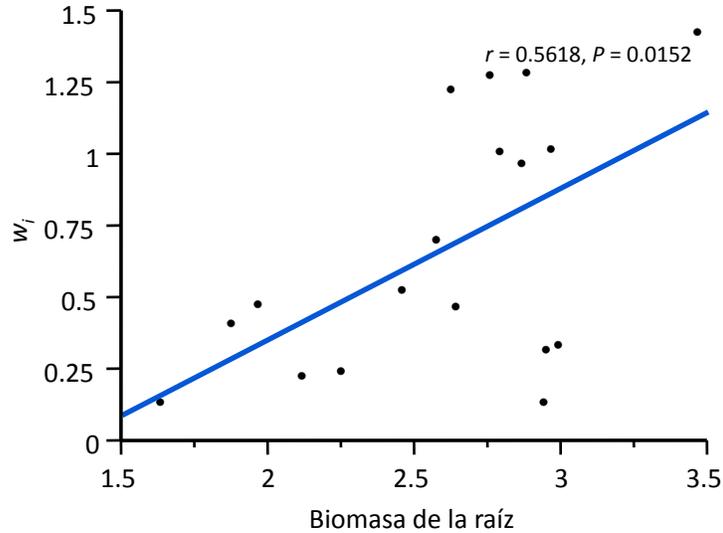


FIGURA 6. Relación entre la adecuación relativa individual (w_i) y la biomasa radicular en la población Fomentada de *A. cristata*.

Las diferencias significativas observadas en la *altura* (TABLA 3) se deben a que el origen Tolerado, presentó las plantas de mayor talla (FIGURA 7).

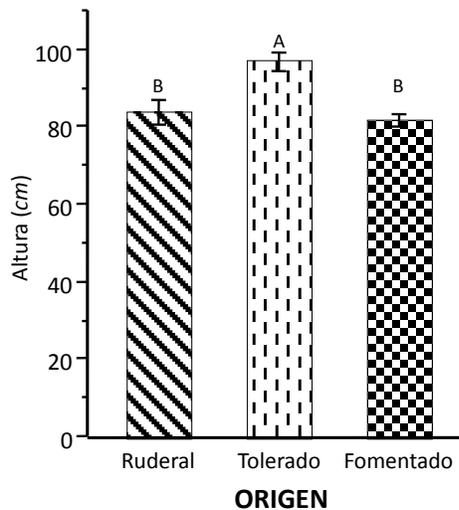


FIGURA 7. Distribución de las medias de la altura de las tres poblaciones de *A. cristata*. $N = 411$; $P < 0.0001$; las letras sobre los intervalos indican grupos significativamente diferentes.

Existen diferencias significativas entre las plantas ruderales, las toleradas y las fomentadas en cuanto al *número de hojas* (TABLA 3). Se puede observar un gradiente, que va de las ruderales con la

menor cantidad de hojas, a las fomentadas, que acumularon la mayor cantidad de hojas durante el tiempo del experimento (FIGURA 8).

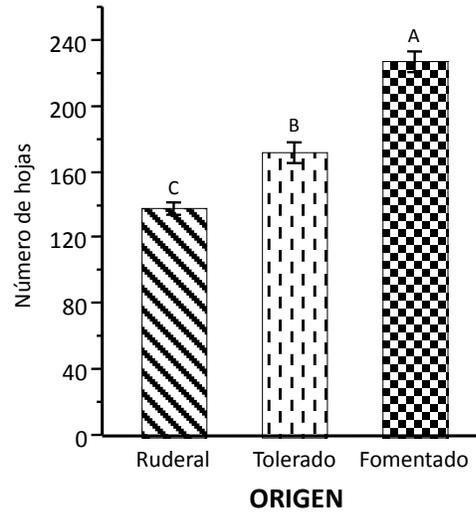


FIGURA 8. Distribución de las medias de la cantidad de hojas acumuladas en las tres poblaciones de *A. cristata*. $N = 411$; $P < 0.0001$; las letras sobre los intervalos indican grupos significativamente diferentes.

Reproducción

En relación a los caracteres asociados con la reproducción, también se encontraron diferencias significativas. El *número de botones* (TABLA 3) presentó un gradiente inverso al de las hojas, pues en este caso las ruderales son las que presentaron el mayor número de botones y las fomentadas presentaron la menor cifra (FIGURA 9).

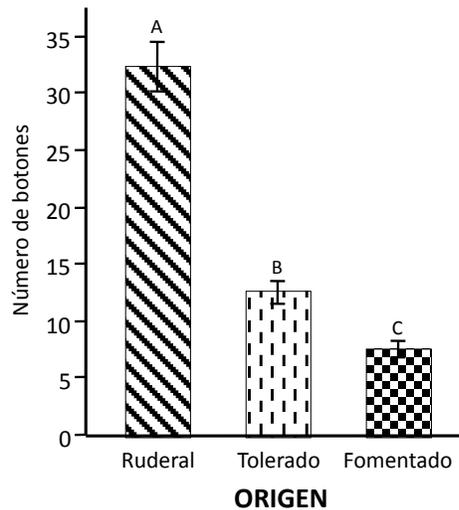


FIGURA 9. Distribución de las medias del número de botones de las tres poblaciones de *A. cristata*. $N = 411$; $P < 0.0001$; las letras sobre los intervalos indican grupos significativamente diferentes.

El *número de flores* también muestra diferencias significativas entre los tres orígenes (TABLA 3), aquí también se observa el gradiente de mayor a menor en el orden Ruderal-Tolerado-Fomentado (FIGURA 10).

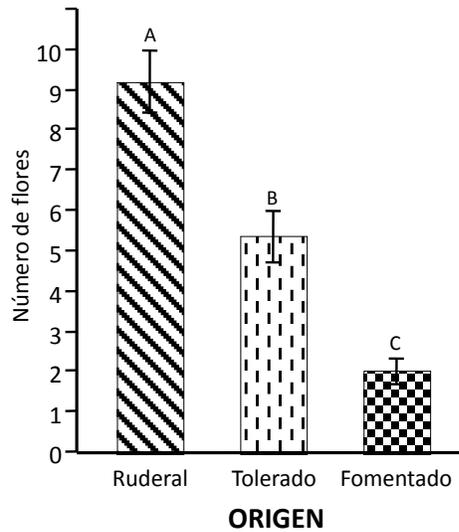


FIGURA 10. Distribución de las medias del número de flores de las tres poblaciones de *A. cristata*. $N = 411$; $P < 0.0001$; las letras sobre los intervalos indican grupos significativamente diferentes.

Las diferencias significativas entre la *cantidad de frutos* están dadas por la población Ruderal (TABLA 3), que tuvo la mayor cantidad; las poblaciones Tolerada y Fomentada presentan poca variación entre ellas (FIGURA 11).

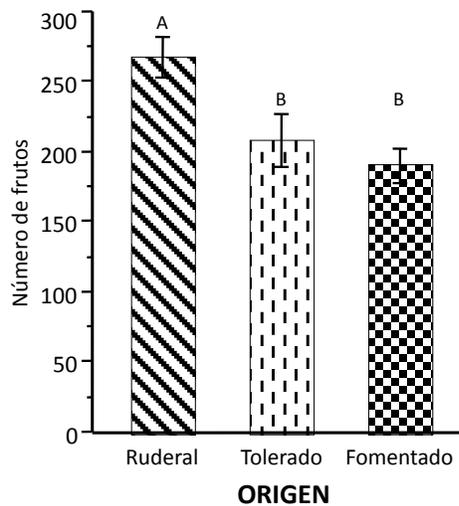


FIGURA 11. Distribución de las medias del número de frutos totales de las tres poblaciones de *A. cristata*. $N = 411$; $P = 0.0003$; las letras sobre los intervalos indican grupos significativamente diferentes.

Sólo el origen Ruderal presentó diferencias significativas en el *tamaño de semilla* con respecto a las demás (TABLA 3). Esta población tuvo el mayor tamaño (FIGURA 12).

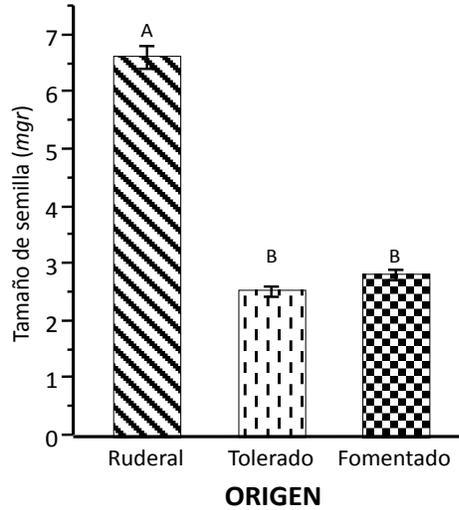


FIGURA 12. Distribución de las medias del tamaño de la semilla de las tres poblaciones de *A. cristata*. $N = 86$; $P < 0.0001$; las letras sobre los intervalos indican grupos significativamente diferentes.

El *área floral*, dada por el área de los pétalos, mostró diferencias significativas entre los orígenes Ruderal y Tolerado-Fomentado (TABLA 3). Las plantas ruderales presentaron la menor área floral con respecto al conjunto de plantas toleradas y fomentadas, que no muestran diferencias mayores entre sí (FIGURA 13).

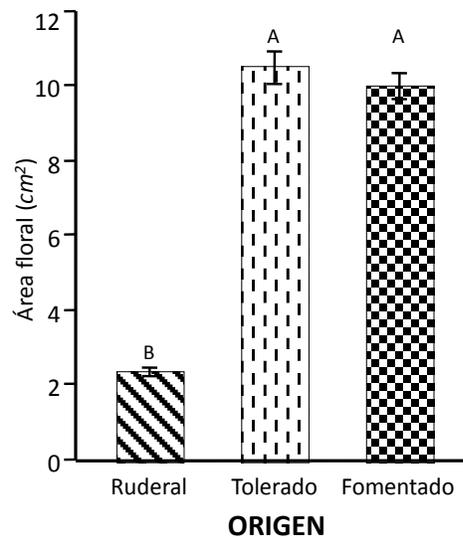


FIGURA 13. Distribución de las medias las áreas florales de las tres poblaciones de *A. cristata*. $N = 60$; $P < 0.0001$; las letras sobre los intervalos indican grupos significativamente diferentes.

Caracteres asociados con mecanismos de defensa

Las diferencias significativas en el número *promedio de tricomas* (TABLA 3), estuvieron dadas por la población Ruderal que tuvo la mayor presencia de éstos; las poblaciones Tolerada y Fomentada presentaron menor número, pero muy similar entre ellas (FIGURA 14).

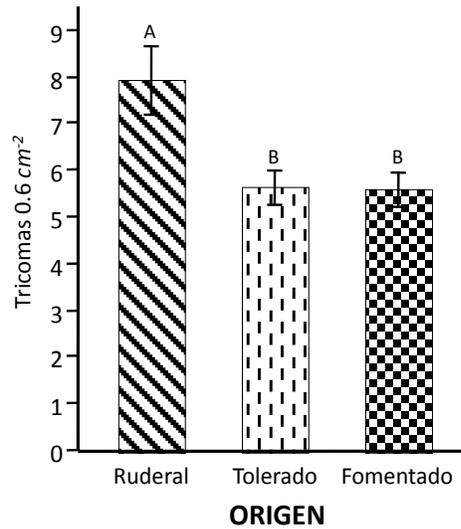


FIGURA 14. Distribución de las medias de tricomas por cada 0.6cm² foliares de las tres poblaciones de *A. cristata*. $N = 85$; $P = 0.0042$; las letras sobre los intervalos indican grupos significativamente diferentes.

En cuanto a la *tasa relativa de incremento* de las hojas, sólo existen diferencias significativas entre las poblaciones Fomentada y Tolerada (TABLA 3 y FIGURA 15).

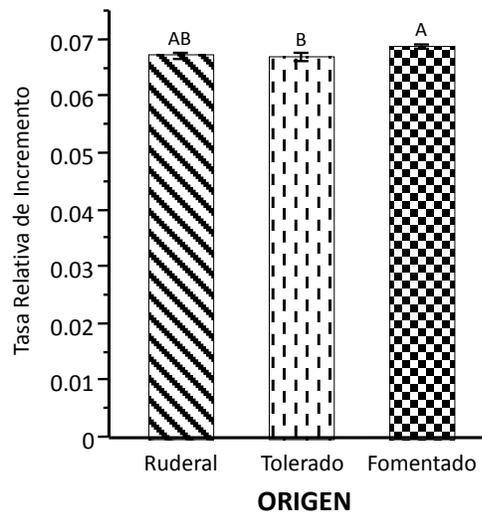


FIGURA 15. Distribución de las medias de la tasa relativa de incremento de las tres poblaciones de *A. cristata*. $N = 412$; $P = 0.0388$; las letras sobre los intervalos indican grupos significativamente diferentes.

En el *área foliar* únicamente hubo diferencias con la población Ruderal, quien tuvo la menor área foliar (TABLA 3), mientras que no hay diferencias entre Toleradas y Fomentadas (FIGURA 16).

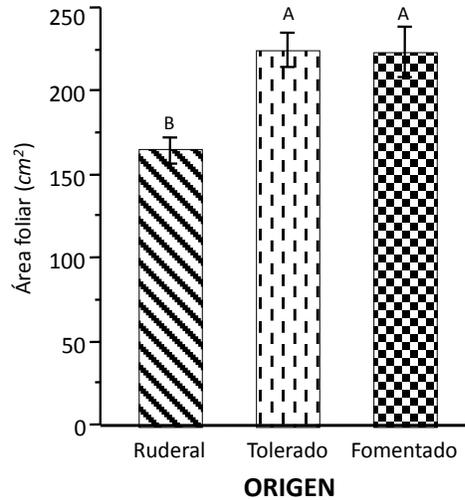


FIGURA 16. Distribución de las medias las áreas foliares de las tres poblaciones de *A. cristata*. $N = 294$; $P < 0.0001$; las letras sobre los intervalos indican grupos significativamente diferentes.

Las diferencias significativas en el *área con herbivoría*, indican que la población Ruderal presentó la menor cantidad de daño por insectos herbívoros (TABLA 3), seguida de la población Tolerada y Fomentada con el mayor daño (FIGURA 17).

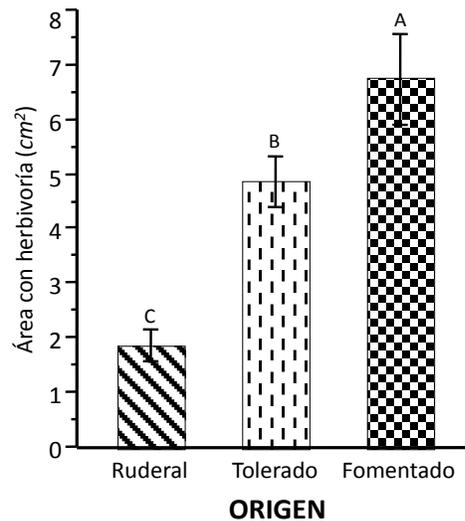


FIGURA 17. Distribución de las medias las áreas dañadas por insectos de las tres poblaciones de *A. cristata*. $N = 294$; $P < 0.0001$; las letras sobre los intervalos indican grupos significativamente diferentes.

Las diferencias significativas en el *daño relativo* están presentes entre las tres poblaciones (TABLA 3). De esta se aprecia un gradiente que va desde las Fomentadas con mayor daño a las Ruderales, con la menor proporción (FIGURA 18).

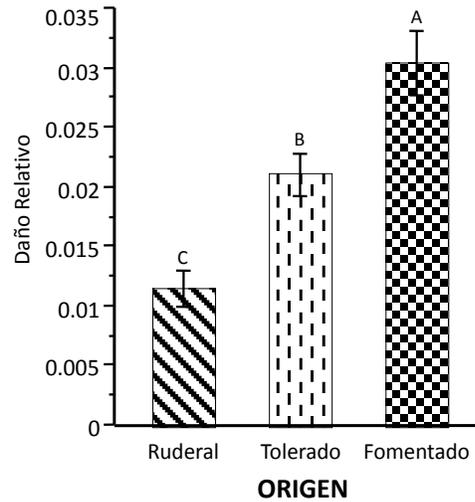


FIGURA 18. Distribución de las medias del daño relativo de las tres poblaciones de *A. cristata*. $N = 294$; $P < 0.0001$; las letras sobre los intervalos indican grupos significativamente diferentes.

Por último, se obtuvieron diferencias significativas en cuanto a la *adecuación relativa individual* (w_i). Las plantas fomentadas presentaron menor adecuación con respecto de las ruderales y toleradas, en las que no existen grandes diferencias (TABLA 3, FIGURA 19).

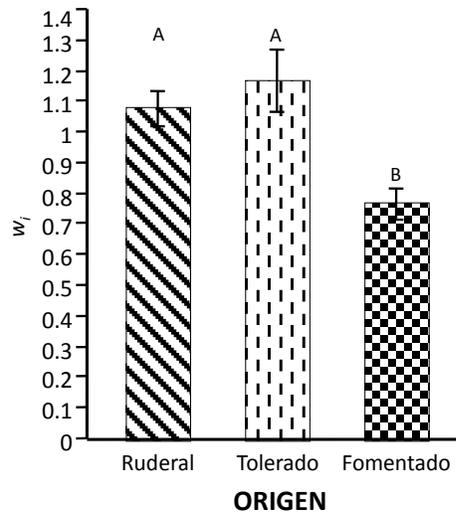


FIGURA 19. Distribución de las medias de la adecuación relativa de las tres poblaciones de *A. cristata*. $N = 411$; $P = 0.0002$; las letras sobre los intervalos indican grupos significativamente diferentes.

TABLA 3. PARÁMETROS ESTADÍSTICOS DE LOS ANOVA								
CARÁCTER/ORIGEN		RUDERAL	TOLERADA	FOMENTADA	N	R ²	F	P
BIOMASA TOTAL	Media	156.702	285.789	188.529	60	0.1013	3.2160	0.0475
	Desv est.	86.543	203.009	74.227				
	Error est.	19.352	45.394	16.598				
BIOMASA RADICULAR	Media	6.4405	21.8115	13.7933	57	0.4464	21.7777	<0.0001
	Desv est.	5.1078	14.0014	6.4419				
	Error est.	1.1718	3.1308	1.5184				
ALTURA	Media	84.0156	96.9833	81.7448	411	0.0624	14.0068	<0.0001
	Desv est.	35.3210	28.2477	18.0857				
	Error est.	3.1220	2.5787	1.5019				
NÚMERO DE HOJAS	Media	138.242	171.958	227.262	411	0.2223	58.3317	<0.0001
	Desv est.	47.9126	66.0700	69.7173				
	Error est.	4.2349	6.0313	5.7897				
NÚMERO DE BOTONES	Media	32.4297	12.6167	7.6483	411	0.2651	73.6012	<0.0001
	Desv est.	24.7945	11.4966	8.7825				
	Error est.	2.1915	1.0495	0.7293				
NÚMERO DE FLORES	Media	9.2109	5.3583	2.0137	411	0.2001	51.0340	<0.0001
	Desv est.	8.7472	7.0063	4.0926				
	Error est.	0.7731	0.6395	0.3398				
NÚMERO DE FRUTOS	Media	268.367	208.096	190.917	411	0.0394	8.3702	0.0003
	Desv est.	161.060	203.096	151.141				
	Error est.	14.236	18.540	12.522				
TAMAÑO DE SEMILLA	Media	6.6142	2.5252	2.8160	86	0.8458	227.6999	<0.0001
	Desv est.	0.9103	0.5462	0.4825				
	Error est.	0.1940	0.0981	0.0840				
ÁREA FLORAL	Media	2.3533	10.5277	10.0379	60	0.9356	414.1357	<0.0001
	Desv est.	0.5249	1.8459	1.6065				
	Error est.	0.1173	0.4127	0.3592				
TRICOMAS PROMEDIO	Media	7.9363	5.6282	6.6117	85	0.1249	5.8560	0.0042
	Desv est.	3.0747	2.1034	2.1350				
	Error est.	0.7247	0.3661	0.3661				
TRI	Media	0.0672	0.0669	0.0688	412	0.0157	3.2754	0.0388
	Desv est.	0.0069	0.0071	0.0059				
	Error est.	0.0006	0.0006	0.0004				
ÁREA FOLIAR	Media	165.381	225.125	223.932	294	0.917	14.7057	<0.0001
	Desv est.	74.615	98.308	149.569				
	Error est.	7.865	9.831	14.666				
HERBIVORÍA	Media	1.8667	4.8732	6.7469	294	0.2320	43.9644	<0.0001
	Desv est.	2.7546	4.6098	8.3991				
	Error est.	0.2903	0.4609	0.8236				
DAÑO RELATIVO	Media	0.0115	0.0210	0.0305	294	0.1772	31.3552	<0.0001
	Desv est.	0.0140	0.0179	0.0257				
	Error est.	0.0014	0.0018	0.0027				
w _i	Media	1.0799	1.1693	0.7683	411	0.0403	8.5849	0.0002
	Desv est.	0.6481	1.1835	0.6082				
	Error est.	0.0572	0.1007	0.0505				

De acuerdo con el Análisis de Componentes Principales, los tres primeros componentes explican el 58.8 % de la variación (TABLA 4). El primer componente principal explica el 28.14 % de la variación y separa una gran proporción de individuos de las poblaciones arvenses en la parte derecha de la gráfica y deja a la mayoría de los individuos de origen Ruderal del lado izquierdo (FIGURA 20). Los eigenvectores muestran que los caracteres con mayor contribución en el primer componente principal son la biomasa radicular, total y aérea (menor cantidad en la población Ruderal). El segundo componente principal explica 20.8 % de la variación y separa a todos los individuos de origen Ruderal en la parte superior-izquierda de la gráfica de los demás, siendo el tamaño de la semilla (menor en las poblaciones arvenses), el área floral (menor en plantas ruderales) y el número de botones (menor en los individuos arvenses) los caracteres más relevantes (TABLA 5).

TABLA 4. EIGENVALORES			
COMPONENTE PRINCIPAL	EIGENVALOR	%	% ACUMULATIVO
1	5.6291	28.1456	28.1456
2	4.1716	20.8582	49.0037
3	1.9618	9.8093	58.8130

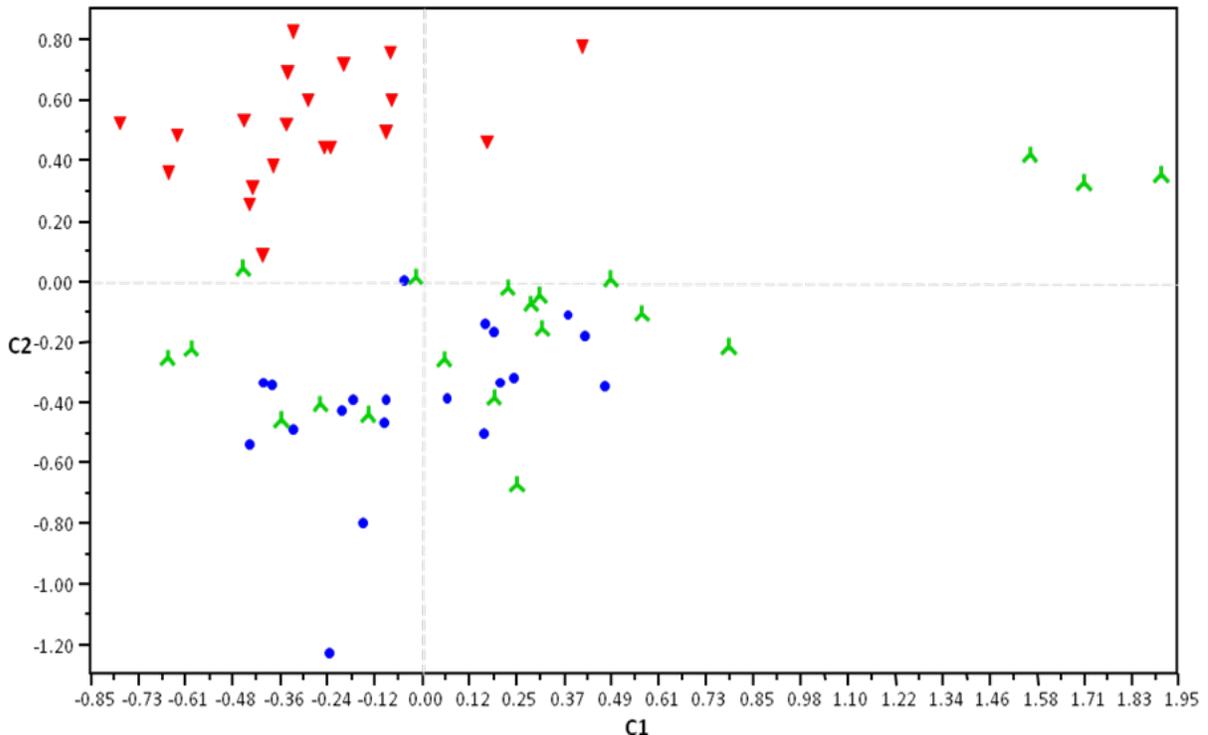


FIGURA 20. Proyección de los individuos de *A. cristata* en el espacio definido por el primer y segundo componente principal.
 Orígenes: (▼) Ruderal; (▲) Tolerado; (●) Fomentado.

TABLA 5. EIGENVECTORES			
CARACTERES	COMPONENTES PRINCIPALES		
	1	2	3
1 Biomasa total (gr)	0.8430	0.0158	0.3013
2 Biomasa aérea (gr)	0.8181	-0.2044	0.2402
3 Biomasa radicular (gr)	0.8540	-0.0015	0.3031
4 Altura (cm)	0.6565	0.4129	-0.1257
5 Número de hojas	0.7395	-0.2089	-0.2018
6 Número de botones	0.3817	0.7350	-0.1985
7 Número de flores	0.7148	0.4360	-0.0050
8 Número de frutos	0.7905	0.3918	-0.2913
9 Semillas por fruto	0.0734	-0.2089	0.2486
10 Tricomas 0.6 cm ⁻²	-0.1402	0.3690	-0.4069
11 TRI	0.0631	-0.0994	-0.4890
12 Área floral (cm ²)	0.4039	-0.7681	0.1139
13 Área foliar (cm ²)	0.0923	-0.4263	0.1129
14 Área con herbivoría (cm ²)	0.0268	-0.6069	-0.6131
15 Daño Relativo	0.0805	-0.6293	-0.6273
16 Adecuación relativa individual (w _i)	0.7905	0.3918	-0.2913
17 Tamaño de semilla (mgr)	-0.4079	0.7853	-0.1335
18 Color del tallo (0: no distinguible, 1: verde, 2: rojo)	-0.0085	0.1577	0.1411
19 Presencia de patógenos y herbívoros (0: ausentes; 1: presentes)	0.0616	-0.0913	-0.3956
20 Abundancia de tricomas (0: ausente; 1: evidente)	-0.5076	0.7107	0.0011

El Análisis de Funciones Discriminantes proporciona una mejor resolución y muestra tres grupos estadísticamente diferentes con respecto al grado de manejo (TABLA 6). La primera función discrimina todas la plantas ruderales de las demás, mientras que la segunda función separa a los individuos tolerados de los fomentados (FIGURA 21). En general, el 95% de las plantas se encuentran correctamente clasificadas. No hay errores de clasificación para el origen Ruderal, dos individuos de origen Tolerado se encuentran mal clasificados, mientras que un individuo de origen Fomentado se encuentra mal clasificado (TABLA 7). Los caracteres más relevantes para la separación del origen Ruderal son el tamaño de la semilla, el área floral y foliar. Los caracteres más importantes para discriminar el origen Fomentado del Tolerado son la altura, el daño relativo y el número de flores (TABLA 8).

TABLA 6. ANÁLISIS DE FUNCIONES DISCRIMINANTES				
FUNCIÓN DISCRIMINANTE	EIGENVALORES	% DE VARIANZA	% ACUMULATIVO	CORRELACIÓN CANÓNICA
1	28.594	96.0	96.0	0.983
2	1.179	4.0	100	0.736
FUNCIONES DERIVADAS	LAMBDA DE WILKS	Chi-CUADRADA	g.l.	SIGNIFICANCIA
1 a 2	0.016	195.815	30	0.000
2	0.459	36.599	14	0.001

TABLA 7. CLASIFICACIÓN DE LOS INDIVIDUOS EN LAS POBLACIONES DE ACUERDO AL ANÁLISIS DISCRIMINANTE

GRUPOS ACTUALES	GRUPOS PREDICHOS							
	RUDERAL		TOLERADO		FOMENTADO		TOTAL	
	#	%	#	%	#	%	#	%
Ruderal	20	100	0	0	0	0	20	100
Tolerado	0	0	18	90	2	10	20	100
Fomentado	0	0	1	5	19	95	20	100

TABLA 8. IMPORTANCIA DE LOS CARACTERES EN LA CLASIFICACIÓN DE LAS POBLACIONES

CARÁCTER	FUNCIÓN 1	FUNCIÓN 2
Biomasa total (gr)	-0.047	0.322
Biomasa aérea (gr)	-0.042	0.314
Biomasa radicular (gr)	-0.107	0.350
Altura (cm)	0.018	0.421
Número de hojas	-0.102	-0.121
Número de botones	0.084	0.249
Número de flores	0.005	0.353
Número de frutos	0.009	0.194
Semillas por fruto	-0.022	0.104
Tricomas 0.6 cm ⁻²	0.081	-0.096
TRI	-0.024	-0.179
Área floral (cm ²)	-0.488	0.233
Área foliar (cm ²)	-0.043	-0.011
Área con herbivoría (cm ²)	-0.073	-0.289
Daño Relativo	-0.110	0.421
Adecuación relativa individual (w _i)	0.009	0.194
Tamaño de semilla (mgr)	0.503	-0.192

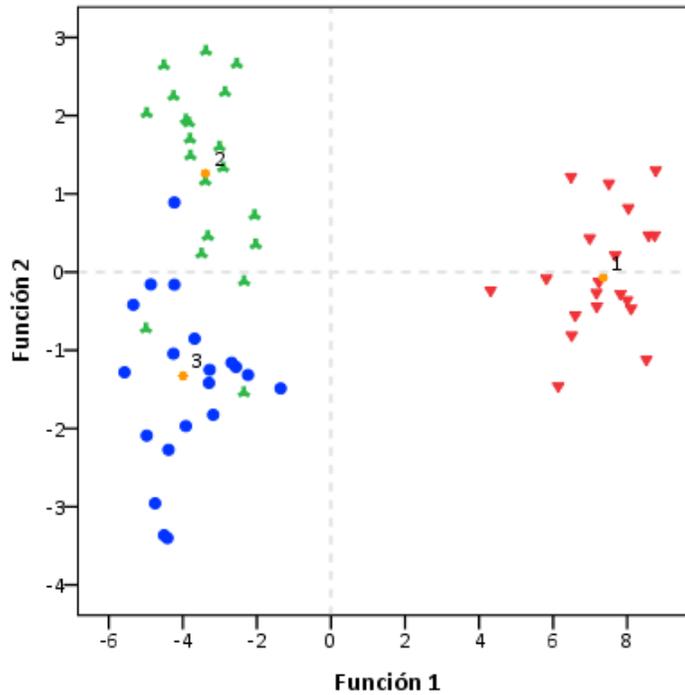


FIGURA 21. Análisis de Funciones Discriminantes. Clasificación de los individuos de *A. cristata* de acuerdo al grado de manejo. Orígenes: (▼) Ruderal; (▲) Tolerado; (●) Fomentado; (★) Centroides del grupo.

Diferencias en la sobrevivencia de los individuos

Los resultados de la prueba de bondad de ajuste indican que existen diferencias en la sobrevivencia de individuos a través del segundo (B: $P= 0.0004$), tercer (C: $P= 0.0028$) y cuarto (D: $P= 0.0017$) censos entre las tres poblaciones. Se halló un gradiente que va desde las ruderales, con menor porcentaje de sobrevivencia, seguido de plantas toleradas hasta llegar a las fomentadas con el mayor porcentaje de sobrevivencia al final del experimento (FIGURA 22).

Variación en la germinación

Con base en los datos obtenidos con el experimento de germinación, se hizo una gráfica donde se puede apreciar el porcentaje de germinación para cada población a través de 24 días. En general, la germinación es baja (menor al 6%). Sin embargo, existen diferencias entre las tres poblaciones. La población Tolerada presentó el mayor porcentaje de germinación a lo largo del tiempo, seguida por la población Ruderal y finalmente, la Fomentada con el menor porcentaje (FIGURA 23).

Variación fenológica

Las plantas de origen Ruderal comenzaron a producir botones y frutos 24 días antes que las plantas de los dos orígenes restantes, así como también una mayor cantidad de éstos. En tanto que en los orígenes Tolerado y Fomentado la producción de las estructuras reproductivas fue más abrupta (FIGURA 24).

La prueba de bondad de ajuste corrobora el patrón observado en la gráfica. Para el caso de los botones las diferencias se encuentran a partir del segundo censo (B: $P= <0.0001$), cuando hay mayor presencia en el origen Ruderal y menor en el Tolerado-Fomentado. Para el tercer y cuarto censo (C y D: $P= <0.0001$) el gradiente es Ruderal<Tolerado<Fomentado. En las flores las diferencias comienzan también en el segundo censo (B: $P= 0.0027$) con fomentadas y toleradas con menor cantidad y ruderales con más flores. Del mismo modo que con los botones, el tercer y cuarto censo (C y D: $P= <0.0001$) mantiene el gradiente antes descrito. Los frutos presentan exactamente la misma tendencia que los botones y flores (B: $P= 0.0008$; C y D: $P= <0.0001$) (FIGURA 24).

Análisis Bromatológico

Los resultados obtenidos a partir del análisis bromatológico, indican que existen diferencias en los componentes nutrimentales entre las tres poblaciones de *Anoda cristata*. En general, la población Fomentada presentó los porcentajes más grandes de cenizas, proteínas, nitrógeno y grasa (siendo los

componentes que tienen un mayor valor nutricional en la dieta), en contraste con las ruderales con el mayor porcentaje de fibras, celulosa, lignina y sílice (principales componentes que dan estructura, soporte y protección física). La población Tolerada, mostró un patrón intermedio entre estos componentes y presentó la mayor cantidad de materia seca, extracto libre de nitrógeno y contenido celular (TABLA 9).

TABLA 9. ANÁLISIS BROMATOLÓGICO			
COMPONENTE (%)	RUDERAL	TOLERADA	FOMENTADA
MATERIA SECA	1.2119	1.6772*	1.4903
CENIZAS	13.693	7.3684	16.4245
PROTEÍNA CRUDA	22.11	24.7065	28.3275*
NITRÓGENO	3.538	3.953	4.5325*
GRASA CRUDA	3.0091	3.6696	4.34
FIBRA CRUDA	10.776	9.1066	9.2682
EXTRACTO LIBRE DE N	49.1997	53.4715	40.1492
FDN	41.3427	39.5386	46.4646
FDA	31.6712	13.434	14.3971
CONTENIDO CELULAR	58.6572	60.4613	53.5353
HEMICELULOSA	9.6715	26.1046	32.0674
CELULOSA	22.369	4.3778	4.928
LIGNINA	21.915	8.2432	8.8222
SÍLICE	2.1277*	0.8129	0.6469

* indican las variables respaldadas por diferencias significativas (materia seca $P = 0.0069$; proteína cruda $P = 0.001$; nitrógeno $P = 0.001$; sílice $P = 0.0137$).

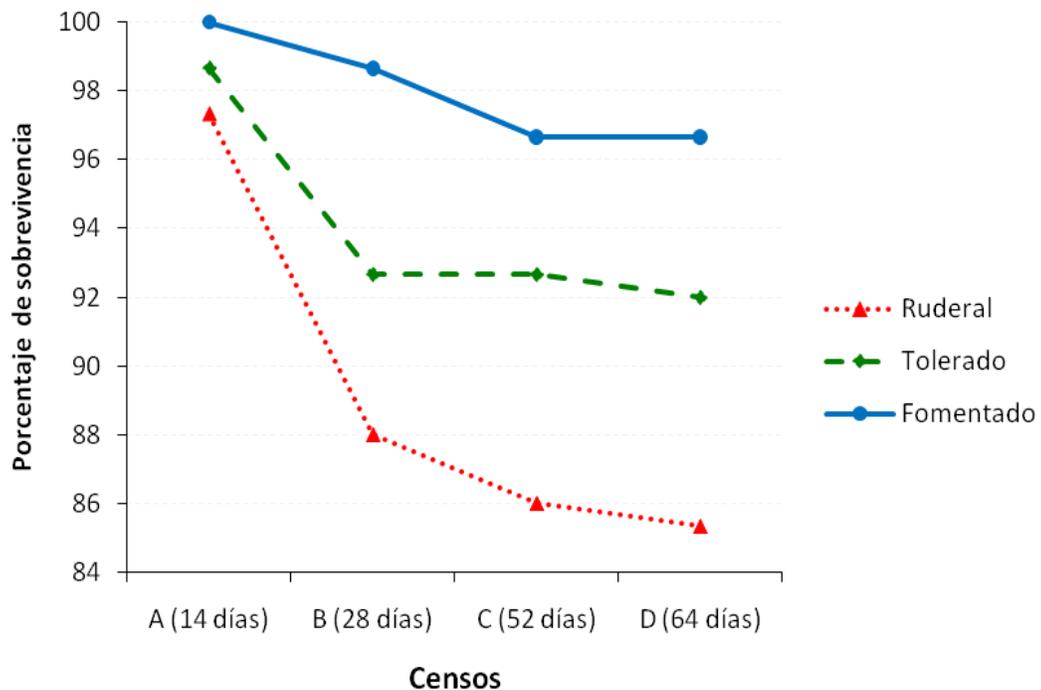


FIGURA 22. Diferencias en la sobrevivencia a través de los cuatro censos en las poblaciones de *A. cristata*. Al final del experimento $N = 411$ ($n_{Ruderal} = 128$; $n_{Tolerado} = 138$; $n_{Fomentado} = 145$)

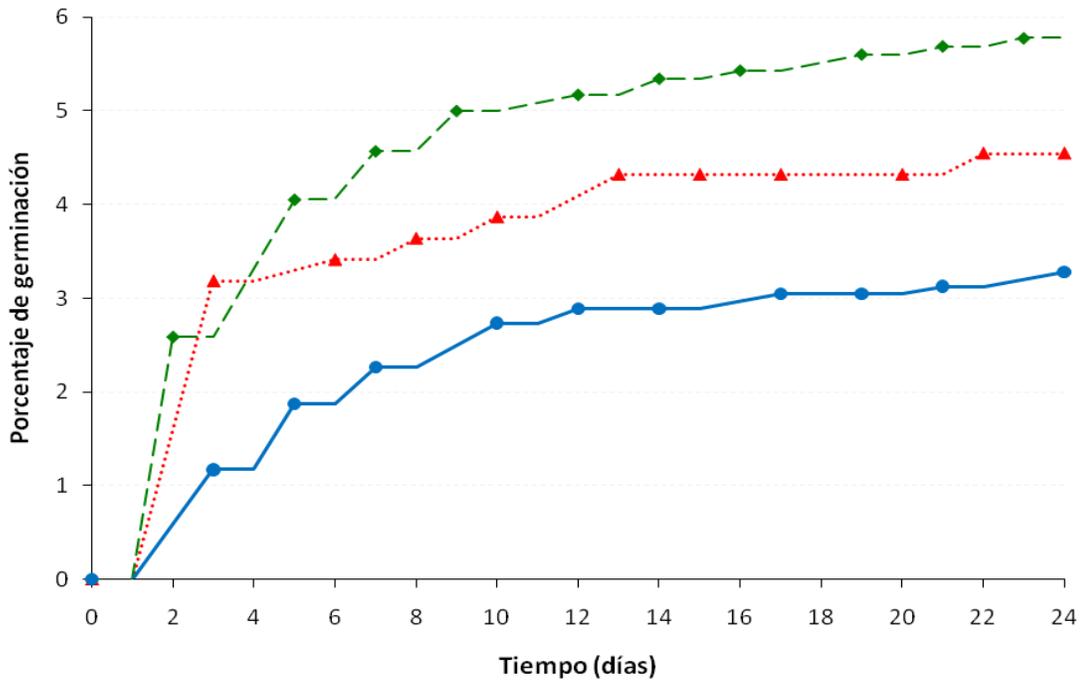


FIGURA 23. Tendencias de los porcentajes de germinación en tres poblaciones con distinto grado de manejo de *A. cristata*.
Orígenes: (▲) Ruderal; (◆) Tolerado; (●) Fomentado.

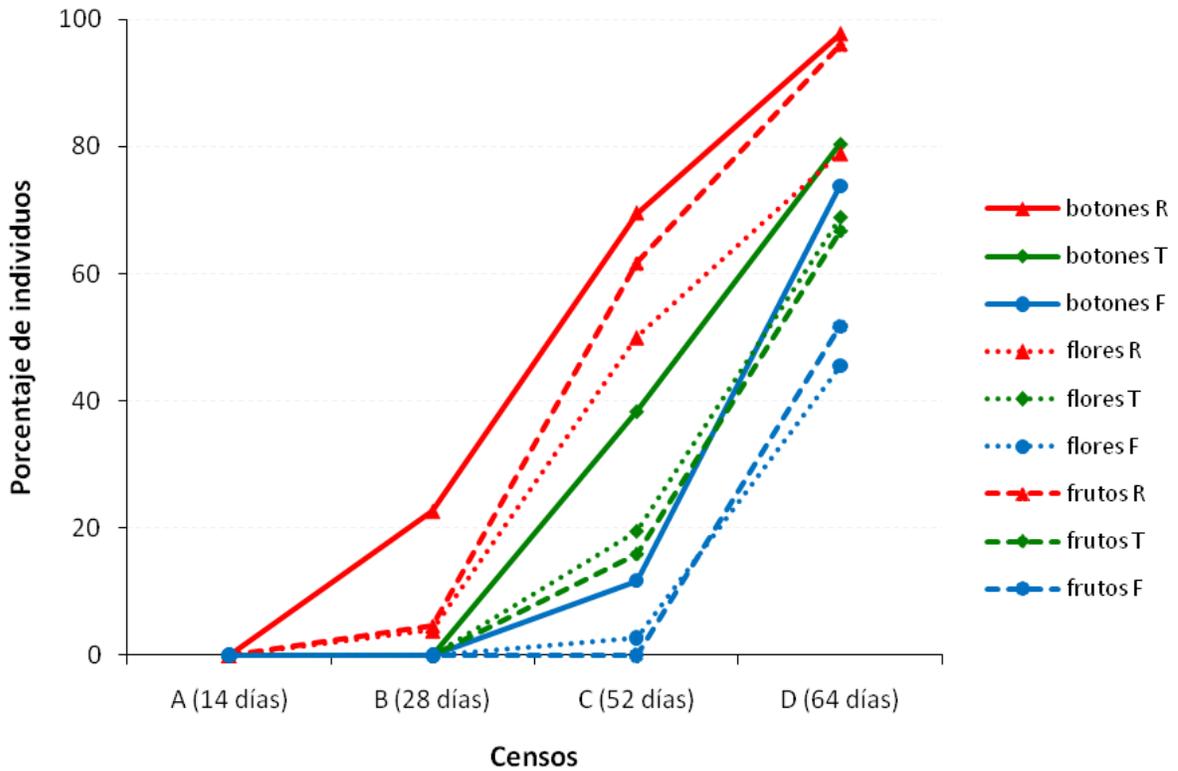


FIGURA 24. Fenología en tres poblaciones con distinto grado de manejo en *A. cristata*.

Mecanismos de Defensa entre Poblaciones

Herbívoros

A lo largo del tiempo en el que se estableció el experimento se observaron seis grupos de insectos ejerciendo algún tipo de daño en los individuos de *A. cristata*: áfidos y chinches (Hemiptera), chapulines (Orthoptera), hormigas (Hymenoptera), escarabajos (Coleoptera), larvas de mariposa (Lepidoptera) y minadores de la hoja (Diptera). Los áfidos y chinches se encontraron cerca de la unión de las ramas con el tallo principal, así como en las yemas y el envés de las hojas nuevas de los individuos del origen Fomentado. Los chapulines, minadores, escarabajos y larvas se hallaron sobre las hojas y consumiendo los pétalos, estambres y polen de las plantas pertenecientes a los orígenes Fomentado y Tolerado. Las hormigas se localizaron únicamente cortando hojas de individuos de origen Ruderal; también, se observaron huevecillos de insectos auquenorrincos (Hemiptera) en el envés de muchas hojas pertenecientes a esta población (ANEXOS).

Componentes de la Resistencia

El 98.2 % de los individuos analizados fueron dañados por herbívoros. Todas las plantas de la población Fomentada resultaron dañadas, seguidas por la Tolerada con el 99 % y la Ruderal con el 95.6 %. El área consumida por herbívoros osciló entre el 0 y el 16.5 % con respecto al área foliar total (FIGURA 25). Sin embargo, el daño relativo encontrado fue muy bajo. En promedio la población Ruderal tuvo 1.15 %, la Tolerada 2.11 % y la Fomentada 3.05 %.

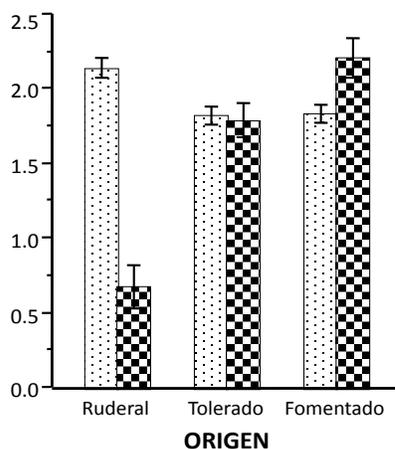


FIGURA 25. Medias del área con herbivoría y la cantidad de tricomas para los tres orígenes de *A. cristata*. La gráfica se muestra en escala logarítmica. (±) EE; (·) Tricomos 0.6 cm⁻²; (■) área con herbivoría

Se encontró una correlación negativa entre el número de tricomas y el daño relativo (*DR*), indicando que las plantas con mayor cantidad de tricomas sufren menor ataque por herbívoros. El

análisis por Origen muestra que la población Ruderal presentó en promedio mayor número de tricomas/área y tuvo el menor daño relativo (TABLA 10, FIGURA 26).

TABLA 10. CORRELACIÓN FENOTÍPICA				
X_1	X_2	r	N	P
w_i	DR	-0.0410	84	0.7110
TRICOMAS	w_i	0.1603	84	0.1454
TRICOMAS	DR	-0.3782	84	0.0004
TRI	w_i	0.0685	84	0.5359
TRI	DR	0.2013	84	0.0663
TRI	TRICOMAS	0.1055	84	0.3393

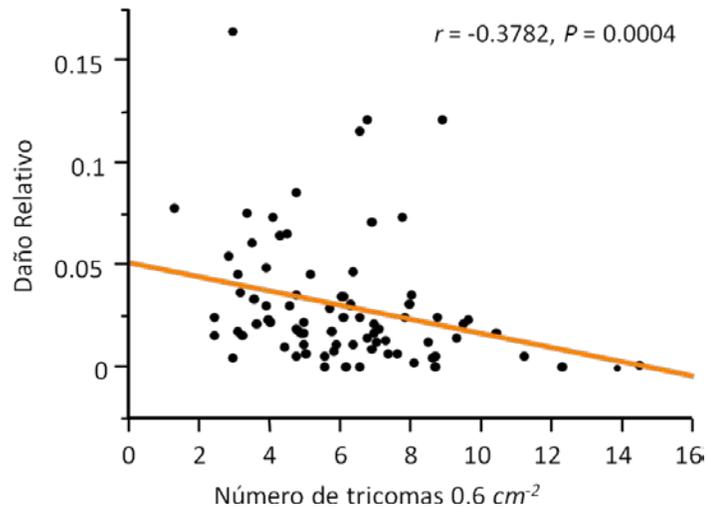


FIGURA 26. Relación entre el DR y la cantidad de tricomas en *A. cristata*.

Patrones de selección entre poblaciones

A nivel fenotípico, se encontró un patrón de selección positivo sólo en la TRI para las tres poblaciones. Para este carácter, el ANCOVA revela diferencias significativas en los patrones de selección entre poblaciones (*Origen*TRI*: $F = 6.6911$; $P = 0.0014$) (TABLA 11). La comparación de la magnitud de los patrones de selección entre poblaciones indican que el origen Tolerado tiene la mayor pendiente y difiere significativamente de Ruderal ($F = 6.6125$; $P = 0.0080$) y Fomentado ($F = 10.8041$; $P = 0.0048$) (FIGURA 27). Mientras que no hay diferencias entre Ruderal y Fomentado ($F = 4.2030$; $P = 0.6498$).

TABLA 11. ANCOVA FENOTÍPICO				
FUENTE DE VARIACIÓN	gl	SC	F	P
Origen	2	16.4045	11.2407	<0.0001
TRI	1	5.5707	7.6344	0.0061
Resistencia general	1	0.4976	0.6820	0.4096
Origen*TRI	2	9.7649	6.6911	0.0014
Origen*resistencia general	2	1.2120	0.8305	0.4369
Error	282	205.7746		
Total	290	236.5679		

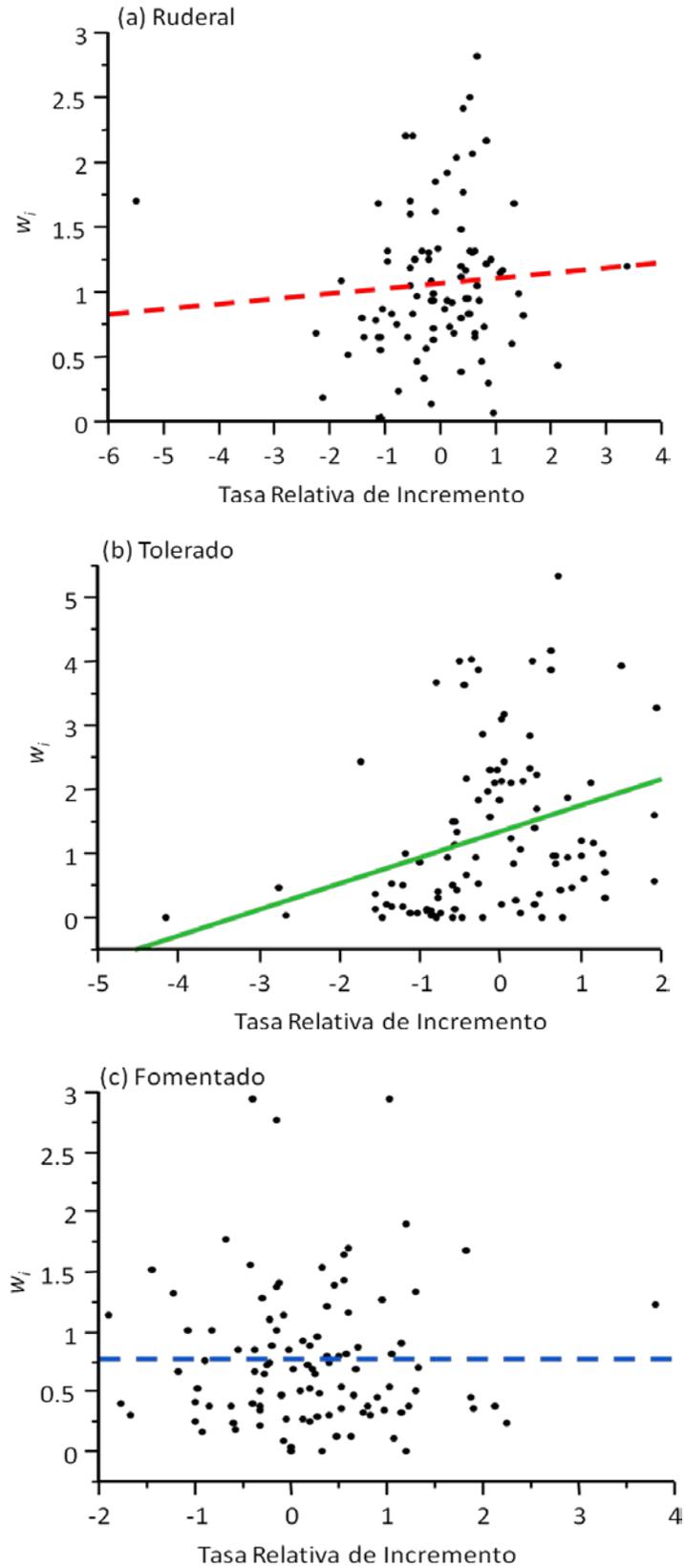


FIGURA 27. Relación a nivel fenotípico entre la adecuación relativa individual (w_i) y la TRI en las tres poblaciones de *A. cristata*. La línea continua señala una relación significativa ($r = 0.2804$; $P = 0.0009$), en tanto que las líneas punteadas señalan análisis no significativo.

DISCUSIÓN

Variación Fenotípica y su Relación con el Manejo de las Poblaciones

El uso tradicional que la gente realiza de *Anoda cristata*, así como el manejo de las poblaciones, ha derivado en una diferenciación morfológica de las mismas. Los reportes previos (Casas y Caballero, 1995; Casas *et al.*, 1994, 1996, 2007), así como los resultados obtenidos en el presente estudio sobre las diferencias entre individuos “macho” y “hembra” sustentan esta afirmación. Esto ha llevado a que la gente no sólo reconozca atributos morfológicos y fisiológicos asociados a cada uno de los morfotipos, sino que también establecen relaciones ecológicas entre los morfotipos con determinadas características del ambiente. Así, las poblaciones Ruderales están conformadas principalmente por “alaches machos”, las cuales se desarrollan principalmente a las orillas de los caminos y en vegetación perturbada. Las Toleradas están conformadas por una combinación de individuos “machos y hembras” y crecen dentro de los campos de cultivo, siendo removidos los primeros. Las poblaciones Fomentadas están constituidas principalmente por “alaches hembras” y son promovidas a manera de hortalizas en pequeñas parcelas de cultivo. Esta expresión de los atributos de interés a nivel fenotípico muestra el efecto de la selección humana para favorecer ciertas características relacionadas directamente con el consumo de las hojas, así como también de otros atributos correlacionados que juegan un papel en el desempeño ecológico de los individuos en su hábitat correspondiente.

El mayor número de hojas y *TRI* en la población Fomentada están directamente relacionados con el hecho de que es la parte que se consume y en la cual se basa la selección intencional de la gente. Esto se ha reportado en estudios previos realizados con ésta y otras especies de quelites (Vázquez, 1991; Mapes *et al.*, 1996, 1997 y 1998; Rendón, 2000; Blanckaert, 2007; Casas *et al.*, 2007; Díaz-Guillén, 2009). Mondolot *et al.* (2008 y citas dentro) aseguran que la producción de hojas es un componente importante de la asignación de recursos cuando ocurre selección humana. Así, algunos rasgos para aumentar la tasa de adquisición de recursos de la hoja son: un incremento en el área foliar específica, bajo contenido de materia seca, alto contenido de nitrógeno y una baja relación carbono/nitrógeno. Al comparar estos resultados con estudios previos donde se analizan poblaciones creciendo en ambientes contrastantes (ruderal y agrohábitat), en general se reportan respuestas plásticas para caracteres vegetativos y reproductivos siendo mayor la respuesta de diferentes rasgos en el agrohábitat. En algunos casos la heterogeneidad del agrohábitat (*e.g.* pendiente, concentración de abonos, humedad del suelo) puede favorecer la expresión de la variación genética, mientras que

en otros la limita (Hermanutz y Weaver, 1996; Rendón, 2000; Leiss y Müller-Schärer, 2001). En este sentido, el resultado del manejo si bien muestra una respuesta al agrohábitat, manifiesta que es más importante el papel que ha jugado la selección humana en la diferenciación de las poblaciones.

Por el contrario, la menor producción de botones, flores y frutos en la población Fomentada se debe a una posible inversión de energía a la parte vegetativa más que a la reproductiva (“*tradeoff*”). También puede ser que las plantas que se encuentran en agrohábitats (*e.g.* toleradas y fomentadas) al tener mayor disponibilidad de recursos, desarrollan estrategias de almacenamiento y por ende, esto produce un retraso en la producción de estructuras reproductivas (Mondolot *et al.*, 2008). Al mismo tiempo, invierten menos de estos recursos para la defensa y, por lo tanto, dependen de la protección que les brinda el ser humano (Rindos, 1980, 1984; Pickersgill, 2007). Esto se ha reportado en estudios previos realizados con esta misma especie (Díaz-Guillén, 2009) y otras tales como “pápalo”, “maíz”, “amaranto” y “quintoniles” (Vázquez, 1991; Rosenthal y Dirzo, 1997; Mapes *et al.*, 1996, 1997 y 1998).

Si bien se reportó uso de la flor con fines medicinales, este es ocasional, por lo que no existe una selección directa para su obtención. Sin embargo, se detectó variación entre poblaciones, particularmente entre la Tolerada y Fomentada con la Ruderal. Esto indica que es una característica correlacionada. Los cambios en los rasgos florales no seleccionados conscientemente por la gente no han sido reportados en otros estudios. Hasta el momento, todos los estudios que han medido dichos rasgos mencionan un incremento en el tamaño de algunos caracteres florales, pero en todos los casos siempre está relacionado con el uso del fruto o semilla (Lush y Evans, 1981; Bretting, 1986; Casas y Caballero, 1996; Gepts y Papa, 2002; Alonso-Blanco *et al.*, 2005; Casas *et al.*, 2007; Blancas *et al.*, 2009; Ortiz *et al.*, 2010). Sin embargo, en el caso de *A. cristata* este cambio correlacionado podría explicarse con lo reportado hasta el momento en quelites y otras arvenses. Esto es, el hecho de que se asignan más recursos a la parte vegetativa en etapas tempranas del desarrollo, pero una vez que inicia la etapa reproductiva la asignación de lo almacenado va dirigido a la producción de estructuras reproductivas (Mapes *et al.*, 1997). De esta manera al retrasarse la reproducción, las flores que se producen son menos abundantes, pero más grandes, que tienen la ventaja de atraer certeramente a los polinizadores y tener un mayor éxito reproductivo (Vogel, 1996). Otra posible explicación es que los polinizadores, en los ambientes humanos, han seleccionado flores más grandes (Fornoni *com. pers.*).

Si bien el tamaño floral presenta esta tendencia entre poblaciones Ruderal y arvenses, esto no ocurre en las semillas, en donde el patrón es inverso (Ruderal, semillas grandes vs. arvenses, semillas

pequeñas). En general, el tamaño de la semilla es una medida ampliamente aceptada de su calidad, de manera que semillas más grandes favorecen el establecimiento, la sobrevivencia y el crecimiento de las plántulas (Lehtilä y Ehrlén, 2005). Sin embargo, en las plantas domesticadas para granos (e.g. “maíz”, “frijol”, “cebada”) el cambio en el tamaño de las semillas está directamente relacionado con la selección. Esta tendencia no se observa en el caso de *A. cristata*. Los resultados obtenidos no presentan un patrón definido. Por un lado, los datos reportados por Rendón (2000) y Díaz-Guillén (2009) en poblaciones del Estado de México, muestran que el mayor peso promedio de semilla se obtuvo en las poblaciones arvenses en comparación con las ruderales. Este comportamiento ha sido reportado por Leiss y Müller-Schärer (2001) para poblaciones de *Senecio vulgaris* L. creciendo en agrohábittats, las cuales mostraron una mayor asignación de recursos que aquellas creciendo en ambientes ruderales. Estos datos sugieren que el tamaño de la semilla y la flor son caracteres indirectamente relacionados con la forma de manejo, pues no hay una selección directa a estos caracteres. De este modo, los beneficios indirectos brindados por el agrohábittat (e.g. abono, humedad, remoción de competidores) probablemente se reflejan en el mayor tamaño de semillas en las poblaciones arvenses.

Diversos autores señalan que cuando el proceso de domesticación es incipiente, las poblaciones tienden a presentar estrategias muy cercanas con sus parientes silvestres (Harlan, 1965; Rindos, 1980, 1984; Rosenthal y Dirzo, 1997; Rendón, 2000; Pickersgill, 2007). Por lo que, si la tendencia de las poblaciones ruderales es la mayor asignación de recursos a la reproducción y el proceso de selección no es muy intenso en las poblaciones arvenses, el patrón se cumple para las poblaciones arvenses de *A. cristata* en el Estado de México, las ruderales de Guerrero y para las de *S. vulgaris* en distintos hábitats.

El desfase fenológico mostrado entre las diferentes poblaciones corrobora los resultados previos. Las plantas ruderales comenzaron la producción de estructuras reproductivas muy tempranamente, presentándose mayor cantidad de flores en poco tiempo. Esto determinó un desfase en la fenología y una menor probabilidad de entrecruzamiento con las dos poblaciones arvenses (Tolerada y Fomentada). Rindos (1980), señala que entre las plantas anuales (ruderales), existe una presión hacia la producción precoz de flores para disminuir el tiempo en el que la planta es susceptible al daño. Es decir, acelerar la reproducción y disminuir el estadio vegetativo, lo que podría estar confirmando que el manejo está generando diferencias en los tiempos fenológicos entre poblaciones, pues la población Ruderal al encontrarse históricamente en ambientes menos homogéneos que los agronómicos

(Rendón, 2000; Leiss y Müller-Schärer, 2001), podría tener esta adaptación local contenida a nivel genético (Nuismer y Gandon, 2008).

En el caso de la población Tolerada, que se encuentra en un grado intermedio, podía estar reflejando los resultados de una menor presión de selección ejercida por la gente, que se refleja en una mayor variación en el tiempo de producción de estructuras reproductivas. Estos datos coinciden con lo reportado por Mapes *et al.* (1997) con los “amarantos” (*Amaranthus* L. spp.) quienes encontraron que las variedades usadas como verdura producen más partes vegetativas y menos reproductivas, mientras que en las usadas para la producción de grano ocurre lo inverso. Existe una tendencia de las razas seleccionadas para verdura a permanecer por un mayor tiempo en estado vegetativo y por tanto su ciclo de vida es más largo. Sin embargo, los tiempos en los que comienza la reproducción varían aún entre estos quelites y algunos coinciden con los productores de grano (lo cual es reflejo del uso y manejo de las poblaciones). En contraste, Vázquez (1991) reporta para el “pápaloquelite” (*Porophyllum ruderale* (Jacq.) ssp. *macrocephalum* (DC.) Johnson) la reducción de la duración del ciclo de vida de las formas cultivadas. Esto pudiera deberse a que en este caso existen metabolitos secundarios que reducen el tiempo para el consumo humano por lo que el ciclo de vida en general se reduce, pero la relación de la biomasa vegetativa y reproductiva se conserva.

La comparación de los resultados obtenidos en el presente estudio con aquellos reportados por Rendón y Núñez-Farfán (2001) para el Estado de México, mostraron que la población arvense comenzó la reproducción (botones y frutos) antes que la población ruderal, aún creciendo en los dos ambientes (campo de cultivo y bosque). Sin embargo, al final del experimento, las plantas ruderales produjeron mayor cantidad de frutos y el período reproductivo fue más corto.

En esta dirección, el análisis de la biomasa es acorde con los resultados previos de fenología. La población Tolerada presentó la mayor altura y biomasa total. Probablemente esto se deba a que a pesar de localizarse en un ambiente relativamente homogéneo (Harlan, 1975; Rindos, 1980, 1984; Rendón, 2000; Leiss & Müller-Schärer, 2001), se encuentra en constante competencia por recursos (*e.g.* agua, minerales, luz, espacio) no solo con el cultivo principal (*e.g.* “maíz” u hortalizas), sino también con otras especies de arvenses que pueden ser o no aprovechadas por los agricultores. Tilman (citado por Li y Watkinson, 2000) señala que el incremento de la disponibilidad de nutrimentos (agrohábitat) conduce a un incremento en biomasa de brotes y consecuentemente en competencia. En la misma tendencia, Hickman (1975) sugiere que es ventajosa una mayor asignación de recursos a las hojas y tallos bajo condiciones de competencia, con el fin de incrementar la habilidad de interceptar luz. Así, la asignación de biomasa disminuye en las estructuras reproductivas

y aumenta en las estructuras competitivas (Weiner, 2004). Las ideas anteriores junto con nuestros resultados podrían estar explicando una mayor asignación al almacén (biomasa) y crecimiento en la población Tolerada.

Li y Watkinson (2000) realizaron un estudio comparativo con “zanahoria” y una arvense (*Daucus carota* L. y *Chenopodium album* L., respectivamente) en un gradiente de nutrimentos, encontraron que la tendencia de la arvense es a un mejor desempeño (medido en biomasa) que la “zanahoria” en los extremos del gradiente. Esto confirma que las arvenses (“malezas”) tienen una mejor eficiencia en el uso de los nutrimentos disponibles que los cultivos y por ende que se desempeñan mejor en ambientes distintos aún cuando exista competencia.

Las poblaciones Tolerada y Fomentada comparten la mayor biomasa radicular. Casas *et al.* (2007) y Rendón (*com. pers.*), reportan para la región de La Montaña de Guerrero, la propagación vegetativa de *A. cristata* a través de trozos de raíces cuando se realiza el barbecho de las parcelas para la siembra del siguiente ciclo agrícola. Dado que diferentes patrones de asignación son el reflejo de distintas estrategias resultado de diferentes presiones de selección (Weiner, 2004), el hecho antes mencionado y la producción de raíces en las ramas primarias observado en este estudio pueden estar explicando la mayor cantidad de biomasa radicular entre las poblaciones arvenses de “alaches”; pues al estar sometiendo a los individuos a constantes podas para obtener las partes apicales para su venta y/o consumo, los sistemas radiculares estarían fungiendo como mecanismo reproductivo alternativo al verse afectada la producción de estructuras reproductivas (botones, flores y frutos). Rendón (2000) y Díaz-Guillén (2009) mostraron evidencias que sugieren que la mayor biomasa asignada a los sistemas radiculares podría estar fungiendo como mecanismo de tolerancia en las poblaciones arvenses de “alaches” del Estado de México. Estos reportes concuerdan con la relación entre la adecuación y la biomasa radicular, encontrada en este estudio en la población Fomentada. Esto sugiere una compensación, a través de raíces grandes, a la reducción de reproducción sexual.

A diferencia de lo que se esperaría en la germinación de las poblaciones en relación al grado de manejo, es decir, mayor en las fomentadas y menor en las ruderales (Harlan, 1975; Vázquez, 1991; Rojas-Aréchiga *et al.*, 2001; Casas *et al.*, 2007), en el presente estudio se encontró un comportamiento diferente. Esto puede deberse a que la selección humana no está directamente relacionada con caracteres reproductivos (Harlan, 1975; Rindos, 1980, 1984; Pickersgill, 2007) y por tanto se siguen expresando las presiones ejercidas por el ambiente natural, particularmente en las plantas ruderales y toleradas (Rosenthal y Dirzo, 1997; Rendón y Núñez-Farfán, 1998). Sin embargo, al

parecer esto no afecta la sobrevivencia ya que dentro de la población Fomentada se registró la menor mortalidad. Esto coincide con los datos reportados por Rendón (2000).

Los resultados del análisis bromatológico evidencian que a través de la selección se ha generado el incremento en el contenido nutricional de esta especie. Los compuestos relacionados con mayor aporte de energía y con mayor valor nutricional en la dieta al organismo (mayor cantidad de cenizas, proteínas, nitrógeno y grasa), se registraron en la población Fomentada, lo cual corresponde con el uso que realiza la gente. Los datos comparativos con otras especies, tanto cultivadas como domesticadas, muestran que el aporte nutricional como complemento a la dieta humana es importante (TABLA 12) (Kesden y Will, 1987; Vázquez, 1991; Casas *et al.*, 1994; Mohamed y Hussein, 1994; Akpanyung *et al.*, 1995; Freiburger *et al.*, 1998; Sena *et al.*, 1998; Grivetti y Ogle, 2000; Rendón *et al.*, 2001; Sundriyal y Sundriyal, 2004; Odhav *et al.*, 2007). Los datos obtenidos son similares a los reportados por Casas *et al.* (1994) y mayores a los reportados por Rendón *et al.* (2001). Sin embargo, estudios comparativos del valor nutricional de especies con diferentes formas de manejo son escasos (*e.g.* Vázquez, 1991), lo cual nos permitiría confirmar el efecto de la selección humana en la diferenciación del contenido nutricional.

TABLA 12. % DE COMPUESTOS NUTRICIONALES DE LAS HOJAS CON APORTE A LA DIETA

ESPECIE	PROTEÍNA	FIBRA	CENIZAS	GRASA	CARBOHIDRATOS	REFERENCIA
<i>Amaranthus spinosus</i> L.	31.9	9.80	15.1	3.7	-	Akpanyung <i>et al.</i> , 1995
<i>A. dubius</i> Mart. ex Thellung	4	2.87	3.42	0.2	7.86	Odhav <i>et al.</i> , 2007
<i>A. viridis</i> L.	24	-	-	9	-	Sena <i>et al.</i> , 1998
<i>A. hybridus</i> L.	27.03	11.4	17.20	4.8	51	Akpanyung <i>et al.</i> , 1995
<i>Anoda cristata</i> (L.) Schitdl.	28.32	9.26	16.42	4.34	4.92	Este estudio
<i>A. cristata</i> (L.) Schitdl.	30.94	9.12	12.97	5.8	-	Casas <i>et al.</i> , 1994
<i>Beta vulgaris</i> L.	3.25	0.9	-	-	-	Vázquez, 1991
<i>Bidens pilosa</i> L.	5	2.92	2.82	0.6	3.72	Odhav <i>et al.</i> , 2007
<i>Chenopodium album</i> L.	5	1.92	2.94	0.8	8.34	Odhav <i>et al.</i> , 2007
<i>Ch. berlandieri</i> Moq.	4.80	1	3.7	-	-	Rendón <i>et al.</i> , 2001
<i>Cynanchum jaliscanum</i> (Vail) Woodson	22.45	11.98	12.11	7.83	-	Casas <i>et al.</i> , 1994
<i>Crotalaria longirostrata</i> Hook. & Arn.	5.75	2.72	-	-	-	Vázquez, 1991
<i>Euphorbia graminea</i> Jacq.	20.97	15.14	14.29	5.72	-	Casas <i>et al.</i> , 1994
<i>Hibiscus sabdariffa</i> L.	22.8	-	-	15	-	Sena <i>et al.</i> , 1998
<i>Lactuca sativa</i> L.	1.3	0.57	-	-	-	Vázquez, 1991
<i>Malva parviflora</i> L.	5.37	0.88	2	-	-	Rendón <i>et al.</i> , 2001
<i>Melothria pringlei</i> (S. Watson) Mart. Crov.	18.6	9.62	13.17	3.31	-	Casas <i>et al.</i> , 1994
<i>Momordica balsamica</i> L.	5	2.75	2.07	0.5	6.82	Odhav <i>et al.</i> , 2007
<i>Physalis viscosa</i> L.	6	1.97	2.25	0.8	9.81	Odhav <i>et al.</i> , 2007
<i>Porophyllum ruderale</i> (Jacq.) Cass. ssp. <i>macrocephalum</i> (DC.) Johnson	1.8	-	-	-	-	Vázquez, 1991
<i>Portulaca oleracea</i> L.	44.35	-	18.98	-	-	Mohamed y Hussein, 1994
<i>Pterocarpus mildbraedii</i> Harms.	25.84	7.56	6.44	5.23	54.92	Akpanyung <i>et al.</i> , 1995
<i>Senna occidentalis</i> (L.) Link.	7	2.58	4.23	2.2	9.37	Odhav <i>et al.</i> , 2007
<i>Solanum nondiflorum</i> Jacq.	3	2.42	2.24	0.6	9.03	Odhav <i>et al.</i> , 2007
<i>Spinaca oleracea</i> L.	2.12	0.45	1.6	-	-	Vázquez, 1991

Variación Fenotípica y su Relación con la Defensa

Los resultados encontrados en los componentes de la defensa coinciden totalmente con la tendencia a su disminución en las poblaciones con un grado avanzado de domesticación. Rosenthal y Dirzo (1997), reportan una reducción en los mecanismos de defensa contra herbívoros en “maíces” con respecto de los “teocintles” como resultado del intenso proceso de domesticación y la selección agronómica. Mandolot *et al.* (2008) obtuvieron resultados contrastantes en la concentración de taninos y la tasa de carbono-nitrógeno foliares en poblaciones domesticadas y silvestres de “yuca” (*Manihot* Mill. spp.), en las que las plantas silvestres siempre obtuvieron proporciones mayores.

Diversos estudios en plantas, tanto en poblaciones naturales como en proceso de domesticación, señalan como una de las funciones de los tricomas el formar parte de la resistencia en la defensa contra enemigos naturales (Rosenthal y Dirzo, 1997; Valverde *et al.*, 2001; Sánchez-Peña *et al.*, 2006; Alvarez, 2007; Kariñho, 2009; Díaz-Guillén, 2009). De esta manera, la menor cantidad de tricomas encontrados en la población Fomentada claramente está relacionada con el mayor daño foliar en esta población, como resultado de la selección en contra de este carácter. Sánchez-Peña *et al.* (2006), encontraron una menor incidencia de “mosquita blanca” (*Bemisia Quaintance & Baker* spp.) en poblaciones de variedades silvestres de “jitomate” (*Solanum lycopersicum* L.) en las que la densidad de tricomas es mucho mayor en comparación con variedades domesticadas, lo que sugiere que la densidad de tricomas detiene o limita el establecimiento de la “mosquita blanca”. Alvarez (2007) observó que la presencia de tricomas glandulares en especies de “papas” silvestres (*Solanum* L. spp.) contribuye a la resistencia a nivel superficial en contra de los “pulgonos” (*Myzus persicae* (Sulzer)) transmisores de virus dañinos. Como antecedente directo, Díaz-Guillén (2009) encontró en los “alaches” un mayor daño por herbívoros en la población arvense en comparación con la ruderal. Estos antecedentes y los resultados obtenidos aquí, demuestran el rol positivo de los tricomas en la defensa y de cómo la tendencia derivada de una mayor intensidad de manejo es la susceptibilidad a la herbivoría o daño en las poblaciones.

En el análisis bromatológico, la población Ruderal obtuvo el mayor porcentaje de componentes que dan estructura, soporte y protección física a las plantas. Estos elementos conforman tanto las paredes celulares (celulosa y lignina) como los tricomas (sílice), rasgos que intervienen directamente en la defensa contra enemigos naturales y que a su vez la hacen menos digestible y deseable para el consumo humano. Así, hojas con gran cantidad de estos elementos sugieren una mayor dureza y junto con el bajo contenido de compuestos nitrogenados, representan un sustrato poco nutritivo para los herbívoros (Damman, 1987; Sagers, 1992; Gonzáles *et al.*, 2001; Lill y Marquis, 2001).

El patrón de selección encontrado en la importancia del crecimiento (TRI) en el éxito reproductivo (w_i) de la población Tolerada no se ajusta del todo al gradiente de domesticación. Sin embargo, posiblemente éste se deba a la intensidad del manejo que se imparte sobre las poblaciones arvenses. La diferencia básica radica en que a la población Fomentada se le tiene un mayor cuidado al tratarla como un pequeño cultivo, pues la gente remueve a los competidores, además de suministrar agua y abonos. Por otro lado, como ya se argumentó antes, los individuos de la población Tolerada están en constante competencia con otras arvenses generando una mayor producción de brotes y tallos con el fin último de completar su ciclo biológico. De este modo, un mayor crecimiento (TRI) en la población Tolerada, generado por la competencia, beneficia su adecuación, mientras que en la población Fomentada este carácter podría implicar un costo mayor en el éxito reproductivo.

Las revisiones y estudios recientes indican que una misma especie vegetal generalmente expresa un estrategia de defensa mixta frente a la presencia de enemigos naturales (Valverde *et al.*, 2003; Fornoni *et al.*, 2004a; Fornoni *et al.*, 2004b; Restif y Koella, 2004; Núñez-Farfán *et al.*, 2007). Así, las diferencias en la estrategia seguida por cada población están dadas por la respuesta a cambios en los parámetros que afectan la inversión en la defensa en diferentes ambientes (Restif y Koella, 2004). En general, los estudios realizados en diferentes poblaciones del centro de México en “toloache” (*Datura stramonium* L.) indican que tanto la resistencia como la tolerancia evolucionan simultáneamente y que la presencia de herbívoros no es el principal agente selectivo que da dirección a uno u otro mecanismo defensivo, probablemente intervengan factores como la disponibilidad de recursos y otras condiciones que generen estrés debido al ambiente (Valverde *et al.*, 2003; Fornoni *et al.*, 2004b; Kariñho, 2009). Sin embargo, estudios en plantas leñosas como la “artemisa” (*Artemisia tridentata* Nutt.) y el “álamo temblón” (*Populus tremuloides* Michx.) muestran una estrategia de tolerancia ante la defoliación sin costos significativos, mientras que para la producción de metabolitos secundarios si los hay. La explicación a esto es, por una parte, a un tiempo vital más largo que las herbáceas y por otra a patrones de asignación de biomasa diferentes en distintos ambientes (Messina *et al.*, 2002; Stevens *et al.*, 2007 y 2008). Massei y Hartley (2000) encontraron el predominio de la misma estrategia defensiva en poblaciones de “olivo” cultivado (*Olea europea* L. var. *europea*), pero en este caso la conclusión fue que la domesticación favoreció la selección de un rápido crecimiento a expensas de la asignación hacia metabolitos secundarios como en el caso del “olivo” silvestre (*O. europea* var. *L. sylvestris* Brot.). Es importante señalar que a pesar de que en muchos estudios agronómicos y/o relacionados con procesos de domesticación existe una confusión en los términos de tolerancia-resistencia, en general la mayoría abordan componentes del mecanismo de resistencia.

Los resultados de este estudio, demuestran que el manejo de las poblaciones de “alaches” en el Estado de Guerrero es uno de los factores que ha llevado a la adopción de diferentes estrategias de defensa para cada población. Así, la población Ruderal muestra una tendencia a la resistencia a través de una mayor cantidad de tricomas. Mientras que la población Tolerada tiende a un mayor crecimiento (*TRI*) para alcanzar una mayor adecuación, a pesar de la herbivoría. Por último, la población Fomentada parece tener asociado un costo en la reproducción y defensa al asignar mayor cantidad de recursos a la producción de biomasa vegetativa. En el caso de la población Fomentada no queda claro por qué han disminuido los mecanismos de defensa, pues de acuerdo a la teoría, debería presentar una estrategia mixta o bien una de las dos como en el caso de las otras dos poblaciones (Mauricio *et al.*, 1997; Fornoni *et al.*, 2004a; Leimu y Koricheva, 2006; Núñez-Farfán *et al.*, 2007). De esta manera, si el proceso de domesticación ha disminuido la resistencia, se esperaba una estrategia de tolerancia, sin embargo esto no fue así. Ya que la tolerancia se puede medir de diferentes maneras (Fornoni *et al.*, 2003), pudiera ser que ésta se esté expresada en otros atributos que no se midieron en este estudio. Evidencias al respecto son caracteres de la arquitectura de la planta como las ramas secundarias y terciarias, así como la asignación de biomasa a las raíces reportadas en estudios previos con la misma especie (Rendón, 2000; Díaz-Guillén, 2009).

Síntesis General

La variación observada en la poca producción de estructuras reproductivas (botones, flores y frutos), altura y tricomas en la población Fomentada y la mayor producción de hojas, aunado a que son una fuente importante de proteína vegetal para los humanos, en relación a las otras poblaciones (Tolerada y Ruderal) son indicadores de que la selección humana ha sido exitosa. Esto concuerda con algunos autores (Harlan, 1975; Schwanitz, 1966; Rindos, 1980, 1984; Gepts y Papa, 2002; Gepts, 2004; Pickersgill, 2007) que señalan la existencia de una tendencia al aumento en la producción del rasgo de interés (hojas) entre los individuos de la población. Sin embargo, otros rasgos también se han modificado, como es el área foliar, el área floral, el tamaño de la semilla y la biomasa que son caracteres que intervienen en diversas funciones ecológicas de la historia de vida de la especie. La explicación de la variación de estos rasgos está dada por los tipos de selección asociados al proceso de domesticación: consciente e inconsciente (Heiser, 1988; Gepts, 2004; Zohary, 2004). Así, los caracteres que son “blanco” de la selección artificial no evolucionan solos, pues existen rasgos morfológicos y fisiológicos correlacionados que evolucionan en conjunto, a pesar de no ser intencionalmente preservados. Es decir, si la selección sobre un carácter tiene influencia en uno o

más caracteres aparentemente no relacionados, probablemente existe una correlación genética (Mauricio, 2001; Burke *et al.*, 2002; Futuyma, 2005). Estos patrones de correlación genética a través de rasgos también han sido encontrados en otros casos de domesticación, como los cambios en la arquitectura de las plantas de “maíz”, “sorgo”, “arroz” y cambios en las proporciones de la talla del achenio en el “girasol” entre otros (Mauricio, 2001; Burke *et al.*, 2002; Ross-Ibarra *et al.*, 2007).

Los resultados de los análisis del conjunto de todos los caracteres cuantificados muestran que existe una clara separación entre las poblaciones arvenses (Fomentada y Tolerada) y la Ruderal. Sólo el Análisis de Funciones Discriminantes diferencia a las tres poblaciones por separado, teniendo como base distintiva algunos caracteres relacionados con la selección inconsciente.

A manera de epílogo, este trabajo demuestra que los morfotipos “macho” y “hembra” tienen un significado cultural de gran relevancia para la gente que los aprovecha y los resultados revelan que poseen atributos seleccionados por ellos con una fuerte base genética. Casas *et al.* (2007) encontraron datos similares de abundancia diferencial de “morfos” de plantas bajo un gradiente de intensidad de manejo. De esta manera, la distribución de las plantas con el fenotipo de interés se ven asociadas a sitios donde la gente pasa más tiempo realizando sus actividades agropecuarias. Estos datos, junto con lo obtenido en el presente estudio reflejan el efecto de la selección artificial dentro de las poblaciones de una misma especie.

CONCLUSIONES

Los resultados de esta investigación confirman la hipótesis de que el manejo de las poblaciones de “alaches” por parte de los humanos ha derivado en la expresión de diferencias morfológicas tanto en los rasgos de interés como en otros atributos ecológicos de la especie.

Tal como se esperaba, las características fenotípicas mostradas por las poblaciones son el reflejo de la intensidad de manejo a las que fueron y están siendo sometidas. De esta manera la población Fomentada (la mayor procurada por la gente), presentó la mayor cantidad de hojas y la menor cantidad de tricomas, en contraste con la población Ruderal con valores inversos. Estos dos caracteres están directamente involucrados en la selección artificial consciente.

Fue posible detectar atributos correlacionados con la selección inconsciente. El tamaño de las flores, el tamaño de la semilla, las diferencias en la fenología, sobrevivencia, germinación, así como la producción de estructuras reproductivas no forman parte de los caracteres de interés; sin embargo en todas ellas se presentó variación entre las tres poblaciones reconocidas aquí.

La tendencia a la disminución de los mecanismos de defensa mientras más avanzado este el proceso de domesticación, se cumple. Sin embargo, las diferencias generadas por el manejo, junto con la competencia, han acentuado las estrategias defensivas entre las poblaciones Ruderal y Tolerada. La población Fomentada mostró la mayor cantidad de daño sufrido por herbívoros y la menor adecuación, probablemente como un costo a una mayor asignación de recursos a la producción de hojas.

REFERENCIAS CITADAS

- Akpanyung E., Udoh A. and Akpan E. 1995. Chemical composition of the edible leaves of *Pterocarpus mildbraedii*. *Plant Foods for Human Nutrition* 48: 209-215
- Alonso-Blanco C., Mendez-Vigo B. and Koornneef M. 2005. From phenotypic to molecular polymorphisms involved in naturally occurring variation of plant development. *Int. J. Dev. Biol.* 49: 717-732
- Alvarez A. 2007. Resistance mechanisms of *Solanum* species to *Myzus persicae*. Thesis Wageningen University. Netherlands 184 pp.
- Blancas J., Casas A., Lira R. and Caballero J. 2009. Traditional management and morphological patterns of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in the Tehuacan Valley, Central Mexico. *Economic Botany*. 63(4): 375-387
- Blancas J., Casas A., Rangel-Landa S., Moreno-Calles A., Torres I., Pérez-Negrón E., Solís L., Delgado-Lemus A., Parra F., Arellanes Y., Caballero J., Cortés L., Lira R. and Dávila P. 2010. Plant management in the Tehuacan-Cuicatlan Valley, Mexico. *Economic Botany* 64(6): 287-302
- Blanckaert I. 2007. Etnobotánica, ecología y posibles procesos de domesticación de malezas útiles en diferentes agroecosistemas en Santa María Tecomavaca, Oaxaca, México. Tesis doctoral. UNAM-FES Iztacala. México. 152 pp.
- Bretting P. K. 1986. Changes in Fruit Shape in *Proboscidea parviflora* ssp. *parviflora* (Martyniaceae) with Domestication. *Economic Botany* 40(2): 170-176
- Burke J., Tang S., Knapp S. and Rieseberg L. 2002. Genetic analysis of sunflower domestication. *Genetics* 161: 1257-1267
- Bye R. 1998. La intervención del hombre en la diversificación de las plantas en México. *En: Ramamoorthy T. P., Bye R., Lot A. y Fa J. (Comp.). Diversidad biológica de México: orígenes y distribución.* UNAM-Instituto de Biología. México. pp. 689-713
- Bye, R. y Linares E. 2000. Los quelites, plantas comestibles de México: una reflexión sobre intercambio cultural. *Biodiversitas*. 31: 11-14
- Caballero J. y Cortés L. 2001. Percepción, uso y manejo tradicional de los recursos vegetales en México. *En: Rendón A. B, Rebollar D. S., Caballero N. J., Martínez-Alfaro M. A. (Eds.). Plantas, cultura y sociedad. Estudio sobre la relación entre seres humanos y plantas en los albores del Siglo XXI.* UAM I-SEMARNAP. México. pp. 79-100

- Caballero J., Casas A., Cortés L. y Mapes C. 1998. Patrones en el conocimiento, uso y manejo de plantas en pueblos indígenas de México. *Estudios Atacameños*. 16: 181-195.
- Casas A. and Caballero J. 1996. Traditional management and morphological variation in *Leucaena esculenta* (Fabaceae: Mimosoideae) in the Mixtec Region of Guerrero, Mexico. *Economic Botany* 50(2): 167-181
- Casas A. y Caballero J. 1995. Domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Ciencias* (40): 36-45
- Casas A., Otero-Arnaiz A., Pérez-Negrón E. and Valiente-Banuet A. 2007. *In situ* Management and Domestication of Plants in Mesoamerica. *Annals of Botany*: 1-15
- Casas A., Vázquez M. C., Viveros J. L. and Caballero J. 1996. Plant management among the Nahua and the Mixtec from the Balsas River Basin: an ethnobotanical approach to the study of plant domestication. *Human Ecology* 24: 455-478
- Casas A., Viveros J. L. y Caballero J. 1994. Etnobotánica mixteca: sociedad, cultura y recursos naturales en la Montaña de Guerrero. Instituto Nacional Indigenista-Consejo Nacional para la Cultura y las Artes, México.
- Colunga-García Marín P. 1998. Origen, variación y tendencias evolutivas del henequén (*Agave fourcroydes* Lem.). *Bol. Soc. Bot. México* 62: 109-128
- Crawford-Sidebotham T. 1972. The role of slugs and snails in the maintenance of the cyanogenesis polymorphisms of *Lotus corniculatus* and *Trifolium repens*. *Heredity*. 28: 405-411
- Damman H. 1987. Leaf quality and enemy avoidance by the larvae of a pyralid moth. *Ecology* 68(1): 88-97
- Díaz-Guillén F. 2009. Variación en las defensas contra enemigos naturales entre poblaciones ruderales y arvenses de la maleza anual *Anoda cristata* (Malvaceae). Tesis de Maestría. UAM Iztapalapa-Departamento de Biología. México 60 pp.
- Faccini D., Giuggia E., Ruiz A., Allieri L. y Mitidieri A. 1992. Longevidad de semillas de *Carduus nutans*, *Datura ferox*, *Anoda cristata* y *Sorghum halepense*. *Pesq. Agropec. Bras.* 27(9): 1379-1389
- Flannery K. V. 1986. Guilá Naquitz: Archaic Foraging and Early Agriculture in Oaxaca, Mexico. Academic Press, New York
- Fornoni J., Núñez-Farfán J. and Valverde P. 2003. Evolutionary ecology of tolerance to herbivory: advances and perspectives. *Comments on Theoretical Biology* 8: 643-663
- Fornoni J., Núñez-Farfán J., Valverde P. and Rausher M. 2004a. Evolution of mixed strategies of plant defense allocation against natural enemies. *Evolution* 58(8): 1685-1695

- Fornoni J., Valverde P. and Núñez-Farfán J. 2004b. Population variation in the cost and benefit of tolerance and resistance against herbivory in *Datura stramonium*. *Evolution* 58(8): 1696-1704
- Fortes D. Herrera R. S. y González S. 2004. Estrategias para la resistencia de las plantas a la defoliación. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola* 38(2):111-119
- Freiberger C., Vanderjagt D., Pastuszyn R., Glew R., Mounkaila G., Millson M. and Glew R. 1998. Nutrient content of the edible leaves of seven wild plants from Niger. *Plant Foods for Human Nutrition* 53: 57-69
- Futuyma D. 2005. *Evolution*. Sinauer Associates, Inc. USA. pp. 312-323
- Gepts P. 2004. Crop domestication as a long-term selection experiment. *Plant Breeding Reviews* 24 (part 2): 1-44
- Gepts P. and Papa R. 2002. Evolution during domestication. *Encyclopedia of life sciences*. 1-7
- González W., Gianoli E. and Niemeyer H. 2001. Plant quality vs. risk of parasitism: within-plant distribution and performance of the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. *Agricultural and Forest Entomology* 3: 29-33
- González-Insuasti M. and Caballero J. 2007. Managing plant resources: How intensive can it be? *Human Ecology* 35: 303-314
- Grivetti L. and Ogle B. 2000. Value of traditional foods in meeting macro- and micronutrient needs: the wild plant connection. *Nutrition research Reviews* 13: 31-46
- Harlan J. R. 1975. *Crops and Man*. American Society of Agronomy-Crop Science Society of America. USA.
- Heiser C. 1988. Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Euphytica* 37: 77-81
- Hermanutz L. and Weaver S. 1996. Agroecotypes or phenotypic plasticity? comparison of agrestal and ruderal populations of the weed *Solanum ptycanthum*. *Oecologia* 105: 271-280
- Hernández-Verdugo S., Guevara-González R., Rivera-Bustamante R., Vázquez-Yanes y Oyama K. 1998. Los parientes silvestres del chile (*Capsicum* spp.) como recursos genéticos. *Bol. Soc. México* 62: 171-181
- Hickman J. 1975. Environmental unpredictability and plastic energy allocation strategies in the annual *Polygonum cascadenense* (Polygonaceae). *Journal of Ecology* 63(2): 689-701
- Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI). 2009. *Prontuario de información geográfica de los Estados Unidos Mexicanos*

- Jarquín-Pacheco M. B. 2009. Estudio morfofisiológico del desarrollo de la plántula de *Turbinicarpus horripilus* (Lem.) Vác. John & Riha (Cactaceae). Tesis de Maestría. UAM-I. México. 86 pp.
- Kariñho Betancourt E. 2009. Disyuntiva evolutiva entre la resistencia y la tolerancia a los herbívoros en *Datura stramonium*. Tesis de Maestría. UNAM-Instituto de Ecología. México 48 pp.
- Kesden D. and Will A. 1987. Purslane: a ubiquitous garden weed with nutritional potential. *Proc. Fla. State Hort. Soc.* 100: 195-197
- Laine A. 2004. Resistance variation within and among host populations in a plant-pathogen metapopulation: implications for regional pathogen dynamics. *Journal of Ecology*. 92: 1-11
- Lehtilä K. and Ehrlén J. 2005. Seed size as an indicator of seed quality: a case study of *Primula veris*. *Acta Oecologica*. 28: 207-212
- Leimu R. and Koricheva J. 2006. A meta-analysis of tradeoffs between plant tolerance and resistance to herbivores: combining the evidence from ecological and agricultural studies. *Oikos* 112: 1-9
- Leiss K. and Müller-Schärer H. 2001. Adaptation of *Senecio vulgaris* (Asteraceae) to ruderal and agricultural habitats. *American Journal of Botany* 88(9): 1593-1599
- Li B. and Watkinson A. 2000. Competition along a nutrient gradient: A case study with *Daucus carota* and *Chenopodium album*. *Ecological Research* 15: 293-306
- Lill J. and Marquis R. 2001. The effects of leaf quality on herbivore performance and attack from natural enemies. *Oecologia* 126: 418-428
- Lush W. and Evans T. 1981. The domestication and improvement of cowpeas (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.). *Euphytica* 30: 579-587
- MacNeish R. S. 1967. A summary of the subsistence. In Byers D. S. ed., The prehistory of the Tehuacan Valley. Volume one environment and subsistence. University of Texas Press, Austin.
- MacNeish R. S. 1992. The Origins of Agriculture and Settled Life. University of Oklahoma Press, Norman.
- Mapes C. Basurto F. Caballero J. y Bye R. 1998. Tendencias evolutivas en amaranto (*Amaranthus* spp.) bajo selección humana en México. *Bol. Soc. México* 62: 91-107
- Mapes C., Basurto F. and Bye R. 1997. Ethnobotany of quintonil: knowledge, use and management of edible greens *Amaranthus* spp. (Amaranthaceae) in the Sierra Norte de Puebla, Mexico. *Economic Botany* 51(3): 293-306
- Mapes C., Caballero J., Espatia E. and Bye R. 1996. Morphophysiological variation in some Mexican species of vegetable *Amaranthus*: evolutionary tendencies under domestication. *Genetics Resources and Crop Evolution*. 43: 283-290

- Massei G. and Hartley S. 2000. Disarmed by domestication? Induced responses to browsing in wild and cultivated olive. *Oecologia* 122: 225-231
- Mauricio R. 2001. Mapping quantitative trait loci in plants: uses and caveats for evolutionary biology. *Nature Reviews* 2: 370-381
- Mauricio R., Rausher M. and Burdick D. 1997. Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? *Ecology*. 78(5): 1301-1311
- Mauricio R., Rausher M. and Burdick D. 1997. Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? *Ecology* 78(5): 1301-1311
- Medel R., Botto-Mahan C., Smith-Ramírez C., Méndez M., Ossa C., Caputo L. and González W. 2002. Historia natural cuantitativa de una relación parásito-hospedero: el sistema *Tristerix-cactáceas* en Chile semiárido. *Revista Chilena de Historia Natural*. 75: 127-140
- Messina F. J., Durham S. L., Richards J. H., McArthur E. D. 2002. Trade-off between plant growth and defence? A comparison of sagebrush populations. *Oecologia* 131: 43-51
- Mohamed A. and Hussein A. 1994. Chemical composition of purslane (*Portulaca oleracea*). *Plant Foods for Human Nutrition*. 45: 1-9
- Mondolot L., Marlas A., Barbeau D., Gargadennec A., Pujol B., McKey D. 2008. Domestication and defence: Foliar tannins and C/N ratios in cassava and close wild relative. *Acta Oecologica* 34: 147-154
- Navea C., Terrazas T., Delgado-Salinas A., Ramírez-Vallejo P. 2002. Foliar response of wild and domesticated *Phaseolus vulgaris* L., to water stress. *Genetic Resources and Crop Evolution* 00: 1-0
- Nuismer S. L. and Gandon S. 2008. Moving beyond Common-Garden and Transplant Designs: Insight into the Local Adaptation in Species Interactions. *The American Naturalist* 171(5): 658-668
- Numerical Taxonomy System. 2002. NTSYSpc 2.11f: User's guide. Applied Biostatistics Inc. USA
- Núñez-Farfán J., Fornoni J. and Valverde P. 2007. The evolution of resistance and tolerance to herbivores. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 38: 541-566
- Odhav B., Beekrum S., Akula U., Baijnath H. 2007. Preliminary assessment of nutritional value of traditional leafy vegetables in KwaZulu-Natal, South Africa. *Journal of Food Composition and Analysis* 20: 430-435
- Ortíz F., Stoner K., Pérez-Negrón E., Casas A. 2010. Pollination biology of *Myrtillocactus schenckii* (Cactaceae) in wild and managed populations of the Tehuacan Valley, México. *Journal of Arid Environments* 74: 897-904

- Parra F., Casas A., Peñaloza-Ramírez J., Cortés-Palomec A., Rocha-Ramírez V. and González-Rodríguez A. 2010. Evolution under domestication: ongoing artificial selection and divergence of wild and managed *Stenocereus pruinosus* (Cactaceae) populations in the Tehuacán Valley, Mexico. *Annals of Botany* 106: 483-496
- Pickersgill B. 2007. Domestication of Plants in the Americas: Insights from Mendelian and Molecular Genetics. *Annals of Botany* 100:925-940
- Rendón A. B. 2000. Diferenciación genética e interacción genotipo ambiente en *Anoda cristata*: su importancia en el contexto de la domesticación incipiente. Tesis doctoral. UNAM-Instituto de Ecología. México 164 pp.
- Rendón B. and Núñez-Farfán J. 2001. Population differentiation and phenotypic plasticity of wild and agrestal populations of the annual *Anoda cristata* (Malvaceae) growing in two contrasting habitats. *Plant Ecology* 156: 205-213
- Rendón B. y Núñez-Farfán J. 1998. Genética evolutiva del proceso de domesticación en plantas. *Bol. Soc. Bot. México* 63:131-151
- Rendón B., Bye R. and Núñez-Farfán J. 2001. Ethnobotany of *Anoda cristata* (L.) Schl. (Malvaceae) in central Mexico: uses, management and population differentiation in the community of Santiago Mamalhuzuca, Ozumba, State of Mexico. *Economic Botany* 55(4): 545-554
- Restif O. and Koella J. 2004. Concurrent evolution of resistance and tolerance to pathogens. *The American Naturalist* 164(4): 90-102
- Reyes Matamoros J. M. y Martínez Moreno D. 2001. La plasticidad de las plantas. *Elementos* 41:39-43
- Rindos D. 1980. Symbiosis, instability, and the origins and spread of agriculture: A New Model. *Current Anthropology* 21(6): 751-772
- Rindos D. 1984. The Origins of Agriculture: an evolutionary perspective. Academic Press, Inc. USA
- Rojas-Aréchiga M., Casas A. and Vázquez-Yanes C. 2001. Seed germination of wild and cultivated *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) from the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Central México. *Journal of Arid Environments* 49:279-287
- Rosenthal J. P. and Dirzo R. 1997. Effects of life history, domestication and agronomic selection on plant defense against insects: Evidence from maizes and wild relatives. *Evolutionary Ecology* 11:337-355
- Ross-Ibarra J., Morrell P. and Gaut B. 2007. Plant domestication, a unique opportunity to identify the genetic basis of adaptation. *PNAS*. 104(1): 8641-8648

- Rzedowski G. C. de, Rzedowski J. y colaboradores. 2001. Flora fanerogámica del Valle de México. 2ª edición. Instituto de Ecología A. C.-CONABIO. pp. 395, 396.
- Sagers C. 1992. Manipulation of host plant quality: herbivores keep leaves in the dark. *Functional Ecology* 6(6): 741-743
- Sánchez-Peña P., Oyama K., Núñez-Farfán J., Fornoni J., Hernández-Verdugo S., Márquez-Guzmán J., Garzón-Tiznado J. A., 2006. Sources of resistance to whitefly (*Bemisia* spp.) in wild populations of *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* (Dunal) spooner G.J. Anderson et R. K. Jansen in Northwestern Mexico. *Genetics Resources and Crop Evolution* 53:711-719
- SAS. 2008. SAS/JMP 8.0: User's guide. SAS Institute Inc. USA
- Schwanitz F. 1966. The origin of cultivated plants. Harvard University Press. USA
- Sena L., Vanderjagt D., Rivera C., Tsin A., Muhamadu I., Millson M., Pastuszyn A. and Glew R. 1998. Analysis of nutritional components of eight famine foods of the Republic of Niger. *Plant Foods for Human Nutrition* 52:17-30
- SigmaScan PRO 5. Systat Software Inc. USA
- SPSS. 2000. SPSS 15.0: User's guide. LEAD Technologies Inc. USA
- Stevens M., Kruger E. and Lindroth R. 2008. Variation in tolerance to herbivory is mediated by differences in biomass allocation in aspen. *Functional Ecology* 22: 40-47
- Stevens M., Waller D. and Lindroth R. 2007. Resistance and tolerance in *Populus tremuloides*: genetic variation, costs, and environmental dependency. *Evol. Ecol.* 21: 829-847
- Sundriyal M. and Sundriyal R. 2004. Wild edible plants of the Sikkim Himalaya: nutritive values of selected species. *Economic Botany* 58: 286-299
- Tejada I. 1992. Control de calidad y análisis de alimentos para animales. Sistema de educación continua A. C. México 397pp.
- Valverde P. L. 2001. Dinámica evolutiva de la resistencia a insectos herbívoros en *Datura stramonium*. Tesis doctoral. UNAM-Instituto de Ecología. México 111 pp.
- Valverde P. L., Fornoni J. and Núñez-Farfán J. 2001. Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium*. *J. Evol. Biol.* 14: 424-432
- Valverde P. L., Fornoni J. and Núñez-Farfán J. 2003. Evolutionary ecology of *Datura stramonium*: equal plant fitness benefits of growth and resistance against herbivory. *J. Evol. Biol.* 16: 127-137
- Vázquez R. M. C. 1991. Tendencias en el proceso de domesticación del pápaloquelite (*Porophyllum ruderale* (Jacq.) Cass. subsp. *macrocephalum* (DC.) R. R. Jonson. ASTERACEAE). Tesis de Maestría. UNAM-Facultad de Ciencias. México 153 pp.

REFERENCIAS

- Vivianco J., Cosio E., Loyoa-Vargas V. y Flores H. 2005. Mecanismos químicos de defensa en las plantas. *Investigación y Ciencia*. 68-75
- Vogel S. 1996. Christian Konrad Sprengel's Theory of the Flower: The Cradle of Floral Ecology. *In*: Lloyd D. and Barrett S. (Eds.). *Floral Biology. Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants*. Chapman & Hall. USA. pp. 44-62
- Weiner J. 2004. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6(4): 207-215
- WinFOLIA PRO 2007. Regent Instruments Inc. Canada
- Zohary D. 2004. Unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Economic Botany* 58(1): 5-10

ANEXOS

Usos y Manejo

Venta de “alaches” en el mercado de la ciudad de Tlapa y sopa de “alaches”



Selección y fomento de “alaches hembra” durante más de 14 años por el Sr. Juan Saavedra Díaz



Surcos de una parcela de cultivo de “alaches hembra”, población Fomentada



Variación Fenotípica

Hojas típicas del morfotipo: “macho” (izquierda) y “hembra” (derecha)



Variación en el tamaño de las flores
De arriba hacia abajo: Ruderal, Tolerada, Fomentada



Raíces producidas bajo las ramas primarias cubiertas por suelo en las poblaciones arvenses.



Herbívoros

Hemípteros



Ortópteros



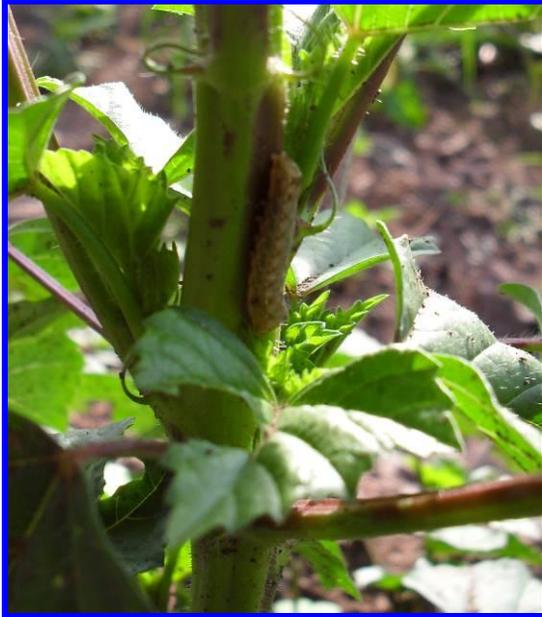
Himenópteros



Coleópteros



Lepidópteros



Dípteros



Encuesta

DATOS DE LA LOCALIDAD											
Municipio		, Gro.	Localidad				Fecha			09	
Altitud		<i>msnm</i>	Coordenadas	°	'	"	N	°	'	"	W
Tipo de vegetación											

DATOS DEL INFORMANTE			
Nombre			
Edad	<i>años</i>	Ocupación	

INFORMACIÓN ETNOBOTÁNICA						
¿Conoce esta planta?					<i>sí</i>	<i>no</i>
¿Por qué otros nombres las reconoce?						
¿Para qué las utiliza?	<i>consumo</i>	<i>forraje</i>	<i>medicinal, ¿cuál y cómo?</i>		<i>otro...</i>	
¿Reconoce diferentes tipos de esta planta?					<i>sí</i>	<i>no</i>
<i>características</i>						
<i>machos ♂</i>			<i>hembras ♀</i>			
<i>color de flôr:</i>	<i>moradas</i>	<i>blancas</i>	<i>color de flôr:</i>	<i>moradas</i>	<i>blancas</i>	
OBTENCIÓN DEL PRODUCTO						
	<i>¿dónde?</i>	<i>¿cómo (técnica)?</i>		<i>procedencia</i>	<i>herramienta</i>	
<i>colecta (ruderal)</i>						
<i>tolera (cultivos)</i>						
<i>siembra</i>						
<i>compra</i>						
PERIODO DE OBTENCIÓN						
	<i>¿cuándo (meses)?</i>	<i>¿por qué en ese tiempo?</i>	<i>¿hace cuánto?</i>	<i>semilla</i>		
				<i>inicial</i>	<i>cada año</i>	
<i>colecta</i>						
<i>tolera</i>						
<i>siembra</i>						
<i>compra</i>						

CONSUMO										
¿Cuál es la parte elegida?	<i>hojas</i>	<i>hoja + tallo</i>	<i>h + t + flores</i>	<i>otro...</i>						
¿De qué forma los prepara?	<i>crudos</i>	<i>cocidos, ¿cómo? ¿qué le agrada al consumirlos?</i>						<i>otro ...</i>		
¿En qué época la consume?	<i>... en lluvias</i>				<i>... en secas (cultivadas)</i>					
	<i>diario</i>	<i>semana</i>	<i>mes</i>	<i>siempre</i>	<i>diario</i>	<i>semana</i>	<i>mes</i>	<i>siempre</i>		
Grado de ataque de plagas:	<i>mayor</i>		<i>menor</i>		<i>mayor</i>		<i>menor</i>			
Diferencias en tamaño y tiempo de germinación:										
¿Los vende?	<i>no</i>	<i>sí</i>	<i>¿cuántas veces en el período?</i>							
			<i>¿cuánto por día?</i>							
Observaciones										

HE VISTO LO QUE SOMOS

He visto lo que somos, y desearía estar ciego.
No ver la tierra que con mi sangre riego;
con mi corazón vendado y rodeado de fuego,
sintiendo que al amor realmente me apego.

¿Qué sucederá con mi amigo sudor,
viscoso por mi sangre y caliente como el ardor?

He visto lo que somos, y mi ser se lamenta
¿cuándo pasará esta horrible tormenta,
de la que la humanidad se alimenta?

¿Por qué seguir con esta dolorosa agonía?
¿Acaso encontraremos en ella una utopía?

He visto lo que somos, y mi alma lloriquea.
Sólo la oscuridad en alto su bandera ondea,
mientras que Dios juega con una nueva idea:
el hombre, sin razón, hiere, asesina y pelea.

¿Qué buscamos en el terrible frío,
en el que con orgullo el odio es nuestro crío?

He visto lo que somos, pero cierro mis ojos.
¿Os ofrezco de corazones despojos,
cuyos pensamientos son terriblemente rojos?

¡Qué fuere de nosotros con verdadero amor!
¿Podéis sentir que mi corazón ya no emana hervor?

He visto lo que somos, y fluye mi tristeza.
Veo un hombre cuya propia alma le pesa,
y que el rencor la mano tiernamente le besa,
cambiar con otro su destruida cabeza.

¿No podemos ver nuestra amargura y crueldad,
que disfrazamos con el falso nombre de “libertad”?

He visto lo que somos, y, oh, Dios, desearía verte,
y que ante mi cuerpo, vacío, inútil e inerte,
me dijeras: “Oh, hijo mío, puedo entenderte”.

José Rodrigo López Portillo Chavero

