

00361

9-A
2ej.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

**TESIS CON
FALLA DE ORIGEN**

**ETNOBOTANICA Y PROCESOS DE
DOMESTICACION EN Leucaena esculenta
(Moc. et Sessé ex A.D.C.) Benth.**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS (Biología)**

P R E S E N T A

BIOL. ALEJANDRO CASAS FERNANDEZ



UNAM – Dirección General de Bibliotecas Tesis Digitales Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS © PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

PREFACIO

La idea de estudiar la variabilidad de los guajes en relación con el manejo que los campesinos efectúan sobre ellos, surgió junto con Javier Caballero y Juan Luis Viveros, al analizar la información de las investigaciones etnobotánicas que realizamos en la región de "la Montaña de Guerrero" (Viveros y Casas, 1985; Casas *et al.*, 1987 y Viveros *et al.*, en prensa).

Se partió de considerar la importancia de tales plantas en la subsistencia campesina del municipio de Alcozauca, Gro. En los estudios mencionados, pudimos observar que los guajes son un recurso muy apreciado por los campesinos, sobre todo los indígenas, para la alimentación. Esto se refleja en su consumo frecuente durante las temporadas en las cuales están disponibles, así como en las técnicas de conserva que se efectúan con el fin de procurar su disponibilidad a lo largo del año. Aunado a ello, los guajes poseen elementos de alto valor nutritivo y tienen importancia comercial en los mercados locales. Además, estas plantas tienen atributos que las convierte en un recurso prometedor como forraje, madera, leña y como recurso forestal para programas de restauración ambiental y conservación de suelos y agua, tanto en áreas boscosas como en parcelas agrícolas.

También se tomó en cuenta el vínculo de nuestros estudios con dos proyectos de investigación: el Programa de Aprovechamiento Integral de los Recursos Naturales (PAIR) de la Facultad de Ciencias, UNAM y la Unidad de Investigación sobre Recursos Genéticos (UNIRGEN), del Jardín Botánico, Instituto de Biología, UNAM. En ambos proyectos, las investigaciones etnobotánicas eran consideradas una base para el conocimiento de los recursos vegetales de México y para el reconocimiento de sus potencialidades. Dentro de la UNIRGEN, las investigaciones biosistemáticas de Zárate (1982, 1984) para el género *Leucaena*, así como los estudios citogenéticos de Palomino et al. (en preparación), sobre estas plantas, daban a un estudio como el presente, la posibilidad de interactuar y discutir resultados en un contexto enriquecedor.

Para elevar las potencialidades de los guajes como recurso, resulta necesario desarrollar dos grandes líneas de trabajo. Por un lado, experimentar tecnología nueva, utilizando como base a estas plantas. Por otro lado, también es necesario conocer el espectro de atributos contenidos en la variabilidad biológica de los guajes, así como las formas de uso y manejo que los campesinos dan a tal variabilidad.

En cuanto a la primera línea de trabajo, actualmente se cuenta con avances importantes en las investigaciones de Rodilies (1991); Arriaga (1991); Vargas-Mena (1991); Cervantes (en preparación) y Landa (1989), como parte de los estudios que impulsa el PAIR en "la Montaña de Guerrero". Tales investigaciones aportan conocimientos básicos para utilizar a *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* como un recurso forrajero y como un recurso para la restauración ambiental.

La presente investigación se inserta en la segunda línea de trabajo. Los conocimientos que se desprenden de ella pretenden, a mediano plazo, identificar aquellas plantas más apropiadas para el desarrollo de tal o cual línea de innovación tecnológica y aún más, pretenden contribuir a conocer la materia prima para el desarrollo del mejoramiento genético de estos recursos.

Las primeras observaciones efectuadas acerca del manejo de los guajes, así como las realizadas por Ma. del Carmen Vázquez con plantas del género *Porophyllum*, y las de Juan Luis Viveros con las palmas del género *Brahea*, permitieron iniciar una rica discusión a partir de contrastar la literatura sobre temas de domesticación, con nuestras propias observaciones. A lo largo de muchas discusiones y experiencias de campo, fuimos formulando las ideas centrales, alrededor de las cuales gira el presente trabajo.

De tal manera, esta tesis constituye un buen pretexto para discutir y alimentar las ideas e hipótesis que sobre el proceso de domesticación y el origen de la agricultura, han sido desarrolladas conjuntamente con Ma. del Carmen Vázquez y Juan Luis Viveros (Vázquez *et al.*, en preparación).

Constituye, igualmente, un pretexto para discutir algunas preocupaciones personales sobre la conservación de recursos genéticos y el vínculo que tienen investigaciones como la presente, con la atención de tal línea de trabajo.

El objeto de estudio en este "pretexto" son los guajes, particularmente el guaje colorado, *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*. He reunido la mayor cantidad de información que me ha sido posible sobre aspectos taxonómicos, arqueológicos y etnobotánicos que se han publicado sobre tales plantas, no con el afán de hacer tediosa la lectura de esta tesis, sino porque

constituye una de las bases necesarias para discutir las ideas centrales que presento.

Reuno también, algunos resultados e ideas de investigaciones realizadas sobre domesticación y origen de la agricultura, que me permiten apoyar las opiniones que sustento.

Enseguida presento un conjunto de observaciones sobre el uso y manejo de los guajes, obtenidas por medio de investigaciones etnobotánicas realizadas principalmente en la región mixteco-náhua-tlapaneca del estado de Guerrero, mejor conocida como "La Montaña". Tales observaciones constituyen la materia prima para sustentar la hipótesis de que el manejo humano influye en la variación de las poblaciones de guajes con las cuales interactúa, y que la magnitud de tal variación depende de la intensidad de los procesos de selección artificial. A su vez, la prueba de esta hipótesis permite discutir la suposición principal del trabajo: el hombre influye en la evolución de las plantas con las cuales interactúa, moldeándola de acuerdo con sus requerimientos, no sólo a través del cultivo, sino también a través de otras formas de manejo de las poblaciones de plantas.

En el capítulo VII se presentan los resultados del estudio de la variabilidad morfológica de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*. En éste se intenta poner a prueba la hipótesis arriba mencionada, con base en métodos estadísticos. Se analizan caracteres de vainas y semillas considerando que, de acuerdo con la información etnobotánica, sobre estos caracteres actúa directamente la selección artificial. Se compara la variabilidad de tales estructuras entre individuos y entre poblaciones de guajes que se encuentran sometidas a diferentes formas de manejo. Se encuentran diferencias significativas entre las poblaciones, lo que permite sugerir que la selección artificial sobre los guajes tiene una expresión importante a nivel poblacional. Se

analiza también la importancia relativa de los caracteres estudiados para explicar la variabilidad de los individuos y de las poblaciones.

El análisis de la variabilidad que se efectuó en esta investigación, es todavía incompleto. Por el momento es sólo una primera aproximación a un problema harto complejo. Quedan pendientes aún estudios sobre aspectos morfológicos más generales de la planta; sobre la naturaleza de los compuestos secundarios y la variabilidad con la cual se presentan en las diferentes poblaciones, así como su significado biológico; sobre la variabilidad estructural de las semillas y el comportamiento germinativo. Faltan también estudios detallados sobre el sistema reproductivo y genética de poblaciones. Todos estos estudios son de gran importancia para ampliar y precisar la visión que hoy se tiene del problema.

No obstante, como primera aproximación, este trabajo es una experiencia metodológica que será de utilidad para investigaciones futuras. Esta experiencia metodológica es quizás el aporte más importante de la tesis, sobre todo considerando la escasez de estudios de domesticación en plantas perennes.

INDICE

PREFACIO	i
INDICE	vi
INDICE DE FIGURAS	ix
INDICE DE CUADROS	xii
INTRODUCCION	1
1. El proceso de domesticación	1
2. Algunos Problemas actuales en el Estudio de la Domesticación.	11
3. Una Hipótesis sobre el Proceso de Domesticación	18
4. Importancia del área Mesoamericana en el Estudio de la Domesticación.	26
5. El "Guaje Colorado" <i>Leucaena esculenta</i> (Moc. et Sessé ex A.DC.) Benth. como Objeto de Estudio.	27
6. Planteamiento del problema	30
AREA DE ESTUDIO	35
METODO DE INVESTIGACION	41
1. Exploración etnobotánica.	41
A) Revisión bibliográfica.	41
B) Recorridos de campo y colectas etnobotánicas.	42
C) Colectas Etnobotánicas en Mercados.	44
2. Estudio de la variabilidad morfológica de <i>Leucaena</i> <i>esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>	45
3. Estudio de la variabilidad en poblaciones silvestres, manejadas y cultivadas de <i>Leucaena</i> <i>esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>	46
4. Análisis estadísticos de la variabilidad de <i>Leucaena</i> <i>esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>	53
A) Métodos Multivariados.	53
B) Análisis de Varianza.	57

ASPECTOS BOTANICOS DEL GENERO <i>Leucaena</i> Benth.	59
1. Situación taxonómica del género <i>Leucaena</i>	59
2. Descripción.	62
3. Aspectos genéticos.	64
A) Número cromosómico básico y ploidía	64
B) Hibridación	65
C) Características de los cromosomas	67
4. Distribución.	68
5. Compuestos secundarios.	69
6. Plagas.	70
7. Patrones de variación observados de acuerdo con las condiciones eco-geográficas.	71
ASPECTOS TAXONOMICOS DE <i>Leucaena esculenta</i> (Moc. et Sessé ex A. DC.) Benth.	75
1. Introducción.	75
2. Descripción.	76
3. Características generales de los taxa subespecíficos de <i>Leucaena esculenta</i>	77
4. Comentarios a los sistemas de clasificación de la especie <i>Leucaena esculenta</i>	86
ETNOBOTANICA DE <i>Leucaena esculenta</i>	91
1. Evidencias arqueológicas.	91
2. Aspectos etnohistóricos.	100
A) Códices.	100
B) Toponimia.	101
C) Crónicas y relaciones.	104
3. Registros etnobotánicos para el género <i>Leucaena</i>	110
4. Las potencialidades de los guajes como recursos.	113
A) Usos potenciales.	113
B) Fitomejoramiento.	118
5. Aspectos etnobotánicos de <i>Leucaena esculenta sensu lato</i> en "la Montaña de Guerrero".	120
A) Nomenclatura indígena.	120
B) Usos	123
C) Manejo.	126
LA VARIABILIDAD MORFOLOGICA DE <i>Leucaena esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>	147
1. Introducción.	147
2. Análisis Multivariados	153
A) Análisis de Agrupamiento	153
B) Análisis de Componentes Principales	156
C) Análisis Discriminante	163
3. Métodos Univariados de Análisis de Varianza.	167

DISCUSION	183
1. El proceso de domesticación en <i>Leucaena esculenta</i>	183
2. El proceso de domesticación y el origen de la agricultura en Mesoamérica.	190
3. Perspectivas.	192
A) Propuestas para el estudio de la variabilidad de los guajes.	192
B) La conservación de los recursos genéticos.	202
CONCLUSIONES	205
REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS	209
ANEXO No.1 MATRIZ BASICA DE DATOS	223
ANEXO No.2 SISTEMAS DE CLASIFICACION DEL GENERO <i>Leucaena</i> Benth.	227
ANEXO No.3 VALORES DEL AGRUPAMIENTO POR EL METODO UPGMA	233

INDICE DE FIGURAS

Figura No.1 Area de estudio.	36
Figura No.2 Perfil altitudinal de las poblaciones de guaje estudiadas en el Municipio de Alcozauca, Gro.	39
Figura No.3 Caracteres morfológicos considerados en el análisis de la variabilidad de los guajes.	48
Figura No.4 <i>Leucaena esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>	79
Figura No.5 Comportamiento fenológico de <i>Leucaena esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i> en Alcozauca, Gro. (Tomado de Arriaga, 1991)	82
Figura No.6 Cambios temporales en la proporción de alimentos entre los habitantes del Valle de Tehuacán (Tomada de Mac Neish, 1967).	95
Figura No.7 Glifo de Oaxaca	101
Figura No.8 Glifo de Oaxtepec	102
Figura No.9 Glifos de toponímicos relacionados con los guajes	103
Figura No.10 Hoaxin	107
Figura No.11 Tlaplhoaxin (Tomado del Códice Badiano)	109
Figura No.12 Evidencias de una recolección intensa de guajes.	128
Figura No.13 Recolectores de guaje.	129

Figura No.14 Población manejada mediante tolerancia selectiva. Aspecto general de los parches de vegetación y áreas abiertas al cultivo.	132
Fig No.15 Individuos de guaje tolerados en campos de cultivo.	134
Figura No.16 A. Aspectos del cultivo de <i>Leucaena esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i> . a) Huerto con monocultivo de guajes (San Juan Ixcaquixtla, Pue.) b) Solar mixteco con guajes (Alcozauca, Gro.)	136
Figura No.16 B. Aspectos del cultivo de <i>Leucaena esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i> . a) Asociado con trigo (San Juan Ixcaquixtla, Pue.) b) Asociado con maíz (San Juan Ixcaquixtla, Pue.)	137
Figura No.16 C. Aspectos del cultivo de <i>Leucaena esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i> . Bordos de terrazas.	138
Figura No.16 D. Aspectos del cultivo de <i>Leucaena esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i> . Siembra directa.	139
Figura No.16 E. Aspectos del cultivo de <i>Leucaena esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i> . Siembra indirecta: a) en botes y b) en cazuela.	140
Figura No.17 Fenograma de similitud entre las tres poblaciones de <i>Leucaena esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>	154
Figura No.18 Gráfica bidimensional: Primer y Segundo Componentes Principales.	159
Figura No.19 Gráfica bidimensional: Primer y Tercer Componentes Principales.	160
Figura No.20 Gráfica de valores discriminantes de los individuos de <i>Leucaena esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>	165
Figura No.21 Medias e intervalos de confianza (M.D.S.) para las variables relacionadas con el tamaño de las semillas	169
Figura No.22 Medias e intervalos de confianza (M.D.S.) para las variables relacionadas con el tamaño de la vaina	171
Figura No.23 Medias e intervalos de confianza (M.D.S.) para las variables relacionadas con las dimensiones del intersepto	173

Figura No.24 Medias e intervalos de confianza (M.D.S.) en los caracteres "longitud del estípite" y " grosor del septo medio"	175
Figura No.25 Medias e intervalos de confianza (M.D.S.) en el carácter "ancho del margen de la vaina"	177
Figura No.26 Medias e intervalos de confianza (M.D.S.) para las variables relacionadas con la disponibilidad de semillas	179

INDICE DE CUADROS

CUADRO No.1 Especies y subespecies del género <i>Leucaena</i> Benth. en los sistemas de clasificación de Zárate (1984) Y Brewbaker (1984)	61
CUADRO No.2 Número cromosómico y niveles de ploidía en las especies del género <i>Leucaena</i> (Brewbaker, 1984)	64
CUADRO No.3 Número cromosómico en siete taxa del género <i>Leucaena</i> . (Con base en Palomino <i>et al.</i> , en preparación).	65
CUADRO No.4 Hibridación interespecífica en el género <i>Leucaena</i> (Sorensson <i>et al.</i> , 1984).	67
CUADRO No.5 Porcentaje promedio de mimosina en 10 especies del género <i>Leucaena</i> . (Con base en Brewbaker y Kaye, 1981).	70
CUADRO No.6 Especies de <i>Leucaena</i> atacadas por <i>Acanthoscelides</i> spp. (Con base en Johnson, 1983).	71
CUADRO No.7 Fertilidad de las cruzas entre <i>Leucaena esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i> y el resto de las especies del género <i>Leucaena</i> (Tomado de Sorensson y Brewbaker, mecanografiado).	87
CUADRO No.8 Restos arqueológicos de <i>Leucaena esculenta</i> en las cuevas de Guilá Naquitz, Oaxaca (con base en Smith, 1986).	91
CUADRO No.9 Restos arqueológicos de <i>Leucaena</i> spp. en las cuevas del Valle de Tehuacán, Puebla. (Con base en Smith, 1967 y Mac Neish, 1967).	94

CUADRO No.10 Importancia relativa de <i>Leucaena esculenta</i> en la alimentación de los pobladores del Valle de Tehuacán, Puebla (Con base en Mac Neish, 1967).	96
CUADRO No.11 Plantas registradas por Hernández (1957) agrupadas en la categoría HOAXIN por los antiguos mexicanos.	108
CUADRO No.12 Contenido nutricional de semillas de <i>Leucaena esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i> . (Análisis químico proximal. % en base seca).	126
CUADRO No.13 Presencia de <i>Leucaena esculenta</i> subsp <i>esculenta</i> en los huertos de Alcozauca, Gro.	143
CUADRO No.14 Información general sobre los individuos de la población Silvestre.	150
CUADRO No.15 Información general sobre los individuos de la población Manejada.	151
CUADRO No.16 Información general sobre los individuos Cultivados.	152
CUADRO No.17 Caracteres analizados.	153
CUADRO No.18 Matriz de Valores Característicos.	157
CUADRO No.19 Matriz de Vectores Característicos	157
CUADRO No.20 Resultados del Análisis Discriminante.	163
CUADRO No.21 Clasificación de los individuos en grupos con base en el Análisis Discriminante.	164
CUADRO No.22 Importancia relativa del los caracteres estudiados para la discriminación de las poblaciones .	166
CUADRO No.23 Análisis de varianza para los caracteres relacionados con las dimensiones de las semillas (al 95% de confianza).	168
CUADRO No.24 Prueba de Tukey para los análisis de varianza efectuados sobre los caracteres relacionados con las dimensiones de las semillas.	170
CUADRO No.25 Análisis de varianza para los caracteres relacionados con el tamaño de la vaina (95% de confianza).	172

CUADRO No.26 Pruebas de Tukey para los análisis de varianza efectuados sobre los caracteres relacionados con el tamaño de las vainas.	172
CUADRO No.27 Análisis de Varianza para los caracteres relacionados con el Tamaño de los Interseptos y Septo Medio de las Vainas.	174
CUADRO No.28 Pruebas de Tukey para los Análisis de Varianza efectuados sobre los caracteres relacionados con el Tamaño de los Interseptos y Septo Medio de las Vainas.	174
CUADRO No.29 Análisis de Varianza para la Longitud del Estípite y Ancho del Márgen de la Vaina (95% de Confianza).	176
CUADRO No.30 Prueba de Tukey para el Análisis de Varianza de la Longitud del Estípite y Ancho del Márgen de la Vaina.	176
CUADRO No.31 Análisis de Varianza para los caracteres "Número de Interseptos", "Número de Semillas", "Número de Semillas Abortadas" y "Número de Semillas Depredadas". (95% de Confianza).	180
CUADRO No.32 Pruebas de Tukey para los Análisis de Varianza efectuados sobre los caracteres "Número de Interseptos", "Número de Semillas", "Número de Semillas Abortadas" y "Número de Semillas Depredadas".	181
CUADRO No.33 Caracteres que presentaron diferencias significativas en los Análisis de Varianza univariados.	182

I

INTRODUCCION

1. El proceso de domesticación

Generalmente se reconoce la domesticación como un proceso evolutivo, en el cual la fuerza transformadora determinante es la selección humana, y el resultado es un conjunto de modificaciones morfo-fisiológicas fijadas genéticamente (Harlan, 1975; Hawkes, 1983; Schwanitz, 1966). Harris y Hillman (1989) se refieren a la domesticación, "en sentido ortodoxo", como "...la intervención humana en el sistema reproductivo de las plantas, dando como resultado modificaciones genéticas y/o fenotípicas".

La mayor parte de los autores también coincide en que la diferencia fundamental entre las plantas domesticadas y las silvestres y arvenses, es el grado elevado de dependencia que han adquirido, con respecto al hombre, para sobrevivir y reproducirse. A lo largo del proceso de domesticación, la selección humana modifica fuertemente la estructura y comportamiento de las plantas, de acuerdo con el interés cultural para usar la planta o alguna de sus partes o bien, de acuerdo con la tecnología para su manejo y el hábitat en el cual el hombre las propaga. Estas modificaciones pueden presentarse en menor o mayor grado, de acuerdo con la intensidad con la que actúa la

selección humana sobre las plantas, llegando a imposibilitar el crecimiento y reproducción de éstas en los hábitats naturales.

En "El Origen de las Especies", Darwin (1979) analizó por primera ocasión los aspectos de la selección artificial, "conciente" (o "metódica") e "inconciente", a partir de la cual ha podido generarse la extraordinaria variabilidad de plantas y animales domésticos. Este análisis no sólo permitió proponer soluciones al problema del origen de los seres vivos que el hombre ha domesticado sino que, además, sugirió los mecanismos que podían explicar los cambios que estos seres vivos han desarrollado a partir de sus ancestros silvestres. Más aún, este análisis sentó la base para entender los procesos de evolución por medio de la selección natural y con ello la Teoría de la Evolución, que constituye la columna vertebral de la Biología moderna.

En los años posteriores a los trabajos de Darwin y hasta el presente, las investigaciones sobre el proceso de domesticación han continuado las siguientes vertientes principales:

- a) El Centro de Origen de las Plantas Cultivadas.

Para las investigaciones que buscan conocer el proceso de domesticación con una visión retrospectiva, algunos de los primeros problemas que surgieron fueron cómo y dónde se domesticaron las plantas que se cultivan en la actualidad.

Los primeros trabajos que intentaron resolver el problema, tuvieron un carácter enciclopédico, reuniendo el conjunto de información generada hasta su momento (Williams, 1985). Son de destacarse como pioneros los trabajos de De Candolle (1866, *cit.* in Williams, 1985), en los cuales se encuentra una importante

recopilación de estudios arqueológicos, botánicos, históricos y lingüistas.

Es Vavilov (1926 y 1949-50) quien desarrolló por primera vez una base metodológica para conocer los centros de origen de las plantas cultivadas, considerando los sitios con mayor diversidad de la especie en cuestión, así como con la presencia de parientes silvestres.

Posteriormente, Harlan (1975) y Hawkes (1983) desarrollaron la teoría iniciada por Vavilov, apoyándose más fuertemente en el registro arqueológico y en estudios de caso de algunas especies de plantas. Estas investigaciones han permitido una mayor precisión en la ubicación de los principales centros de domesticación de plantas en el mundo. Entre éstos, cabe señalar, destaca el área conocida como Mesoamérica.

b) El Origen de la Agricultura.

El esclarecimiento del origen de la agricultura es una preocupación común en todas las investigaciones sobre el proceso de domesticación.

La idea de que el surgimiento de la agricultura marcó hitos cruciales en la historia de la humanidad, se encontraba presente ya en los trabajos que sentaron la base de la Antropología contemporánea (Morgan, s.f.; Marx, 1978; Godelier, 1980). Sin embargo, en aquel tiempo la arqueología de Grecia, Roma, China, el Cercano Oriente y Mesoamérica, aún no se había desarrollado (Godelier, 1980). No es sino hasta finales de la década de 1940 y principios de la de 1950, cuando Braidwood *et al.* (1956 y 1957 *cit. in* Godelier, 1980) descubrieron los restos de las primeras comunidades aldeanas en Jarmo, Irak y con ello, las evidencias más antiguas de la agricultura. Junto a éstas, las

investigaciones que Mac Neish y colaboradores efectuaron en el área mesoamericana, entre las décadas de 1950 y 1960 (Mac Neish, 1958; Byers, 1967), comenzaron a mostrar evidencias de las primeras experiencias humanas en el manejo agrícola de las plantas.

Invariablemente, las investigaciones acerca del proceso de domesticación derivan hipótesis y teorías acerca del origen de la agricultura. Cada una de las teorías planteadas constituye andamiajes conceptuales de gran importancia. Pareciera que los trabajos de domesticación tuvieran dos centros de engranaje teórico: por un lado, la Teoría de la Evolución y, por el otro, las teorías sobre el Origen de la Agricultura.

Las evidencias arqueológicas, así como las investigaciones botánicas, etnobotánicas y biosistemáticas, poco a poco han venido respondiendo a las preguntas de cuándo, cómo, dónde y porqué se originó la agricultura.

En la actualidad se encuentra publicada una gran cantidad de trabajos que aportan puntos de vista acerca del origen de la agricultura. Entre éstos, son de destacarse los de Vavilov (1926); Anderson (1952); Heiser (1969); Mangelsdorf et al. (1967); Sauer (1952); Harlan (1975); Hawkes (1983); Rindos (1982) y Hernández-X (1985). En estos trabajos puede encontrarse una gran diversidad de respuestas a las preguntas arriba mencionadas. Esto se debe en parte a que las evidencias con que se cuenta en la actualidad no son lo suficientemente contundentes. Pero también se debe a que existen diferentes maneras de conceptualizar el término "agricultura". Así, mientras Harlan (1975) define a la agricultura como el cultivo de generaciones sucesivas de plantas, Smith (1967) considera que la agricultura "...en cualquier forma, implica favorecer plantas útiles sobre plantas no útiles". Hernández-X (1985) define a la agricultura

"...como la modificación conciente del medio ecológico por el hombre, con el fin de auspiciar el desarrollo de especies vegetales y animales seleccionadas y modificadas, con el fin de producir los materiales que satisfagan las necesidades del conjunto humano." y también la define como "...el conjunto de habilidades y conocimientos científico-tecnológicos para la producción de satisfactores antropocéntricos por medio del manejo de los recursos naturales renovables y no renovables". No obstante, todos los autores coinciden en que la agricultura es resultado de una evolución en la tecnología para producir satisfactores humanos. También coinciden en que la agricultura "...se inició hace unos once mil años en la región del Cercano Oriente y hace unos nueve mil años en México, aparentemente en forma independiente" (Hernández-X, 1985).

No obstante, Leaky (1983) sostiene, con base en evidencias arqueológicas, que los hombres de la Edad Glacial, hace aproximadamente 30,000 años, ejercían ya un control importante sobre sus recursos alimenticios, tanto animales como vegetales. Este autor considera que el período conocido como Revolución Agrícola, en el cual ocurrieron grandes cambios rápidamente, es mas bien el resultado de un cambio de énfasis en las actividades para subsistir, con las cuales el hombre ya estaba familiarizado. La virtud de este autor es ubicar en el tiempo un período de la historia humana en el cual parecen haberse intensificado y diversificado experiencias de manejo sobre las plantas que resultan fundamentales para explicar el éxito tan explosivo de la agricultura hace alrededor de 10,000 años.

En Ucko y Dimbley (1969) y en Harris y Hillman (1989) se recopila una buena parte de las ideas que sobre este tema se han generado en las dos últimas décadas.

c) Estudios de Caso.

Dentro de esta vertiente, los estudios buscan reconstruir la evolución bajo procesos de domesticación, de una especie o de grupos de especies afines. Entre los estudios más importantes se pueden citar los de Mangelsdorf, *et al.* (1967), Mac Neish (1964 a; 1964 b y 1967), Hernández-X. (1985) y Hernández-X. y Paczka (1985) con *Zea mays*; Kaplan, *et al.* (1973) y Delgado (1988) con *Phaseolus*; Pickersgill (1969) y Pickersgill y Heiser (1976) con *Capsicum*; Harlan y Zohary (1966) con los complejos de *Triticum* y *Hordeum* y Hawkes (1963) con *Solanum*.

Como producto de tales estudios, se ha generado una gran cantidad de información desde el punto de vista sistemático, ecológico, arqueológico y taxonómico, que resulta muy valiosa para hacer generalizaciones acerca de la naturaleza y las características de los procesos de domesticación.

d) La Domesticación como un Proceso Actual.

Otro enfoque en el estudio de la domesticación de plantas, es la exploración de los procesos que ocurren actualmente sobre las plantas silvestres y arvenses. Este enfoque incluye además, los estudios sobre la generación empírica de diversidad genética en plantas cultivadas. Particular relevancia en esta línea, tienen los trabajos desarrollados en plantas arvenses, tales como los de Davis y Bye (1982) con *Jaltomata*; Williams (1985) y Mera (1987) con *Physalis*; Zárate (1987) con *Chenopodium*; Mapes y Bye (1990) con *Amaranthus* y Vázquez (1991) con *Porophyllum*. Destacan también los de Colunga (1984) con *Opuntia*. En todas estas investigaciones ha sido crucial el estudio etnobotánico detallado acerca del manejo de tales especies entre las étnias de México, y revelan la importancia que tiene la Etnobotánica en el

esclarecimiento de los procesos de variación en las poblaciones de plantas.

Con base en los trabajos de Harlan (1975), Hawkes (1983) y Schwanitz (1966), es posible extraer un conjunto de postulados generales sobre los procesos de evolución bajo domesticación. Entre los más importantes se pueden mencionar:

- 1) La domesticación no es un evento repentino, como pensaba Childe (1954) al plantear su teoría de la "Revolución Neolítica", sino un proceso continuo. En este sentido, la evolución bajo domesticación es un proceso semejante al de la evolución orgánica que ocurre en la Naturaleza.
- 2) En la evolución bajo domesticación, la fuerza evolutiva determinante es la acción del hombre y, de manera particularmente relevante, la selección artificial, en el sentido que la describe Darwin (1979).
- 3) A lo largo del proceso de domesticación, la acción humana determina transformaciones morfo-fisiológicas que se fijan genéticamente en las poblaciones de plantas. Este hecho permite diferenciar entre una planta simplemente cultivada y una domesticada. El cultivo implica la propagación de plantas en un ambiente creado por el hombre y generalmente involucra plantas domesticadas. Sin embargo, en otros casos el cultivo involucra la siembra de propágulos obtenidos en poblaciones de plantas silvestres y arvenses. En estos casos, la acción no implica necesariamente una selección ni tampoco, necesariamente, cambios genéticos. De manera que el cultivo de una planta no es siempre un sinónimo de domesticación, ni una planta cultivada es necesariamente una planta domesticada.

4) Las plantas domesticadas presentan un conjunto de rasgos morfofisiológicos que las diferencia de las arvenses y silvestres. Entre los más importantes se cuentan:

- i Reducida capacidad competitiva con respecto a otras especies. Por lo general, las plantas domesticadas son incapaces de sobrevivir en comunidades vegetales naturales. Esta situación es un resultado del proceso de adaptación a los ambientes creados por el hombre y a la modificación estructural y de comportamiento que determina la selección humana.

- ii Pérdida de mecanismos de protección. Las plantas poseen generalmente, mecanismos estructurales y/o químicos de protección contra los depredadores, muchos de los cuales han sido eliminados por el hombre durante el proceso de selección con el fin de hacer más fácil su uso y manejo.

- iii Gigantismo y reducción del número de estructuras seleccionadas. En general, las partes de las plantas usadas por el hombre tienen un tamaño notablemente más grande en las plantas cultivadas en comparación con las de sus parientes silvestres. En ocasiones, por efecto de pleiotropismo y genes ligados, el gigantismo se presenta también en partes no utilizadas por el hombre. Casi siempre el aumento en el tamaño de algunas partes está acompañado de la reducción del número de éstas.

- iv Amplio espectro de variabilidad morfológica y fisiológica. Este hecho puede explicarse debido a las diferentes rutas de selección que se han seguido en una misma especie, en distintas condiciones ambientales y culturales.

- v Reducción o pérdida de los mecanismos naturales de dispersión. Esto es particularmente importante en las plantas cuyas semillas son comestibles. La selección de este carácter permitió evitar la pérdida de semillas y logró que éstas permanecieran en la planta hasta la cosecha.
- vi Reducción del número de propágulos e incremento de su tamaño. Este carácter ha sido seleccionado directamente cuando los propágulos (semillas o tubérculos, por ejemplo) son la parte estructural útil. Sin embargo, también puede estar relacionado con la selección sobre la eficiencia reproductiva. Al respecto, Harper (1967 y 1983) y Grime (1979) sostienen que el tamaño de la semilla se encuentra estrechamente relacionado con la sobrevivencia de las plántulas.
- vii Pérdida del letargo de las semillas. En las plantas cultivadas, la reducción del letargo de las semillas, la homogeneización del disparo de la germinación y su acoplamiento al ritmo de las actividades tecnológicas, son rasgos que generalmente se seleccionan con el fin de facilitar su manejo.
- viii Cambios en el ciclo de vida. Muchas plantas perennes han sido seleccionadas para un comportamiento anual y viceversa. Es posible fijar este carácter gracias a que, como muestran algunos estudios (Silvertown, 1983 y 1984), el ciclo de vida de las plantas presenta una gran plasticidad.
- 5) La mayoría de los estudios de caso se han realizado en plantas anuales, muchas de las cuales son productoras de semillas. Con base en estas investigaciones, se ha propuesto

que la ruta de evolución más probable de las plantas cultivadas, tiene su punto de partida en plantas colonizadoras capaces de invadir las zonas ocupadas por el hombre. Muchas de las especies de plantas cultivadas presentan formas no domesticadas con un comportamiento de arvenses, capaces de ocupar los hábitats antropogénicos, expresando diferentes grados de dependencia con respecto al hombre.

Vavilov (1926), Sauer (1952) y Anderson (1954), propusieron que las formas silvestres de las actuales plantas domesticadas primeramente invadieron los hábitats perturbados por el hombre, posteriormente evolucionaron como malezas alrededor de los "basureros" y, eventualmente, fueron domesticadas.

De acuerdo con De Wet y Harlan (1975), las plantas arvenses evolucionaron y continúan evolucionando en los hábitats creados por el hombre, siguiendo tres vías principales: a) como colonizadoras, adaptándose a los hábitats de perturbación continua por medio de selección natural; b) como producto de la hibridación entre formas silvestres y domesticadas; y c) a partir de poblaciones de plantas domesticadas abandonadas, las cuales logran restablecer sus mecanismos de dispersión y protección por presiones de selección natural.

De Wet y Harlan (1975) consideran que el proceso de domesticación se inició sólo hasta que el hombre cultivó generaciones sucesivas de una planta. Con respecto a las plantas que producen semillas comestibles, sostienen que llegaron a ser domesticadas sólo hasta después de plantar, sucesivamente, numerosas generaciones de semillas obtenidas de una población cultivada. De manera similar, plantean que los tubérculos debieron ser recolectados, cultivados, cosechados y vueltos a cultivar sucesivamente, efectuando selección artificial en cada

generación. Plantean además, que el conocimiento de que la propagación de las plantas era un medio para incrementar el tamaño de la población y la producción, probablemente era ampliamente conocido entre los cazadores-recolectores, mucho antes de la domesticación. No obstante, sostienen que "La recolección, la siembra y otras prácticas de labranza que llevaron a cabo los cazadores-recolectores, no condujeron a la domesticación."

2. Algunos Problemas actuales en el Estudio de la Domesticación.

Aunque los estudios de domesticación han generado información valiosa sobre la evolución determinada por la acción del hombre, quedan aún por resolverse muchas interrogantes acerca del cómo y el porqué de este proceso.

Al respecto, Bye (1985) sostiene que es necesario conocer "Cómo conoce la gente un recurso, cómo lo valora a corto o largo plazo y cómo lo manipula". Sostiene además, que es necesario explicar los cambios en la diversidad de las especies de plantas utilizadas por el hombre, y que ello requiere una mayor información de aspectos biológicos y ecológicos. Sostiene finalmente, que aún hace falta mucho por hacer en cuanto a "La caracterización, identificación e interpretación de las plantas con base en sus restos arqueológicos, documentos históricos y colecciones de museo".

En los estudios de caso es necesario poner más énfasis en reconocer cómo utilizan, manejan y valoran los recursos los grupos humanos que directamente interactúan con las plantas silvestres y cultivadas. Esta información es de fundamental importancia para conocer cómo se encuentran operando actualmente los procesos selectivos del hombre sobre las plantas. En esta línea de investigación, la Etnobotánica tiene un papel muy

importante a desarrollar, siempre y cuando logre trascender el plano descriptivo de los procesos y penetre al plano de la causalidad.

Es importante señalar que dentro de los estudios de caso, la mayor parte del conocimiento que se tiene en la actualidad sobre los procesos de domesticación, está sustentado en investigaciones sobre plantas anuales. Falta aún mucho por hacer para conocer como opera el proceso de domesticación en plantas perennes.

De manera similar, mucho del conocimiento sobre domesticación está sustentado en ejemplos de especies cultivadas por el hombre, y gran parte de la investigación ha estado dirigida a contestar cuándo, cómo y porqué se les cultivó. Sin embargo, en los últimos veinte años han tomado impulso las investigaciones etnográficas y etnobotánicas dirigidas a conocer cómo ocurren los procesos de domesticación en sociedades cazadoras-recolectoras de la actualidad (Harris y Hillman, 1989). En estas investigaciones se encuentran evidencias de una gran diversidad de formas de manejo de las plantas, las cuales ofrecen la posibilidad de conocer las consecuencias evolutivas del manejo humano sobre las plantas, no sólo mediante el cultivo.

Es importante advertir que para algunos autores los conceptos de los términos "cultivo" y "manejo agrícola" son suficientemente amplios como para incluir las diversas formas de manejo de las plantas, aparte de la recolección. Por ejemplo, Hernández-X (*cit. in* Mera, 1987) define el término "cultivo" como "...la modificación físico-biótica del habitat en que prosperan las poblaciones vegetales". En el mismo sentido, Colunga (1984) define el término "manejo agrícola" como "...la modificación de las poblaciones vegetales y del ecosistema en que habitan para la obtención de productos antropocéntricos". No obstante, en el presente trabajo se ha considerado conveniente emplear el término

"cultivo" en el sentido de una forma específica de manejo del ambiente y de las poblaciones de plantas, mediante el cual el hombre propaga las estructuras reproductivas de las plantas en ambientes artificiales, en los cuales el hombre manipula los elementos físicos, químicos y biológicos. Se ha considerado conveniente utilizar esta definición, con el fin de apreciar con mayor detalle otras formas de manejo de las plantas, en las cuales también se involucra la producción de satisfactores para el hombre, y también se hace mediante la modificación de los ecosistemas.

Entre las investigaciones dirigidas a conocer otras formas de manejo de las plantas en las sociedades humanas, vale la pena destacar las de Groube (1989), quien encontró evidencias arqueológicas que demuestran una intensa actividad humana modificando los bosques en Papua, Nueva Guinea, durante el Pleistoceno Tardío (hace aproximadamente 30.000 años). Groube explica que esta forma de manejo de la vegetación favorecía la caza de algunos marsupiales terrestres y permitía el incremento en la disponibilidad de diversas especies de plantas comestibles. Al igual que otros autores (Shipek, 1989; Hillman, 1989 y Persall, 1989, por ejemplo), Groube encontró que muchas especies de plantas comestibles se ven favorecidas en los sitios perturbados de la vegetación. Desde este punto de vista, sostiene que "...el principal propósito de los habitantes del bosque en el Sahuland, buscando mejorar los recursos comestibles, sería incrementar el área de perturbación, abriendo el dosel y favoreciendo la obtención de comida". Sostiene que bajo tal forma de manejo, los hombres de Nueva Guinea favorecían la abundancia de plantas comestibles tales como "yames", "plátanos", "taros", "sago" y *Pandanus*.

Hillman (1989) encontró en Egipto que la recolección anual de tubérculos de *Cyperus rotundus* favorece el crecimiento de la planta. Descubrió que en las poblaciones recolectadas, la producción de tubérculos jóvenes es más rápida que en las poblaciones no recolectadas. En esta zona, los recolectores actuales eliminan a los competidores de la gramínea que les interesa. El autor sostiene que es muy posible que los recolectores que vivieron en esta zona durante el Paleolítico (hace 18.000 o 17.000 años), hayan desarrollado un sistema de explotación que incluía el reemplazo de unas especies por otras, la eliminación de los competidores y una forma de labranza del suelo que favorecía el crecimiento de las plantas útiles.

Schneider (1972 cit. in Sanders, 1985) encontró evidencias de que en la Inglaterra del mesolítico se efectuaron quemas intencionales en algunas áreas del bosque, con el fin de inducir el crecimiento de arbustos secundarios y aumentar la densidad de plantas utilizadas por los seres humanos (en especial algunas avellanas y una gran variedad de bayas).

Shipek (1989) señala que en California, los Kumeyaay usaban el fuego para promover el crecimiento de plantas comestibles nativas en áreas de chaparral, así como la plantación de encinos (*Quercus* spp.): la palma *Washingtonia filifera*; *Prosopis* sp.; *Prunus* sp.; el pino piñonero *Pinus torreyana*; *Arctostaphylos* sp.; *Ceanothus* sp.; *Vitis* sp.; *Agave* spp.; *Yucca* sp.; *Artemisia* sp.; *Salvia* sp., y muchas especies de cactáceas, todas ellas silvestres, en sitios diferentes a su habitat natural, cercanos a los pueblos donde se establecían. También muestra evidencias de que los Kumeyaay proporcionaban a esas plantas, cuidados tales como podas y eliminación de competidores y depredadores, para mejorar su producción.

Steward (1938 *cit. in Sanders, 1985*) describe cómo los indígenas Paiute de California inundaban las praderas silvestres mediante un sistema de canales, con el fin de elevar la productividad de una gramínea básica en su alimentación.

Bye (1985) ejemplifica una forma de manipulación de las poblaciones de pinos piñoneros, que efectuaban los pueblos del Suroeste de los Estados Unidos, con el fin de incrementar la producción de piñones.

Rhoads (1980 *cit. in Groube, 1989*) y Wijazaek y Poraitok (1981 *cit. in Groube, 1989*), encontraron que en Papua, Nueva Guinea, la producción actual de "sago" raramente requiere la plantación de árboles. Encontraron que ésta mas bien se realiza a partir del mantenimiento de las poblaciones naturales, mediante la eliminación de árboles de otras especies, y promoviendo el crecimiento de las plántulas de "sago", mediante la tala de individuos viejos. Barth (1975 *cit. in Groube, 1989*) y Sorenson (1976 *cit. in Groube, 1989*) indican que, en la misma zona, existe un manejo de *Pandanus* similar al del "sago".

Hallam (1989) observó que en Australia, los recolectores emplean técnicas que permiten mejorar el crecimiento y aumentar la abundancia de plantas con rizomas y tubérculos. Muestra que las excavaciones que se realizan para extraer las partes subterráneas, aflojan y aerean el suelo, con lo cual se mejoran las condiciones para el establecimiento y crecimiento de las plantas de interés. Vió además, que los recolectores separan los tubérculos muertos, y que con ello también se favorece el crecimiento de dicha planta. Señala que los recolectores dejan intactas las partes aéreas de la planta y que unicamente toman uno o dos de los tubérculos, regresando a recolectar la misma planta al año siguiente. Durante la recolección dejan tubérculos

en el mismo sitio, o en otros, aumentando el número de plantas disponibles.

Bye (1985) encontró que "El seguimiento de la recolección de algunos bulbos (*Allium* spp.) por los Tarahumara, indica que éstos regresan a los sitios en donde colectaron previamente, en los valles húmedos y abiertos del bosque de pino-encino. Prefieren colectar los bulbos más grandes, y al hacer esto, liberan los bulbillos laterales en los sitios perturbados. Se rompen también las raíces de otras plantas perennes, con lo cual se reduce la severa competencia con otras especies durante algunos años. La comparación entre los sitios colectados y los no colectados (escogidos al azar), muestra que hay significativamente más cebollas en los sitios manipulados por los humanos que en los sitios "silvestres". Además, estos sitios se mueven en el espacio, a través del tiempo, debido al crecimiento lateral de los bulbillos. Los Tarahumara son concientes de las consecuencias de sus actividades y han extendido la distribución local de las cebollas al plantar bulbillos en los corrales, escogiendo para ello los más grandes. Claramente, la manipulación del hábitat local y la población de plantas tiene una influencia crucial en la productividad del sistema."

Barrera (1981) señaló que "...la huerta familiar maya no es otra cosa, en principio, que un resultado del manejo de la selva misma o de sus elementos."

Alcorn (1980) observó que "Entre los huastecos, el manejo de las plantas no cultivadas involucra dos tipos de manipulación: la manipulación de la vegetación en masa y la manipulación de los individuos". Sostiene además, que "Las prácticas de manipulación influyen potencialmente en la evolución de las plantas en lo individual así como en la evolución de las comunidades vegetales, afectando la distribución y los parámetros de la población."

Viveros y Casas (1985) encontraron ejemplos de quemas intencionales que realizan los mixtecos de "La Montaña" de Guerrero, con el fin de aumentar la densidad de pastos forrajeros y fomentar el crecimiento vegetativo de la palma *Brahea dulcis*, utilizada intensamente en la elaboración de artesanías para el mercado.

Estas observaciones hacen factible suponer que hayan ocurrido y ocurran aún prácticas similares de manejo del bosque para aumentar la disponibilidad de plantas tales como *Quercus*, *Prosopis*, *Leucaena* y otras que han jugado un papel muy importante en la subsistencia de las poblaciones humanas de México desde hace miles de años, sin que necesariamente se haya llegado a su cultivo.

Uno de los aspectos más relevantes de estas observaciones es la evidencia del manejo de las poblaciones de plantas *in situ*. Este tipo de manipulación permite pensar en la posibilidad de que la influencia evolutiva del hombre no necesariamente ocurre sólo al cultivar generaciones sucesivas de plantas, como sostienen De Wet y Harlan (1975). Permite suponer, además, que la manipulación de las poblaciones *in situ* puede promover cambios en la estructura genética de las poblaciones, sobre todo cuando se involucra una presión selectiva.

Harlan *et al.* (1973, *cit. in* Ladizinsky, 1989) sostienen que la cosecha de cereales silvestres, en tiempos pre-agrícolas, no tuvieron un efecto relevante sobre la estructura genética de las poblaciones. Sin embargo, cuando Ladizinsky (1989) analiza el caso de *Lens orientalis*, encuentra que la latencia de las semillas de esta planta determina que únicamente germinen el 10% de las semillas y que, considerando que cada planta produce solamente 10 semillas, un cultivador de esta lenteja obtendría como producto el mismo número de semillas que siembra, lo cual

resultaría poco alentador para cualquier agricultor. Por ello, para explicar el origen del manejo agrícola de *L. orientalis*, sostiene que "...la recolección intensiva de semillas a partir de poblaciones silvestres ocasionó, aparentemente, un cambio genético que permitió modificar la latencia de la semilla (como un prerequisite para el cultivo)". Esta observación lo lleva a plantear que para esta especie, y probablemente para otras leguminosas, la domesticación comenzó antes del cultivo.

Hernández-X (1985) sostiene que "...introducir una especie silvestre al cultivo no es una cuestión nadamás de proporcionarle las condiciones 'adecuadas'. Es necesario modificar un esquema genético resultante de la selección natural, a uno que responda a las condiciones manejadas por el hombre y a objetivos antropocéntricos". Desde este punto de vista, parece reforzarse la idea de que para que una planta tuviera éxito bajo el cultivo, debió transcurrir una larga historia de manejo de las poblaciones de plantas en ambientes creados por el hombre.

3. Una Hipótesis sobre el Proceso de Domesticación

Desde la antigüedad remota, la humanidad ha desarrollado muy diversas formas de manejo sobre las plantas. Considerando que la domesticación es un proceso mediante el cual el hombre determina cambios en la estructura genética de las poblaciones, favoreciendo la frecuencia de los genotipos que representan ventajas para la subsistencia y para el desarrollo de su vida social y cultural, es factible sostener que las diferentes formas de interacción hombre-planta, no sólo el cultivo, pueden tener consecuencias en la evolución de las plantas y, por lo tanto, deben ser consideradas como parte del proceso de domesticación.

En la actualidad es posible encontrar entre las comunidades campesinas, particularmente en aquellas donde prevalecen aún formas tradicionales de subsistencia, diferentes formas de interacción hombre-planta.

Un conjunto de estas formas de interacción se presentan dentro de las poblaciones naturales, esto es, son formas de manejo de las poblaciones *in situ*. Entre las más importantes se pueden mencionar:

- a) La recolección. Este nivel implica tomar en forma directa los productos útiles que ofrecen las comunidades vegetales.
- b) Tolerancia. Esta forma de interacción consiste en mantener en los ambientes creados a partir de la perturbación humana, las plantas silvestres que existían antes de la perturbación humana o las arvenses (en los campos de cultivo) y ruderales (en la orilla de los caminos) que llegan a establecerse después de ésta y sobre las cuales existe un interés particular por su uso.
- c) Fomento o inducción. Son acciones que permiten el aumento de la densidad de las poblaciones vegetales que ofrecen una ventaja al hombre. A diferencia de la forma de manejo señalada en el inciso anterior, el fomento implica la propagación de estructuras reproductivas en el mismo espacio que ocupa la población.
- d) Protección. En este nivel de interacción se comprenden actividades concientes de cuidado, tales como eliminación de competidores y depredadores, fertilización, podas, protección contra heladas, etc.

También existen formas de manejo que se realizan fuera de las poblaciones naturales, en sitios creados por el hombre, en los cuales éste controla los aspectos físicos, químicos y bióticos del ambiente (manejo *ex situ*). Esta forma de manejo generalmente se efectúa con plantas domesticadas; sin embargo, también pueden observarse frecuentemente con algunas plantas silvestres, arvenses y ruderales. Entre las más importantes se pueden mencionar:

- a) Transplante. Es frecuente que los campesinos transporten plantas completas, desde sus poblaciones originales hasta los habitats antropogénicos controlados.
- b) Cultivo. En este nivel se comprende la propagación artificial de las plantas, en habitats antropogénicos controlados, mediante sus estructuras reproductivas (sexuales o vegetativas), extraídas desde las poblaciones naturales.

En Vázquez *et al.* (en preparación), pueden encontrarse ejemplos de estas formas de manejo entre algunas comunidades campesinas de México.

Es importante señalar que estas formas de manejo no constituyen etapas de una secuencia y que tampoco se excluyen unas a otras. Un mismo campesino puede realizar al mismo tiempo distintas formas de manejo con una misma especie de planta. Vázquez *et al.* muestran los casos de *Crotalaria pumila*, *Porophyllum* spp. *Anoda cristata*, *Spondias mombin*, *Psidium* spp. *Brahea dulcis*, *Pithecollobium dulce* y *Prosopis juliflora*, entre los más importantes, como ejemplos que ilustran esta situación. En el presente trabajo se podrá apreciar una situación similar para el caso de *Leucaena esculenta*.

Como se ha señalado, la selección humana es la fuerza evolutiva más importante en el proceso de domesticación. Darwin (1979) describió las formas de selección artificial que generalmente se llevan a cabo durante la cría de animales y durante el cultivo de las plantas. De manera consciente o inconsciente, los hombres favorecen o eliminan algunos fenotipos de entre un grupo de organismos. Esta actividad es capaz de obtener resultados notables en lapsos relativamente breves. Sin embargo, cuando se analizan otras formas de interacción hombre-planta, ni los procesos selectivos ni sus resultados suelen ser tan evidentes como en el cultivo. Es necesario señalar, ante todo, que la selección artificial que efectúa el hombre no se presenta exclusivamente en el cultivo. Vázquez *et al.* (en preparación) muestran que la actitud selectiva del hombre se manifiesta en todas las formas de manejo de las poblaciones y comunidades vegetales, señaladas anteriormente, incluyendo la recolección. Por su parte, Alcorn (1980) anota la importante observación en el sentido de que "En la mayoría de los casos, los huastecos no seleccionan de manera directa sobre características morfo-fisiológicas particulares. Mas bien están produciendo frecuentemente, de manera artificial, condiciones para deriva o flujo génico y permitiendo selección natural en las poblaciones resultantes."

Excepto en la recolección, en todos los niveles de manejo *in situ* y *ex situ* de las plantas que se citan anteriormente, se puede apreciar que el hombre es capaz de aumentar la densidad de población de algunas especies a partir del manejo de las unidades naturales de vegetación. Al hacer esto, no necesariamente altera en forma directa la estructura genética de la población. Sin embargo, la modificación intencional del ambiente determina nuevas condiciones para la sobrevivencia de las poblaciones favorecidas y, teóricamente, un cambio en las presiones selectivas que actúan sobre los individuos. Bajo estas

condiciones, la evolución de las plantas puede encontrarse sujeta a móviles muy distintos a los que se presentan en los ambientes naturales. De manera que aunque no se efectúa una selección directa sobre las plantas, por parte del hombre, las respuestas evolutivas de las plantas se encuentran moldeadas por ambientes creados por el hombre y evolucionan de acuerdo con los propósitos con los cuales el hombre modifica el ambiente. La mayor parte de los trabajos citados en el apartado anterior coinciden en que la perturbación del ambiente que se desarrolló por el hombre hace miles de años, perseguía el propósito de ampliar la disponibilidad de algunas plantas que le proporcionaban alimentos. Esta forma de perturbar el ambiente, con un propósito específico, es una forma de apropiarse de sus elementos a partir de una transformación intencional, y debe reconocerse como un aspecto de la domesticación, la domesticación del ambiente. En el mismo sentido, la selección indirecta que determina el hombre debe ser incluida en el análisis como parte del proceso de domesticación.

Por otro lado, cuando el manejo busca favorecer directamente algún fenotipo dentro de la población, mediante la selección artificial, es posible esperar una influencia determinante en el cambio de las frecuencias genotípicas de la población y, por lo tanto, en la evolución de la especie.

Es factible suponer que la manipulación *in situ* de las poblaciones, fué la puerta de entrada al proceso de domesticación para muchas especies de plantas las cuales, posteriormente, pudieron someterse a procesos intensos de selección y cultivo, como se plantea en el esquema de De Wet y Harlan (1975). O bien, muchas de estas plantas pudieron permanecer evolucionando a lo largo del tiempo bajo el mismo sistema de manipulación *in situ*.

La domesticación involucra, por lo tanto, dos procesos: una forma de manejo humano de las comunidades, poblaciones o individuos vegetales, y un proceso selectivo determinado por el hombre ya sea indirectamente, modificando las presiones selectivas del ambiente (producto de la transformación del ambiente natural en un ambiente "humanizado" o "domesticado"), o directamente, sobre los fenotipos individuales o sobre aspectos que le benefician a nivel poblacional (por ejemplo, la productividad de granos por unidad de área).

Desde un punto de vista más general, la domesticación puede ser entendida como parte de un proceso de transformación-apropiación que el hombre ejerce sobre la naturaleza para resolver los problemas de su existencia. La domesticación de la naturaleza por el hombre parece ser un proceso muy antiguo. Cuando comenzó, no es posible saberlo con precisión. Sin embargo, con base en los estudios paleoantropológicos es posible inferir que la actitud transformadora del hombre había alcanzado ya un desarrollo importante hace alrededor de dos millones de años, cuando aparecen las herramientas líticas más antiguas, asociadas a los restos de *Homo habilis* (Leaky, 1983). La tecnología para transformar la naturaleza tuvo un desarrollo notable durante el período en el cual *Homo erectus* existió sobre la tierra, entre hace dos millones y doscientos mil años. En ese período se diversificaron las herramientas líticas y comenzó a utilizarse el fuego (Washburn, 1978). *Homo sapiens* apareció sobre la tierra hace aproximadamente cien mil años, cuando se registran los restos más antiguos de *Homo sapiens* subsp. *neanderthalensis* (Washburn, 1978). El hombre actual, reconocido como la subespecie *Homo sapiens* subsp. *sapiens*, apareció hace aproximadamente 40,000 años, heredando la tecnología que para transformar a la naturaleza desarrollaron sus ancestros a lo largo de más de dos millones de años.

¿Cómo ocurría la transformación-apropiación de la naturaleza entre los ancestros del hombre? Leaky (1983) sostiene, con base en sus investigaciones paleoantropológicas, que los primeros homínidos del género *Homo* vivieron hasta hace un millón o millón y medio de años, de la recolección de plantas y de restos de animales cazados por otros carnívoros. Las herramientas le servían entonces para facilitar la obtención y preparación de sus alimentos. Posteriormente iniciaron una etapa en la cual vivían de la recolección y de la cacería. Hace aproximadamente entre 300.000 y 200.000 años, *Homo erectus* practicaba una cacería selectiva y organizada. Resulta demasiado simplista la idea de que durante todo este período el hombre únicamente tomaba los frutos de la naturaleza. El desarrollo de las herramientas es una evidencia nada despreciable de la continua preocupación del hombre por controlar sus recursos con base en la tecnología.

Leaky (1983) sostiene que hace aproximadamente 30.000 años, el hombre ejercía un mayor control sobre sus recursos. Se apoya en evidencias arqueológicas que demuestran que en aquellos tiempos los humanos ataban y manejaban caballos. Esta idea encuentra un complemento importante en los descubrimientos de Groube (1989) en Nueva Guinea, citados anteriormente, y que demuestran que en esa época era ya intensa la manipulación del ambiente para ampliar la disponibilidad de plantas y animales comestibles.

El proceso de domesticación de las plantas debió iniciarse cuando los hombres comenzaron a manipular a las plantas (no sólo a tomarlas de la naturaleza), para resolver sus requerimientos de comida, vestido, vivienda, etc. Al parecer, antes que domesticar directamente a las plantas, el hombre dirigió su estrategia a domesticar el ambiente. Probablemente esta forma de interacción hombre-naturaleza se desarrolló durante miles de años antes de seleccionar directamente sobre los fenotipos de las plantas. Para

¿Cómo ocurría la transformación-apropiación de la naturaleza entre los ancestros del hombre? Leaky (1983) sostiene, con base en sus investigaciones paleoantropológicas, que los primeros homínidos del género *Homo* vivieron hasta hace un millón o millón y medio de años, de la recolección de plantas y de restos de animales cazados por otros carnívoros. Las herramientas le servían entonces para facilitar la obtención y preparación de sus alimentos. Posteriormente iniciaron una etapa en la cual vivían de la recolección y de la cacería. Hace aproximadamente entre 300,000 y 200,000 años, *Homo erectus* practicaba una cacería selectiva y organizada. Resulta demasiado simplista la idea de que durante todo este período el hombre únicamente tomaba los frutos de la naturaleza. El desarrollo de las herramientas es una evidencia nada despreciable de la continua preocupación del hombre por controlar sus recursos con base en la tecnología.

Leaky (1983) sostiene que hace aproximadamente 30,000 años, el hombre ejercía un mayor control sobre sus recursos. Se apoya en evidencias arqueológicas que demuestran que en aquellos tiempos los humanos ataban y manejaban caballos. Esta idea encuentra un complemento importante en los descubrimientos de Groube (1989) en Nueva Guinea, citados anteriormente, y que demuestran que en esa época era ya intensa la manipulación del ambiente para ampliar la disponibilidad de plantas y animales comestibles.

El proceso de domesticación de las plantas debió iniciarse cuando los hombres comenzaron a manipular a las plantas (no sólo a tomarlas de la naturaleza), para resolver sus requerimientos de comida, vestido, vivienda, etc. Al parecer, antes que domesticar directamente a las plantas, el hombre dirigió su estrategia a domesticar el ambiente. Probablemente esta forma de interacción hombre-naturaleza se desarrolló durante miles de años antes de seleccionar directamente sobre los fenotipos de las plantas. Para

¿Cómo ocurría la transformación-apropiación de la naturaleza entre los ancestros del hombre? Leaky (1983) sostiene, con base en sus investigaciones paleoantropológicas, que los primeros homínidos del género *Homo* vivieron hasta hace un millón o millón y medio de años, de la recolección de plantas y de restos de animales cazados por otros carnívoros. Las herramientas le servían entonces para facilitar la obtención y preparación de sus alimentos. Posteriormente iniciaron una etapa en la cual vivían de la recolección y de la cacería. Hace aproximadamente entre 300,000 y 200,000 años, *Homo erectus* practicaba una cacería selectiva y organizada. Resulta demasiado simplista la idea de que durante todo este período el hombre únicamente tomaba los frutos de la naturaleza. El desarrollo de las herramientas es una evidencia nada despreciable de la continua preocupación del hombre por controlar sus recursos con base en la tecnología.

Leaky (1983) sostiene que hace aproximadamente 30,000 años, el hombre ejercía un mayor control sobre sus recursos. Se apoya en evidencias arqueológicas que demuestran que en aquellos tiempos los humanos ataban y manejaban caballos. Esta idea encuentra un complemento importante en los descubrimientos de Groube (1989) en Nueva Guinea, citados anteriormente, y que demuestran que en esa época era ya intensa la manipulación del ambiente para ampliar la disponibilidad de plantas y animales comestibles.

El proceso de domesticación de las plantas debió iniciarse cuando los hombres comenzaron a manipular a las plantas (no sólo a tomarlas de la naturaleza), para resolver sus requerimientos de comida, vestido, vivienda, etc. Al parecer, antes que domesticar directamente a las plantas, el hombre dirigió su estrategia a domesticar el ambiente. Probablemente esta forma de interacción hombre-naturaleza se desarrolló durante miles de años antes de seleccionar directamente sobre los fenotipos de las plantas. Para

que una planta silvestre tuviera éxito bajo el cultivo, debió haber transcurrido una larga historia de manejo del ambiente, un período evolutivo de algunas plantas dentro de estos ambientes y un proceso selectivo directo sobre los fenotipos que hiciera "redituable" el esfuerzo de cultivar.

Con el surgimiento y desarrollo de la agricultura, el proceso de domesticación incrementó enormemente sus potencialidades, debido a que las secuencias de cultivo-selección permitieron al hombre intensificar el manejo de las generaciones de plantas y animales y moldearlas, más rápidamente, a las necesidades de los grupos humanos. Esto es, la agricultura es sólo una fase del proceso de domesticación, en la cual resulta más evidente el diseño del hombre en la manipulación del genoma, pero ésta es sólo una consecuencia de procesos que ocurrieron en fases previas.

La domesticación, como se ha mencionado, es un proceso continuo, que se inició hace miles de años, y que ha dado como resultado cientos de especies plenamente domesticadas las cuales, actualmente, tienen una amplia distribución en el mundo y constituyen una de las bases más importantes para el sustento de la humanidad. Sobre estas plantas sigue operando intensamente la selección humana y el proceso evolutivo continúa, con nuevas y nuevas vertientes, de acuerdo con los cambios económicos y culturales que desarrollan las sociedades humanas contemporáneas.

Sobre otras miles de especies vegetales, el proceso no ha alcanzado aún la plena domesticación, y en muchas de ellas probablemente nunca se alcance. En todas estas plantas ha actuado, y sigue actuando, la selección del hombre. Es éste quien decide hasta dónde llega el grado de domesticación. La ruta del proceso de domesticación no es, necesariamente, la plena

domesticación, ello está definido por las pautas culturales que marca el hombre.

4. Importancia del área Mesoamericana en el Estudio de la Domesticación.

México, y en particular el área conocida como Mesoamérica, es reconocido como uno de los centros de domesticación de plantas más importantes en el mundo (Vavilov, 1926; Harlan, 1975; Hawkes, 1983). Este hecho es explicable debido a la confluencia de dos factores: por un lado, la diversidad ambiental y la riqueza florística que caracterizan al país y, por otro lado, la existencia de más de cincuenta grupos étnicos, con una larga historia cultural, los cuales, durante miles de años, han subsistido sobre la base del aprovechamiento de una gran cantidad de recursos vegetales. El inmenso testimonio arqueológico que existe en el área mesoamericana, hace de México uno de los sitios más atractivos para estudiar la domesticación en el pasado.

Junto a esta riqueza testimonial, el vasto conocimiento botánico tradicional de los pueblos indígenas de la actualidad, determinan que el país sea uno de los sitios más idóneos para analizar la domesticación en el presente. Así, en una primera aproximación, Caballero (1984) estima un total de entre 5,000 y 7,000 especies de plantas utilizadas en la subsistencia por las diferentes étnias que existen en México. Calcula que de esas especies, entre 1,000 y 1,500 son usadas en la alimentación. Con todas estas especies de plantas, los campesinos mexicanos mantienen diversas interacciones, desde la recolección hasta su cultivo y mejoramiento genético.

El estudio de las interacciones e interrelaciones que mantienen hoy en día los grupos indígenas con las plantas, permite conocer distintas facetas del proceso de domesticación.

Cómo se efectúa, cómo interactúan los factores culturales y biológicos, qué consecuencias tiene este proceso en las plantas y en las sociedades humanas, etc. Constituye también un marco de referencia que permite comprender con mayor profundidad cómo fue la domesticación en el pasado. Desde este punto de vista, México constituye un laboratorio vivo de domesticación y ofrece la posibilidad de entender cómo ocurre.

En términos generales, se reconoce que la larga etapa de la humanidad como cazadora-recolectora permitió acumular un conjunto importante de conocimientos acerca del comportamiento de las plantas de su entorno y que este conocimiento dió lugar, en algún momento, a los primeros ensayos agrícolas. Aunque existen varias hipótesis acerca de cómo ocurrió este proceso, todavía quedan por esclarecerse muchas incógnitas. En la medida en que avance la vinculación de las investigaciones arqueológicas (documentando los eventos de este proceso a lo largo de la historia) con las investigaciones etnobotánicas y biosistemáticas (dirigidas a explicar la variabilidad de las especies y el papel que ha jugado el hombre en los procesos de variación), podrá darse respuesta a muchas de las interrogantes.

5. El "Guaje Colorado" *Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex A.DC.) Benth. como Objeto de Estudio.

Diferentes investigaciones (Zárate, 1982; Pound y Martínez, 1983; Viveros y Casas, 1985; Vázquez, 1986; Brewbaker, 1975, 1982 y 1984, entre las más importantes), demuestran que los guajes del género *Leucaena* constituyen recursos de gran valor potencial para la alimentación humana, forraje y madera, así como para la restauración ambiental y la conservación de suelos y agua.

En esos trabajos se revela, igualmente, la necesidad de estudiar la variabilidad biológica que existe *Leucaena*, así como el uso y manejo asociados, como una condición necesaria para elevar sus potencialidades como recurso. El estudio de la variabilidad permite conocer la diversidad de atributos contenidos en estas plantas y, en consecuencia, las diferentes cualidades que pueden explotarse, mediante el manejo del genoma, para mejorar su utilidad. Por otra parte, el estudio del uso y manejo que dan los campesinos a la variabilidad de guajes, no sólo permite entender mejor los procesos de variación que han generado tal variabilidad sino que además, permite conocer un importante cúmulo de experiencias empíricas de fitomejoramiento que resultan de gran utilidad en los programas técnicos de mejoramiento genético.

Más aún, los estudios de la variabilidad de las plantas y la relación de ésta con el manejo humano, ponen al investigador frente a un problema de la interacción hombre-planta que resulta crucial para entender los procesos de domesticación. En este caso, el estudio de los guajes ofrece la posibilidad de conocer la manera en la cual se encuentran operando los procesos de domesticación en la actualidad. Además, permite analizar estos procesos en plantas perennes, para las cuales existe, hasta el momento, un gran vacío por llenar. Estos dos aspectos, como se ha señalado, pueden aportar nuevos elementos para la comprensión de la evolución de las plantas bajo procesos de domesticación y del origen de la agricultura.

El género *Leucaena* tiene en México, y en parte de Centroamérica, su principal centro de diversidad. De las especies y subespecies reconocidas hasta el momento, casi todas se encuentran en esta zona y sólo una especie (*Leucaena trichodes*), es sudamericana. Esto significa que el territorio nacional es el

escenario más importante en el mundo para el estudio de tales recursos.

De las especies de *Leucaena*, *L. leucocephala* ha sido, sin duda, la más estudiada y sobre la cual se han realizado más trabajos para elevar sus potencialidades como recurso. Sin embargo, el resto de las especies también podrían alcanzar, a mediano plazo, la importancia que actualmente tiene *L. leucocephala*. Dentro de las otras especies, *L. esculenta* es quizás la que ofrece mayores potencialidades, debido a la larga historia de manejo humano que existe sobre ella (Mac Neish, 1967; Smith, 1967 y 1986; Flannery, 1986 a.).

Las revisiones taxonómicas realizadas más recientemente por Zárate (comunicación personal), reconocen tres subespecies formando el complejo *Leucaena esculenta*: *L. esculenta* subsp. *esculenta*, *L. esculenta* subsp. *paniculata* (Britton & Rose) Zárate y *L. esculenta* subsp. *matudae* Zárate.

Aunque la presencia de *Leucaena esculenta sensu lato* ha sido registrada en Jalisco, Hidalgo, Veracruz, Michoacán, México y Chiapas, generalmente se trata de individuos cultivados. Solamente se han observado poblaciones silvestres en las porciones sur de Puebla (Vázquez, 1986), en el noroeste de Oaxaca y en la cuenca del río Balsas, en Guerrero. En esta porción del territorio nacional, se puede encontrar una gran variabilidad intraespecífica de *L. esculenta*. La recolección de ejemplares de herbario e información etnobotánica de la presente investigación se efectuó, justamente, tratando de abarcar esta zona. Sin embargo, se hicieron estudios más detallados en la región de "la Montaña de Guerrero" (al noreste del estado de Guerrero) debido, por un lado, a los antecedentes de investigación etnobotánica que existen en ella (Viveros y Casas, 1985) y, por otro lado, debido

a que esta es una de las regiones de mayor presencia indígena en la cuenca del río Balsas.

En la región de "la Montaña" se encuentran presentes las dos primeras subespecies. Se pueden observar poblaciones silvestres de éstas, formando parte de la Selva Baja Caducifolia, del Matorral Espinoso y de las zonas de transición entre la Selva Baja Caducifolia y el Bosque de Encino. Se les encuentra también en condiciones de arvense y ruderal, ocupando áreas antropogénicas de perturbación continua. A *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* se le encuentra, además, como planta cultivada en los solares y huertas.

En tales circunstancias, los guajes se encuentran sometidos a una gran diversidad de formas de manejo, tanto recolectadas como toleradas, fomentadas, protegidas y cultivadas. Por esta razón, la región de "la Montaña de Guerrero" ofrece, en teoría, una oportunidad excepcional para estudiar la variabilidad biológica de la especie, de acuerdo con las distintas condiciones ambientales en las cuales se le encuentra y las distintas formas de manejo a que se ve sujeta.

6. Planteamiento del problema.

Cuando se recorre la región de "la Montaña de Guerrero", tanto en el campo como en los mercados tradicionales, puede apreciarse una gran variedad de formas, tamaños y sabores de guajes de una misma especie o incluso de una misma subespecie. De frente a esta variabilidad, la primer pregunta que surge es si ésta es únicamente expresión de la gran diversidad de ambientes que caracterizan a esta zona tan accidentada, o si también existen procesos culturales que intervienen en la generación de tal variabilidad. Se penetra entonces al terreno de la causalidad del fenómeno y surgen consecutivamente numerosas preguntas mas

específicas, cuya respuesta requeriría otras tantas investigaciones.

En el presente trabajo se seleccionaron algunas de esas preguntas específicas con el fin de intentar una primera aproximación al problema más general. Las preguntas más importantes que guiaron la presente investigación son las siguientes:

1. ¿Cuál es el uso y manejo que los campesinos de la región dan a los guajes? ¿Existen diferencias con el uso y manejo que se les da a estas plantas en otras regiones?

2. ¿Existen procesos de selección artificial sobre los guajes?

3. ¿Influyen las diferentes formas de uso y manejo en los procesos de selección artificial sobre estas plantas?

4. ¿Cómo se efectúa la selección artificial sobre los guajes? ¿Opera igualmente bajo las diferentes formas de manejo que se les da?

5. ¿Cuáles son las características que seleccionan los campesinos?

6. ¿Tiene alguna consecuencia la selección artificial en la estructura fenotípica de las poblaciones?

La principal suposición del trabajo, es que la domesticación, como proceso evolutivo bajo influencia humana, se expresa no sólo en condiciones de cultivo, sino también en otras formas de manejo de las poblaciones silvestres.

Desde este punto de vista, se puede esperar que en las poblaciones de guajes sujetas a diferentes formas de manejo, intervengan diversos procesos de selección artificial, de acuerdo con las características de la interacción hombre-planta.

Se puede suponer que la selección artificial actúa de manera mas intensa bajo el cultivo y que los resultados de este proceso, en las características seleccionadas, podrían servir como punto de referencia para evaluar la intervención de la selección artificial bajo otras formas de manejo. Con base en esta suposición, se podría esperar que en las poblaciones silvestres sujetas a un proceso selectivo intenso, se encontrarían más frecuentemente los individuos con características morfológicas seleccionadas por los campesinos. Por el contrario, se esperaría que en las poblaciones con un manejo menos intenso o unicamente recolectadas, la frecuencia de estos individuo sería menor.

Con el fin de apreciar si existen o no procesos selectivos y entender cómo se realizan, se llevaron a cabo investigaciones etnobotánicas de *Leucaena esculenta sensu lato*, sobre todo en aspectos tales como la nomenclatura y clasificación indígena, usos, formas de manejo e importancia en la subsistencia campesina que tiene esta especie entre las diferentes etnias que habitan en la región de "La Montaña de Guerrero" (mixtecos y nahuas, principalmente). Se complementó esta información con la de estudios etnobotánicos realizados entre diferentes grupos étnicos del país.

Por otra parte, se realizó un diagnóstico de la variabilidad morfológica intraespecífica de *Leucaena esculenta* en la región de "La Montaña de Guerrero", con el fin de conocer el patrón general de la variabilidad y el comportamiento de esta especie entre poblaciones silvestres y cultivadas con distintas formas de manejo humano.

Una vez que las investigaciones anteriores permitieron conocer aquellas características morfológicas seleccionadas por los campesinos, se realizó un estudio mas específico para analizar la variabilidad en caracteres de vainas y semillas en individuos de poblaciones con distintas formas de manejo. El propósito de este estudio fué observar los patrones de variabilidad morfológica en rasgos sobre los cuales actúa la selección humana, dentro de una misma población y entre poblaciones sobre las cuales actúa de manera diferente la selección humana.

La comparación de tales patrones de variabilidad resulta de gran utilidad para conocer la expresión de la selección humana a nivel de población y comenzar a poner a prueba la idea de que el hombre influye en la evolución de las plantas, mediante su selección, no sólo através del cultivo.



II

AREA DE ESTUDIO

Para elegir el área de estudio mas adecuada, en el presente trabajo se adoptó como criterio básico, contemplar la zona en la cual se encuentran registradas poblaciones silvestres de los taxa que constituyen el complejo *Leucaena esculenta*. De acuerdo con la información reportada por Zárate (1982) y Viveros y Casas (1985), las poblaciones silvestres de *L. esculenta* subsp. *esculenta*, *L. esculenta* subsp. *paniculata* y *L. esculenta* subsp. *matudae* se encuentran en la Cuenca del río Balsas. De manera que esta región constituye el eje principal de la zona estudiada.

Se realizaron colectas extensivas en diferentes puntos de esta región, considerando las unidades de vegetación en las cuales se distribuyen naturalmente los diferentes taxa, principalmente en las áreas con Bosque Tropical Caducifolio.

Con el fin de reconocer el mayor espectro posible de variabilidad de esta especie, tanto en condiciones silvestres como cultivadas, se realizaron colectas extensivas en unidades naturales de vegetación y áreas de cultivo en una zona más amplia en torno a la Cuenca del Balsas. De esta forma, se efectuaron colecta en zonas áridas, semi-áridas y tropicales subhúmedas de los estados de Morelos, Puebla, Guerrero y Oaxaca, proximas a la región de la Cuenca del Balsas.

Los recorridos y colectas extensivas fueron particularmente importantes en Tepoztlán, Morelos; Izúcar de Matamoros, Puebla; Acatlán, Puebla, Tehuacán, Puebla; Huajuapán de León, Oaxaca; en la región de "La Montaña" del estado de Guerrero, así como en Chilpancingo y en la región del "Cañón del Zopilote", también en el estado de Guerrero. Se hicieron, además, colectas en los mercados de Alcozauca, Tlapa, Olinalá, Huamuxtitlán y Chilapa, en la región de "La Montaña de Guerrero" (figura No. 1).

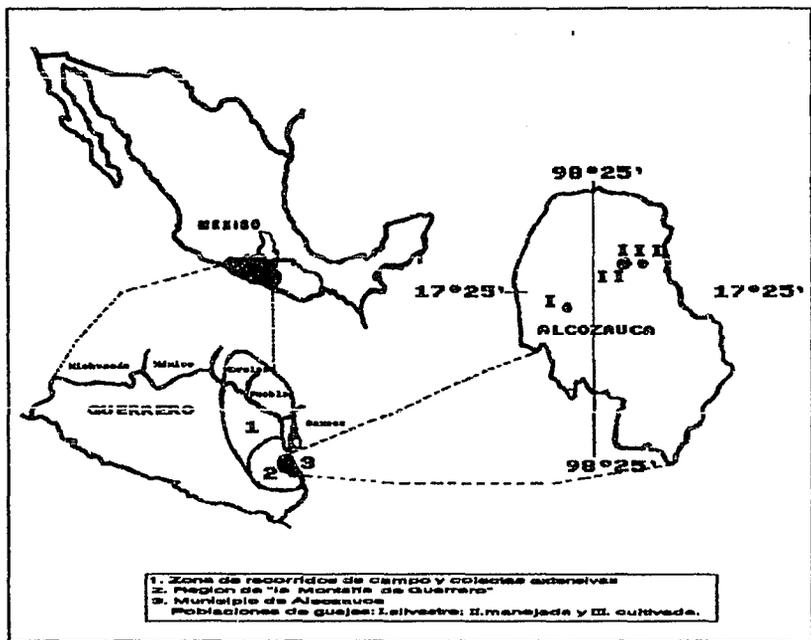


Figura No.1 Area de estudio.

En un segundo nivel, se consideró la necesidad de efectuar un estudio más detallado que permitiera conocer con mayor profundidad los aspectos culturales que moldean el manejo de los "guajes" y conocer, también con mayor detalle, las formas de manejo que se practican sobre estas plantas, tanto en condiciones silvestres como cultivadas. Con este fin, se eligió la región de "La Montaña de Guerrero", ya que, como se señala en Viveros y Casas (1985), no sólo existen en esa zona poblaciones silvestres y cultivadas de la especie estudiada sino, además, la región de "La Montaña" es una de las áreas con mayor presencia indígena de la Cuenca del Balsas, para cuyas comunidades mixtecas, nahuas y tlapanecas, los guajes siguen siendo en la actualidad unas de las plantas sujetas a la recolección, con mayor importancia en la alimentación.

En esta región se hicieron colectas más detalladas de material botánico, con la participación de colaboradores campesinos. Este trabajo se realizó en unidades naturales de vegetación, principalmente en las Selvas Bajas Caducifolias. En condiciones ruderales o arvenses, a la orilla de los caminos y dentro de los campos de cultivo, respectivamente. Y además, en diferentes sistemas de cultivo de los municipios de Alcozauca, Tlalixtaquilla, Olinalá, Cualac y Tlapa, en los cuales se concentra buena parte de la población nahua y mixteca de "La Montaña de Guerrero".

Finalmente, para el análisis de la variabilidad intra e interpoblacional de los guajes, se consideró necesario efectuar colectas y estudios en un espacio aún más restringido. De manera que pudiera observarse, en un mismo sitio, el manejo de las poblaciones silvestres y cultivadas y la interacción que se genera en ellas por efecto del manejo humano. Para este fin se eligió la comunidad de Alcozauca, la cabecera del municipio con el mismo nombre. En esta comunidad se efectuaron muestreos de

"guaje colorado" dentro de los solares o "calmiles", bajo condiciones de cultivo, y en poblaciones silvestres y "arvenses" en las laderas de la comunidad, proximas a los asentamientos humanos.

La primer población (POBLACION SILVESTRE), se encuentra a 5 Km al oeste de la comunidad de San José Laguna, en el camino a la comunidad de Alpoyecancingo. Se encuentra en un gradiente altitudinal de 1,300 a 1,650 ms.n.m., en una ladera de exposición sur sureste, delimitada por la "Barranca Grande", en suelos delgados y pedregosos derivados de rocas calizas. Esta población se encuentra establecida en una zona donde no existe actividad agrícola. Los guajes de este sitio son recolectados ocasionalmente, cuando los campesinos acuden a éste para la extracción de leña o para el pastoreo de cabras (figura No.2).

La segunda población (POBLACION MANEJADA) se encuentra ubicada entre los 1,250 y 1,700 ms.n.m., en la porción oeste de la cuenca del río Alcozauca. Está asentada en una ladera de exposición sureste, con suelos derivados de tobas volcánicas y yesos. Esta población se encuentra en una zona de intensa actividad agrícola, actualmente cultivada bajo el sistema de barbecho corto y medio. Este sistema agrícola, sin embargo, sólo empezó a practicarse hace alrededor de 40 años. Con anterioridad, y durante siglos, esta franja de terreno fué cultivada bajo el sistema de Roza-Tumba y Quema. En este sitio, los campesinos realizan una recolección intensa tanto de los guajes como de otras plantas comestibles. Se ha dado el nombre de "MANEJADA" a esta población, debido a que durante la apertura de terrenos agrícolas, los campesinos toleran selectivamente la presencia de los individuos de guaje que poseen los mejores atributos como alimento humano.

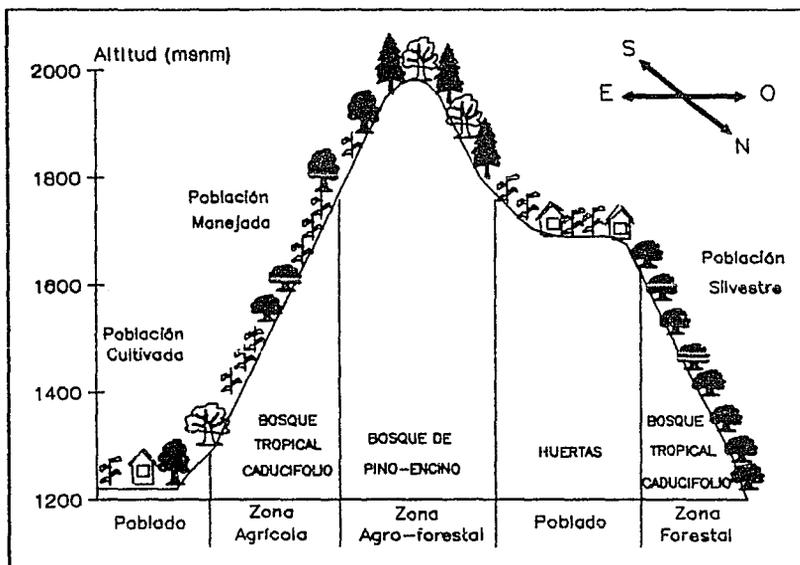


Figura No.2 Perfil altitudinal de las poblaciones de guaje estudiadas en el municipio de Alcozauca, Gro.

La tercer población (POBLACION CULTIVADA), está constituida por individuos de los Huertos y Solares de la comunidad de Alcozauca. Estos se encuentran establecidos en suelos aluviales, con riego, a 1,230 ms.n.m. En estos huertos se cultiva fundamentalmente la especie *Leucaena leucacephala*, la cual es una especie introducida, así como la subespecie *L. esculenta* subsp. *esculenta*, la cual es nativa. Los individuos de este ultimo taxón provienen, fundamentalmente, de semillas recolectadas en individuos de las poblaciones silvestres que se encuentran en Alcozauca, pero también provienen de semillas de individuos cultivados en otros municipios de la región de "la Montaña", así como de Cuautla y Cuernavaca, Morelos e Izúcar de Matamoros.

Puebla. En estos huertos y solares, los guajes constituyen únicamente dos de las cuarenta y ocho especies de plantas perennes comestibles reportadas por Viveros y Casas (1985).



III

METODO DE INVESTIGACION

1. Exploración etnobotánica.

La base del presente trabajo es la investigación etnobotánica, la cual permite conocer las condiciones de uso y manejo de las plantas. Se parte de la consideración de que las formas de uso y manejo son indicadores fundamentales para conocer cómo actúan las presiones de selección humana en la evolución de las plantas con las que interactúa. De esta forma, la Etnobotánica constituye una base para entender los patrones de variabilidad en *Leucaena esculenta*.

La información etnobotánica se obtuvo con base en las siguientes técnicas de investigación:

A) Revisión bibliográfica.

Se realizó una revisión de la información publicada sobre *Leucaena esculenta*. En particular, se buscó información sobre aspectos tales como nomenclatura y clasificación tradicional, usos, manejo e importancia en la subsistencia campesina, entre las distintas étnias del país que mantienen interacción con esta especie.

Los documentos históricos permiten una aproximación al pasado, lo que resulta de gran utilidad para reconstruir la historia de manejo de la planta. En este sentido, son de importancia las revisiones que se hicieron sobre investigaciones arqueológicas, las crónicas y relaciones de la época de la conquista así como los códices indígenas pre y post-cortesianos.

La literatura sobre investigaciones actuales permite ampliar y precisar la información de uso y manejo, tanto en el plano espacial como en el temporal. Se revisaron trabajos etnobotánicos realizados en distintas regiones del país, con diferentes étnias.

B) Recorridos de campo y colectas etnobotánicas.

Durante la presente investigación se realizaron recorridos de campo extensivos en las zonas áridas, semi-áridas y tropicales subhúmedas de los estados de Morelos, Puebla, Guerrero y Oaxaca. En estos recorridos se observó y colectó, también de manera extensiva, la variabilidad de formas de *Leucaena esculenta sensu lato*. Asimismo, se pudo registrar la diversidad de formas de uso y manejo que los campesinos dan a las plantas en distintas condiciones ambientales y culturales.

Siendo uno de los principales objetivos del presente trabajo, analizar la variabilidad biológica de *Leucaena esculenta sensu lato* en distintas poblaciones, los recorridos generales de campo permitieron escoger sitios factibles para estudiar más puntualmente las diferentes poblaciones que interesaban.

En la mayor parte de los sitios se encontró a *Leucaena esculenta* bajo cultivo, ruderal (a la orilla de los caminos) o arvense (dentro de los campos de cultivo). Únicamente se pudieron observar poblaciones silvestres de las subespecies *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* y *L. e.* subsp. *paniculata* en la región

de "La Montaña de Guerrero" y de la subespecie *L. e.* subsp. *matudae* en el "Cañón del Zopilote". Por esta razón, se decidió escoger la región de "La Montaña de Guerrero" para las investigaciones más detalladas. Puesto que en esta región únicamente se cultiva la subespecie *esculenta*, se decidió poner mayor atención en ella para los estudios de domesticación, ya que de esta manera se podían tener representadas, para una misma subespecie, en un mismo espacio, plantas silvestres, "arvenses" y domesticadas, bajo distintas formas de manejo.

Además de las colectas extensivas, se hicieron colectas más detalladas de material botánico, en el campo, con la participación de 28 colaboradores campesinos (18 hombres adultos, 7 mujeres y 3 niños), los cuales aportaron información etnobotánica mediante entrevistas abiertas. Estas colectas permitieron profundizar la información de uso y manejo, la taxonomía tradicional y atributos culturales de las plantas. Este trabajo se realizó en unidades naturales de vegetación, principalmente en las Selvas Bajas Caducifolias; en condiciones ruderales o arvenses, y en condiciones de cultivo, en los municipios de Alcozauca, Tlalixtaquilla, Olinalá, Cualac y Tlapa, en los cuales se concentra buena parte de la población nahua y mixteca de "La Montaña de Guerrero", y en donde se encontraron las poblaciones de *L. esculenta* más representativas de la condición silvestre.

Durante este tipo de colectas se registró información sobre características del ambiente, la biología, usos y manejo de la planta, de acuerdo con la ficha de colecta del Banco de Información Etnobotánica sobre Recursos Genéticos (BIERGEN) del Jardín Botánico, Instituto de Biología, UNAM (anexo 1).

Particular interés se dirigió a registrar con detalle las diferentes formas de manejo que los campesinos practican tanto a individuos como a poblaciones, incluyendo los procesos selectivos que ocurren durante la recolección, la tolerancia de individuos durante la apertura de terrenos agrícolas así como las técnicas de cultivo de guajes en huertas y solares.

Se puso énfasis además, en la clasificación tradicional de los guajes, pues se considera que en ésta se expresan los atributos culturales de la variabilidad de las plantas así como los caracteres que se ponderan en la selección y en la manipulación de las mismas. Esta investigación se hizo reuniendo un conjunto de material botánico (vainas y ejemplares herborizados), de distintas colectas, para que la gente la agrupara y nombrara de acuerdo con los criterios de clasificación tradicional.

Las colectas botánicas fueron depositadas en el Herbario Nacional (MEXU), en el Herbario de la Facultad de Ciencias, UNAM (FACM) y en el de la Universidad Autónoma Metropolitana, unidad Iztapalapa (UAMIZ). Asimismo, se incorporó material a la colección de frutos y semillas del Jardín Botánico de la UNAM.

C) Colectas Etnobotánicas en Mercados.

Las colectas en los mercados regionales y municipales son de gran importancia, pues en ellos se concentran materiales vegetales y elementos culturales de una multitud de sitios, para conocer los cuales, ordinariamente se requeriría mucho tiempo. Estas colectas, por lo tanto, permitieron adquirir una visión global sobre el *status* cultural del recurso y la magnitud de la variabilidad morfológica. Asimismo, permitieron establecer comunicación con productores y recolectores, con los cuales se pudo profundizar la información posteriormente.

2. Estudio de la variabilidad morfológica de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*.

Para el estudio de la variabilidad de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*, se consideraron las siguientes condiciones de las poblaciones:

- i Poblaciones silvestres. Aquellas poblaciones que forman parte de la estructura de la vegetación primaria y en las cuales existe relativamente poca influencia perturbadora por parte del hombre.

- ii Poblaciones establecidas en sitios perturbados por la acción humana. Estas poblaciones, generalmente, se encuentran cercanas a la zona de influencia de las comunidades humanas y se encuentran sometidas a una perturbación intensa, debido a la agricultura, a la tala para obtener materiales de construcción o leña, al pastoreo y a incendios. En estos sitios se realiza con mayor frecuencia la recolección de plantas para la alimentación, entre ellas los guajes.

- iii Poblaciones cultivadas. En las huertas, solares y bordos de terrazas se encuentran frecuentemente colecciones de individuos de guajes, los cuales han sido plantados directamente por el hombre, y han sido aislados de las poblaciones naturales. En este nivel, se distinguieron los individuos que provienen de las poblaciones naturales y aquellos individuos que resultan de generaciones previamente cultivadas.

Se realizaron colectas extensivas de ejemplares de herbario e información etnobotánica en poblaciones de estos tres tipos en la región de "La Montaña de Guerrero", con el fin de observar la variabilidad morfológica de caracteres estructurales

significativos para la selección humana, en distintas condiciones ambientales.

3. Estudio de la variabilidad en poblaciones silvestres, manejadas y cultivadas de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*.

A) Se eligieron tres poblaciones de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* en el municipio de Alcozauca, Gro., sujetas a distintas condiciones de manejo. La primera de ellas, considerada como "POBLACION SILVESTRE", se encuentra establecida en una zona donde no existe actividad agrícola. La segunda población ("POBLACION MANEJADA") se encuentra en una zona de intensa actividad agrícola. La tercer población ("POBLACION CULTIVADA") está constituida por individuos de Huertos y Solares de la comunidad de Alcozauca.

B) En la POBLACION SILVESTRE se colectaron todos los individuos de la población. En la POBLACION MANEJADA se colectó a lo largo del gradiente altitudinal, siguiendo la trayectoria de la carretera. En el primer caso se colectaron 24 individuos y en el segundo caso 23. Los individuos de las Huertas y Solares ("POBLACION CULTIVADA") se colectaron en tres unidades de cultivo, en estos sitios se colectaron en total 10 individuos.

C) En la colecta de cada individuo se tomaron datos ambientales tales como altitud, pendiente, tipo de vegetación, sustrato litológico, color y textura del suelo, con el fin de utilizarlos como referencia en los estudios de variabilidad morfológica intra-poblacional.

Se midió también la altura de cada individuo, así como la distancia y dirección en que se encontraban uno del otro. El primer aspecto permitiría comparar la variabilidad

morfológica en individuos de diferentes tallas. Los otros aspectos se tomaron con el fin de encontrar fácilmente a cada individuo en visitas posteriores a la población.

Cada uno de los individuos fue marcado con pintura blanca, con el fin de asegurar el acceso a los mismos individuos en colectas botánicas posteriores.

Se colectaron ejemplares para herborizar, muestras de flores con pólen y muestras de vainas y semillas, para los estudios de variabilidad morfológica.

Se tomaron, además, muestras de hojas y brotes florales. Estas muestras se transportaron en hielera y posteriormente se colocaron en tubos de vial con nitrógeno líquido para ser analizados en corrimientos electroforéticos. Estos últimos estudios se llevan a cabo por el M. en C. Sergio Zárate en la Universidad de Indiana, Estados Unidos.

- D) El estudio de la variabilidad morfológica se efectuó sobre 15 caracteres de vainas y semillas de cada uno de los individuos de las tres poblaciones. Esta decisión se tomó considerando que es en estas estructuras sobre las cuales actúa directamente la selección que llevan a cabo los campesinos.

Los caracteres analizados fueron los siguientes (figura No.3):

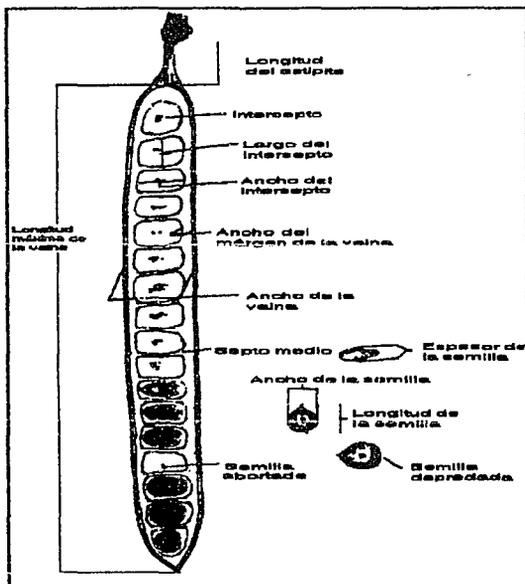


Figura No.3 Caracteres evaluados en el estudio de la variabilidad morfológica de *Leucaena esculenta* subsp. *exculenta*.

- i Longitud máxima de las semillas. Tomada desde el micrópilo hasta su extremo opuesto.
- ii Ancho máximo de las semillas. Tomada perpendicularmente a la longitud máxima.
- iii Espesor máximo de la semilla. Tomada entre los bordes convexos que delimitan al embrión.

Estas tres variables permiten conocer las dimensiones de las semillas. Tienen un significado importante en el estudio de la domesticación, debido a que en las investigaciones etnobotánicas se pudo encontrar que los campesinos prefieren los guajes con semillas de mayor tamaño. Se consideró importante medir el peso de las semillas, sin embargo esto no pudo realizarse debido a que muchas semillas habían sido afectadas por los depredadores y ello impedía tener una estimación adecuada.

iv Largo de los espacios entre los septos de la vaina. Estos espacios son las cámaras que ocupan las semillas. Con el fin de facilitar la lectura del trabajo, de aquí en adelante se llamará a este carácter "intersepto de la vaina". Esta medida fué tomada entre los bordes de cada par de septos, siguiendo una línea central a lo largo de la vaina.

v Ancho de los espacios entre los septos de la vaina. El ancho de los "interseptos de la vaina" fué medido perpendicularmente al carácter anterior, entre los bordes laterales de estos espacios en las vainas.

vi Grosor del septo medio. Para esta medida, se consideró únicamente el septo de la porción media de la vaina. Se midió en la porción central de esta estructura, entre los bordes que la definen.

Las dimensiones del "intersepto" y del septo resultan importantes, pues se relacionan con el tamaño de las semillas y las dimensiones de la vaina. Además, se consideró que esta información ayudaría, eventualmente, a re-interpretar los restos arqueológicos de guajes que se

encuentran en el Departamento de Prehistoria del Instituto Nacional de Antropología e Historia.

vii Longitud máxima de la vaina. Este carácter fué medido desde el ápice de la vaina hasta la base del pedúnculo que sostiene a la vaina.

viii Ancho máximo de la vaina. Esta medida se tomó entre los puntos paralelos más distantes de los bordes laterales de la vaina.

ix Espesor máximo de la vaina. Medido entre los puntos paralelos más distantes de los bordes convexos que delinean las semillas en la vaina.

x Longitud del estípite de la vaina. Considerada entre la articulación que define el punto de inserción de esta estructura con las ramas, y la base de la vaina.

Los caracteres que se relacionan con las dimensiones de la vaina son importantes en el mismo sentido que se ha señalado para el caso de las semillas. En estos caracteres se basa la clasificación tradicional de los guajes, lo que evidencia que tienen un significado especial en la percepción de los campesinos. Por esta razón, resultan de particular relevancia en el análisis de los procesos selectivos.

xi Número de "interseptos" de la vaina. Se contaron los espacios entre los septos de la vaina, lo cual permite conocer el número de óvulos contenidos en cada fruto.

xii Ancho del margen de la vaina. Esta medida incluye el borde de la línea de dehiscencia (las valvas) y el espacio entre éste y las cámaras de los "interseptos".

Se decidió medir este carácter debido a que, en las observaciones de campo, generalmente las vainas que ofrecían mayor dificultad para abrirse manualmente en estado inmaduro (el estado en el cual se realiza la cosecha de las semillas), presentaban un mayor espacio entre la línea de dehiscencia y los interseptos.

xiii Número de semillas. Se hizo simplemente contando las semillas contenidas en cada vaina.

xiv Número de semillas abortadas. Se contó el número de óvulos que no lograron desarrollarse como semillas.

El número de óvulos, comparado con el número de semillas y el número de semillas no logradas en cada vaina, permitiría conocer una relación entre el tamaño y el número de semillas. Ello resulta importante, considerando que una de las tendencias en la domesticación es el aumento de tamaño de las partes útiles y la reducción de su número.

xv Número de semillas depredadas. En cada vaina, se contó el número de semillas atacadas por brúquidos, lo cual resulta sencillo debido a las perforaciones que dejan como huella estos insectos en las semillas.

El número de semillas depredadas permitiría conocer la vulnerabilidad o resistencia a las plagas por los individuos estudiados. Al no contar con un análisis de los compuestos secundarios, este carácter permitiría, teóricamente, tener indicadores indirectos acerca del efecto de la selección por un sabor "dulce" en los guajes.

E) En este estudio se analizaron 10 vainas por cada uno de los individuos. Aunque las muestras incluían varias decenas de vainas, muchas de éstas no estaban en condiciones de medirse adecuadamente debido, en algunos casos, a que habían abierto y liberado sus semillas y, en otros casos, debido a que estaban aún inmaduras.

Se consideró conveniente, para igualar las condiciones de medición, trabajar con vainas íntegras y maduras. De manera que el tamaño de muestra evaluado, se ajustó a las posibilidades que se tenían, de acuerdo con las condiciones del material. Aunque algunas muestras colectadas tenían en buenas condiciones un mayor número de vainas, se prefirió uniformizar el tamaño de las muestras a evaluar. En total, se midieron las dimensiones de 480 vainas.

F) Se midieron las dimensiones de las semillas contenidas en cada una de las vainas, con el fin de conocer la variabilidad de estas estructuras dentro de una misma vaina, entre vainas, entre individuos y, finalmente, entre poblaciones. Igualmente, se midieron cada uno de los "interseptos" presentes. En total, se midieron 7.600 semillas e interseptos.

A cada semilla e intersepto se le asignó un número, con el fin de correlacionar las dimensiones de ambos y tener, entonces, material estadístico para interpretar los restos arqueológicos.

Las medidas de la longitud de la vaina fueron realizadas mediante un escalímetro. El resto de las mediciones se efectuaron utilizando un Vernier electrónico marca MITUTOYO.

G) Algunas muestras de semillas de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* se utilizaron en el Laboratorio de Citogenética del Jardín Botánico de la UNAM, para realizar estudios de cariotipos y evaluación de la cantidad de ADN.

4. Análisis estadísticos de la variabilidad de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*.

A) Métodos Multivariados.

Se aplicaron métodos de agrupamiento (Análisis de Agrupamiento) y técnicas de ordenación (Análisis de Componentes Principales y Análisis Discriminante). Estos métodos permitieron evaluar las similitudes y diferencias de los individuos en función de todo el conjunto de variables consideradas.

El primer paso fué construir una Matriz Básica de Datos, en la cual, las unidades taxonómicas u OTUs (Operational Taxonomic Units) fueron los individuos y, las variables, fueron los caracteres medidos.

La matriz fué integrada con 48 OTUs, de las cuales, 20 fueron individuos de la población silvestre, 20 fueron de la población manejada y 8 de la población cultivada.

Debido a la variabilidad con la cual se presentan los caracteres dentro de un mismo individuo, cada una de las variables constituía, en realidad, una población de datos. Por esta razón, en la Matriz Básica de Datos se incluyó, para cada variable, la media por individuo, como una medida de agrupación.

Una vez construida la Matriz Básica de Datos, ésta fue analizada con los programas NTSYS (Numerical Taxonomy System)-PC, versión 1.5 (Rohlf, 1989), para obtener un Análisis de

Agrupamiento; PROGRAMA ORDEN (Ezcurra, 1990), para obtener un Análisis de Componentes Principales y STATGRAPHICS (Statistical Graphics System), versión 2.1, para obtener un Análisis Discriminante.

Se estandarizó la Matriz Básica de Datos, debido a la heterogeneidad de escalas y tipos de variables en los caracteres estudiados. La estandarización se llevó a cabo usando la transformación lineal $Y' = (Y-a)/b$ Donde Y' es el valor estandarizado, Y es el valor de cada carácter, a es el valor promedio de dicho carácter y b es la desviación estandar.

Posteriormente se obtuvieron dos matrices de similitud, para indicar la similitud o disimilitud entre cada par de individuos y entre cada par de variables. En el primer caso se utilizó como coeficiente de similitud la Distancia Euclideana. En el segundo caso, se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson para analizar la similitud de las variables estudiadas.

Con la matriz de similitud de los individuos se efectuó el Análisis de agrupamiento, siguiendo el método Secuencial, Aglomerativo, Jerárquico y Anidado, de acuerdo con Sneath y Sokal (1973), utilizando la "Media Aritmética no Ponderada".

Con la matriz de correlación de las variables se realizó un Análisis de Componentes Principales. Se estimaron las matrices de Valores y Vectores Característicos en tres dimensiones (los primeros tres componentes principales). Se utilizó la raíz cuadrada de los Valores Característicos como coeficiente de la longitud de los Vectores Característicos. La primer matriz indicaría el porcentaje de la variabilidad que explican cada uno de los componentes principales. La segunda matriz indicaría el "peso" de cada variable en los tres primeros componentes principales.

El Análisis Discriminante es recomendado por algunos autores, tales como Kachigan (1986) y Cacoullos (1973) como un método multivariado para analizar la varianza entre varios grupos con base en mas de una variable, en un sentido similar a un Análisis de Varianza Multivariado, pero bajo circunstancias en las cuales los datos no son generados por objetos asignados aleatoriamente en tratamientos experimentales, sino en "grupos de objetos intactos" ("in-tact groups"). A diferencia del Análisis de Agrupamientos y del Análisis de Componentes Principales, el Análisis Discriminante determina *a priori* los grupos de objetos y pone a prueba su identidad.

Con este método es posible probar la hipótesis nula de que los grupos estudiados son iguales y que las diferencias se deben al azar. Sin embargo, a diferencia de los tratamientos experimentales, el análisis de los "grupos intactos" no permite concluir acerca de la causalidad entre las variables independientes y dependientes, pues en este caso las relaciones pueden deberse, total o parcialmente, a otras variables no consideradas.

El Análisis Discriminante también es un método de ordenación, que permite identificar grupos de objetos con base en un conjunto de variables, las cuales distinguen o discriminan a los objetos y los asignan a los grupos específicos. Las variables consideradas actúan como variables de clasificación. El Análisis Discriminante calcula un peso o capacidad discriminatoria para cada variable. Con base en estos pesos discriminatorios, se calcula un valor discriminante (L) para cada uno de los objetos (en el caso del presente estudio los objetos son los individuos), a partir de aplicar la función discriminante:

$$L = b_1 x_1 + b_2 x_2 + \dots + b_k x_k$$

donde x_1, x_2, \dots, x_k son los valores de estado de los caracteres y b_1, b_2, \dots, b_k son los pesos discriminantes de los caracteres.

Cuando se analizan mas de dos grupos de objetos, el Análisis Discriminante calcula una función discriminante por cada grupo adicional. En el presente estudio se analizaron tres grupos (las poblaciones) y se calcularon dos funciones discriminantes. La primera de ellas permitió discriminar entre una población y las dos restantes, y la segunda permitió discriminar entre una y otra poblaciones restantes.

Con base en los valores discriminantes de cada individuo, el Análisis Discriminante efectúa predicciones acerca del grupo al cual pertenece cada uno de los individuos. Este procedimiento permite evaluar la identidad de los grupos estudiados, y permite también predecir el grupo al cual pertenecen otros nuevos individuos estudiados.

Finalmente, el Análisis Discriminante permite apreciar la importancia relativa de cada variable para discriminar entre los grupos. El valor de esta importancia relativa se calcula elevando al cuadrado el valor estandarizado del peso de cada variable en la función discriminante.

En el presente estudio se efectuó el Análisis Discriminante utilizando el programa STATGRAPHICS. Se probó la diferencia entre las poblaciones silvestre, manejada y cultivada, con base en el análisis de los individuos de la muestra considerada en cada una de ellas. Se estandarizaron los valores como en el procedimiento seguido en el Análisis de Componentes Principales, y se utilizó la Lambda de Wilks como índice de discriminación, el cual aporta bases estadísticas para determinar si el grado de diferencias entre los grupos se debe o no al azar.

B) Análisis de varianza.

Se efectuaron análisis de varianza de una vía con el fin de apreciar la consistencia de los análisis multivariados, y para observar las tendencias específicas de cada carácter entre las diferentes poblaciones. Se evaluaron las diferencias entre las tres poblaciones para cada uno de los caracteres estudiados. En estos análisis se empleó el programa STATGRAPHICS (Statistical Graphics System), versión 2.1. Todos los análisis fueron efectuados al 95% de confianza y se emplearon las pruebas de Tukey de la Mínima Diferencia Significativa para conocer los intervalos en los cuales una población se distingue de otra para cada variable.



IV

ASPECTOS BOTANICOS DEL GENERO
Leucaena Benth.1. Situación taxonómica del género *Leucaena*.

De acuerdo con Elias (1981), el género *Leucaena* pertenece a la subfamilia *Mimosoideae* de la familia *Leguminosae*. Esta subfamilia agrupa cinco tribus, de las cuales *Mimoseae* comprende al género *Leucaena*. Tal tribu comprende 37 géneros, los cuales han sido arreglados en 10 grupos.

El grupo *Leucaena* incluye a los géneros *Leucaena* y *Schleinitzia*. Las plantas que se agrupan en él, son árboles o arbustos inermes, con foliolos compuestos; glándulas foliares; flores en cabezuelas, con involucelos; brácteas espatuladas y persistentes; anteras con o sin glándulas; ovario sésil o con estípite corto, glabro o piloso; estilo de infundibuliforme a tubular; legumbres dehiscentes o abriendo en margen alado. *Schleinitzia* se distingue de *Leucaena* por su hábito arbustivo, sus legumbres abriendo en margen alado, sus anteras con glándulas y por carecer de mimosina.

IV

ASPECTOS BOTANICOS DEL GENERO
Leucaena Benth.1. Situación taxonómica del género *Leucaena*.

De acuerdo con Elias (1981), el género *Leucaena* pertenece a la subfamilia *Mimosoideae* de la familia *Leguminosae*. Esta subfamilia agrupa cinco tribus, de las cuales *Mimoseae* comprende al género *Leucaena*. Tal tribu comprende 37 géneros, los cuales han sido arreglados en 10 grupos.

El grupo *Leucaena* incluye a los géneros *Leucaena* y *Schleinitzia*. Las plantas que se agrupan en él, son árboles o arbustos inermes, con foliolos compuestos; glándulas foliares; flores en cabezuelas, con involucelos; brácteas espatuladas y persistentes; anteras con o sin glándulas; ovario sésil o con estípites cortos, glabros o pilosos; estilo de infundibuliforme a tubular; legumbres dehiscentes o abriendo en margen alado. *Schleinitzia* se distingue de *Leucaena* por su hábito arbustivo, sus legumbres abriendo en margen alado, sus anteras con glándulas y por carecer de mimosina.

El género *Leucaena* fué descrito primeramente por Benthham en 1842 y ha sido sometido a revisión en distintas ocasiones. Para una visión histórica de la taxonomía del género puede consultarse el trabajo de Zárate (1982).

Existen dos revisiones sobre la taxonomía del género realizadas más recientemente, la de Brewbaker (1984) y la de Zárate (1984). Los taxa y la sinonimia que se proponen en ambas revisiones pueden consultarse en el anexo No.2.

Al comparar ambos sistemas de clasificación (cuadro No.1), puede observarse una coincidencia en la concepción de ocho especies: *Leucaena macrophylla*, *L. lanceolata*, *L. retusa*, *L. shannonii*, *L. leucocephala*, *L. esculenta*, *L. diversifolia* y *L. pulverulenta*.

Brewbaker (1984) propone como especie *L. collinsii*, la cual, para Zárate es un sinónimo de la subespecie *L. esculenta* subsp. *collinsii*. Propone también la especie *L. pallida*, la cual, en el sistema de Zárate es un sinónimo de la subespecie *L. esculenta* subsp. *paniculata*. Propone, finalmente, la especie *L. trichodes*, la cual no es abordada en la revisión taxonómica de Zárate, ya que es sudamericana.

Por su parte, Zárate (1984) propone la especie *L. greggii*, la cual, para Brewbaker, es una especie dudosa. Propone también la especie *L. cuspidata*, la cual no se encuentra en el sistema de clasificación de Brewbaker.

CUADRO No.1 Especies y subespecies del género *Leucaena* Benth. en los sistemas de clasificación de Zárate (1984) Y Brewbaker (1984)

ZARATE (1984)	BREWBAKER (1984)
1. <i>L. macrophylla</i> Benth. <i>L. macrophylla</i> subsp. <i>macrophylla</i> <i>L. macrophylla</i> subsp. <i>nelsonii</i> Britton & Rose) Zárate	1. <i>L. macrophylla</i> Benth.
2. <i>L. lanceolata</i> S. Watson <i>L. lanceolata</i> subsp. <i>lanceolata</i> <i>L. lanceolata</i> subsp. <i>sousae</i> Zárate	2. <i>L. lanceolata</i> S. Watson
3. <i>L. retusa</i> Benth.	3. <i>L. retusa</i> Benth.
4. <i>L. shannonii</i> J.D.Smith	4. <i>L. shannonii</i> J.D.Smith
5. <i>L. leucocephala</i> (Lam.) de Wit. <i>L. leucocephala</i> subsp. <i>leucocephala</i> <i>L. leucocephala</i> subsp. <i>glabrata</i> (Rose) Zárate	5. <i>L. leucocephala</i> (Lam.) de Wit <i>L. leucocephala</i> subsp. <i>salvadorensis</i> * <i>L. leucocephala</i> subsp. <i>glauca</i> *
6. <i>L. greggii</i> S. Watson	
7. <i>L. esculenta</i> (Moc. et Sessé ex A.DC.) Benth. <i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i> <i>L. esculenta</i> subsp. <i>paniculata</i> (Britton & Rose) Zárate <i>L. esculenta</i> subsp. <i>collinsii</i> (Britton & Rose) Zárate <i>L. esculenta</i> subsp. <i>matudae</i> Zárate	6. <i>L. esculenta</i> (Moc. et Sessé ex A.DC.) Benth.
8. <i>L. cuspidata</i> Standley <i>L. cuspidata</i> subsp. <i>cuspidata</i> <i>L. cuspidata</i> subsp. <i>cuspidata</i> var. <i>cuspidata</i> <i>L. cuspidata</i> subsp. <i>cuspidata</i> var. <i>Jacalensis</i> Zárate <i>L. cuspidata</i> subsp. <i>compactiflora</i> Zárate <i>L. cuspidata</i> subsp. <i>compactiflora</i> var. <i>compactiflora</i> <i>L. cuspidata</i> subsp. <i>compactiflora</i> var. <i>adenostriata</i> Zárate	7. <i>L. pallida</i> Britton & Rose 8. <i>L. collinsii</i> Britton & Rose
9. <i>L. diversifolia</i> (Schlecht.) Benth. <i>L. diversifolia</i> subsp. <i>diversifolia</i> <i>L. diversifolia</i> subsp. <i>stenocarpa</i> (Urb.) Zárate	9. <i>L. diversifolia</i> (Schlecht.) Benth.
10. <i>L. pulverulenta</i> (Schlecht.) Benth. <i>L. pulverulenta</i> var. <i>pulverulenta</i> <i>L. pulverulenta</i> var. <i>brachycarpa</i> (Urb.) Zárate	10. <i>L. pulverulenta</i> (Schlecht.) Benth.
	11. <i>L. trichodes</i> (Jacq.) Benth.

* Taxa no equiparables en ambos sistemas.

Existen muchas diferencias en la interpretación de la sinonimia entre ambos sistemas de clasificación. Sin embargo, la diferencia más significativa se presenta en la interpretación de las categorías subespecíficas. Como podrá observarse, en el sistema de Brewbaker (1984) únicamente se definen subespecies para la especie *L. leucocephala*. En este caso se incurre en errores nomenclaturales, ya que no asigna la categoría subespecífica con el autónimo que debe darse a uno de los taxa, cuando se asignan categorías infraespecíficas, de acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura Botánica.

En la presente investigación se ha tomado como base el sistema de clasificación de Zárate (1984). En las siguientes páginas, todos los taxa mencionados deberán referirse a dicho sistema.

2. Descripción.

De acuerdo con Brewbaker (1978 y 1984) y Zárate (1982 y 1984), el género *Leucaena* tiene los siguientes rasgos generales:

Forma de vida. Árboles o arbustos de 1 a 20 m de altura. El tronco puede tener corteza lisa (*Leucaena esculenta*) o estriada (*L. cuspidata*); su color varía desde gris claro metálico, gris pardo con lenticelas amarillas o pardo moreno.

Ramas. Las ramillas son generalmente cilíndricas, aunque en *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* son angulares o casi aladas; pueden ser glabras o pubescentes.

Hojas. Tienen estípulas persistentes. Las hojas son bipinnadas y pecioladas. El peciolo y el raquis tienen un canal en la cara abaxial y son redondeadas en la cara adaxial. Las hojas varían desde los 5 cm hasta los 30 cm de longitud y tienen generalmente forma oblonga, pero pueden ser elípticas, redondeadas u obovadas.

Todas las especies presentan una o más glándulas en el peciolo. Las pinnas pueden ser pocas o numerosas y el número es, generalmente, inversamente proporcional al tamaño de los folíolos.

Inflorescencias. Las inflorescencias son capítulos, sostenidos por un involucreo, generalmente esféricos y pedunculados, en fascículos axilares.

Flores. Cada flor está acompañada por una bractéola unida a su base, generalmente peltada y de forma orbicular o ligeramente apiculada. El cáliz es tubular campanulado, pentadentado. La corola está formada por cinco pétalos unguiculados o espatáceos, libres desde la base; de color verde o hialinos, glabros o hispídulos.

El androceo está formado por 10 estambres libres desde la base; los filamentos, generalmente, no sobrepasan 1 cm de longitud; las anteras miden aproximadamente 1 mm, son dorsifijas y frecuentemente pilosas. Los estambres generalmente son hialinos, pero pueden ser de rosado a quinda o amarillos.

El ovario es sésil o subsésil; elipsoide; generalmente piloso, aunque a veces es glabro; de color verde, con forma atenuada hacia el estilo tubular, rematando en un estigma cóncavo.

Frutos. El fruto es una legumbre con estípites reducido; plana y lisa, con el margen ligeramente más grueso que las valvas, abriendo por ambas suturas, con poca o ninguna elasticidad que impulse las semillas. Su forma es, generalmente, oblonga; el ápice es atenuado o agudo o bien, redondeado y apiculado, frecuentemente rostrado. El color varía de moreno claro o amarillento, a rojo escarlata, el cual, al secarse, puede variar a moreno oscuro. Pueden ser glabras o velutinas. La textura puede ser de papirácea a coriácea. Frecuentemente presentan falsos septos.

Semillas. Las semillas se encuentran característicamente dispuestas en forma transversal; son casi planas, ligeramente biconvexas; de contorno oval a orbicular, siempre apiculadas hacia el extremo del micrópilo. Tienen aspecto seroso y color que va de amarillento a rojizo oscuro. Presentan testa dura y, entre ésta y los cotiledones, se encuentra el endosperma, como una capa de albúmen mucilaginoso. Tienen germinación epigea.

3. Aspectos genéticos.

A) Número Cromosómico Básico y Ploidía.

De acuerdo con los trabajos de Brewbaker (1984), las especies de *Leucaena* presentan los números cromosómicos que se indican en el cuadro no.2.

Por su parte, Palomino et al. (en preparación) encuentran, para siete taxa, los números cromosómicos que se presentan en el cuadro No.3. Como patrón general, estos autores encuentran que el número $2n=112$ se encuentra en individuos cultivados, mientras que el número $2n=56$ se encuentra en individuos silvestres. Sostienen, además, que las diferencias entre los números $2n=104$ y $2n=112$, los cuales pueden presentarse en un mismo taxón, pueden deberse a la aparición de extracromosomas.

CUADRO No.2 Número cromosómico y niveles de ploidía en las especies del género *Leucaena* (Brewbaker, 1984)

ESPECIE	No. BASICO	n	2n
<i>L. macrophylla</i>	13	26	52
<i>L. lanceolata</i>	13	26	52
<i>L. retusa</i>	14	26	52
<i>L. shannonii</i>	13	26	52
<i>L. collinsii</i>	13	26	52
<i>L. leucocephala</i>	13	52	104
<i>L. greggii</i>	?	?	?
<i>L. esculenta</i>	13	26	52
<i>L. pallida</i>	13	52	104
<i>L. cuspidata</i>	?	?	?
<i>L. diversifolia</i>	13	26, 52	52, 104
<i>L. pulverulenta</i>	14	28	56
<i>L. trichodes</i>	13	26	52

Algunos de los taxa indicados en los cuadros No.2 y 3 son sinónimos. En el primer caso, de acuerdo con el sistema de clasificación de Brewbaker (1984) y, en el segundo caso, de acuerdo con el sistema de Zárate (1982). La sinonimia de ambos sistemas de clasificación puede consultarse en el anexo No.2.

CUADRO No.3 Número cromosómico en siete taxa del género *Leucaena*. (Con base en Palomino et al., en preparación).

TAXA	No. CROMOSOMICO (2n)
<i>L. cuspidata</i> subsp. <i>compactiflora</i>	
var. <i>adenostriata</i>	112
<i>L. diversifolia</i> subsp. <i>diversifolia</i>	56
<i>L. diversifolia</i> subsp. <i>stenocarpa</i>	52-56
<i>L. esculenta</i> subsp. <i>esculenta</i>	52-56-112
<i>L. esculenta</i> subsp. <i>paniculata</i>	104-112
<i>L. lanceolata</i> subsp. <i>lanceolata</i>	56
<i>L. lanceolata</i> subsp. <i>sousae</i>	56

B) Hibridación.

Brewbaker (1983) y Sorensson (1989) sostienen que las especies del género *Leucaena* se caracterizan por presentar autoincompatibilidad y forzoso entrecruzamiento. Encontraron que la autocompatibilidad se presenta unicamente en los taxa poliploides *Leucaena diversifolia* subsp. *diversifolia*; *L. leucocephala* subsp. *leucocephala*; *L. leucocephala* subsp. *glabrata* y *L. cuspidata* subsp. *compactiflora* var. *adenostriata* Zárate. Con base en estas observaciones, sostienen que en *Leucaena* la autofecundación se encuentra ligada al número cromosómico, tal como ocurre con otras leguminosas. Sin embargo, los tetraploides de *L. pallida* (sinónimo de *L. esculenta* subsp. *paniculata* Zárate), constituyen una excepción, pues presentan autoincompatibilidad y sólo son parcialmente autocompatibles. Por otro lado, falta por aclarar aún el caso de los tetraploides de

L. esculenta subsp. *esculenta* Zárate que reportan Palomino et al. (en preparación).

Pan (1985) encontró que en individuos diploides de *Leucaena diversifolia*, el sistema de autoincompatibilidad está controlado genéticamente por un alelo S, y explica que en las formas poliploides existe mayor posibilidad de que se expresen los caracteres de autocompatibilidad.

Sorensson *et al.* (1984) muestran que al realizar cruza entre las diferentes especies de *Leucaena* (cuadro No.4), una elevada proporción de las intercruzas resultantes fueron total o parcialmente fértiles. Además, encontraron que al crecer algunos de los híbridos, éstos presentan rasgos intermedios a las formas paternas. La hibridación interespecífica que ocurre en la naturaleza, por lo tanto, es una fuente importante de problemas para el estudio de la sistemática del género.

En el mismo sentido, Brewbaker (1984) encuentra que la transferencia de genes entre las diferentes especies del género *Leucaena* puede ser relativamente fácil mediante el uso de los poliploides, lo cual resulta de gran utilidad en los programas de fitomejoramiento.

El esclarecimiento de las relaciones filogenéticas con base en las cruza interespecíficas, aún no ha sido posible. Sin embargo, según Brewbaker (1984), es posible considerar, hipotéticamente, que *Leucaena diversifolia* es un complejo ancestral en la evolución de muchas especies del género y, probablemente, se trata de uno de los "padres" (junto con *L. shannonii*) de *L. leucocephala*. Por su parte, Pan (1985) sostiene que *L. pallida* (*L. esculenta* subsp. *paniculata* Zárate), derivó de una hibridación entre *L. esculenta* subsp. *esculenta* y el taxón que corresponde a *L. diversifolia* subsp. *stenocarpa* (Urban)

Zárate. Sin embargo, esta hipótesis se basa únicamente en evidencias morfológicas.

CUADRO No.4 Hibridación interespecífica en el género *Leucaena* (Sorensen et al., 1984).

ESPECIES masculinos	femeninos											
	COL	DIV	DIV	ESC	LAN	LEU	MAC	PAL	PUL	RET	SHA	TRI
<i>L. collinsii</i> (2N= 52)	E	E	-	E	F	E	E	-	E	E	E	F
<i>L. diversifolia</i> (2N= 52)	F	E	F	E	F	E	-	E	F	-	F	F
<i>L. diversifolia</i> (2N= 104)	F	E	F	E	-	F	E	F	E	E	F	E
<i>L. esculenta</i> (2N= 52)	-	-	E	E	-	E	-	-	-	E	-	E
<i>L. lanceolata</i> (2N= 52)	F	E	F	-	E	-	E	-	-	E	F	-
<i>L. leucocephala</i> (2N= 104)	F	F	F	F	F	F	E	F	F	F	F	E
<i>L. macrophylla</i> (2N= 52)	F	-	-	F	E	E	E	-	E	E	F	E
<i>L. pallida</i> (2N= 104)	-	E	F	-	-	-	-	E	-	-	-	-
<i>L. pulverulenta</i> (2N= 56)	F	E	F	E	F	F	F	-	E	F	F	E
<i>L. retusa</i> (2N= 56)	F	F	E	E	F	E	E	-	-	E	F	-
<i>L. shannonii</i> (2N= 52)	F	E	F	E	F	E	E	-	E	E	E	E
<i>L. trichodes</i> (2N= 52)	-	-	F	-	-	E	E	-	-	-	F	E

E= estéril F= fértil - desconocido

C) Características de los cromosomas.

González et al. (1967) refieren la presencia de al menos 7 cromosomas con satélite en *L. leucocephala*. Reportan, además, que *L. pulverulenta* tiene cromosomas evidentemente más grandes que *L. leucocephala* y observan, en un cariotipo haploide, dos cromosomas

con satélite en esa especie. Reportan, finalmente, que *L. lanceolata* tiene cromosomas con tamaño similar a los de *L. pulverulenta* y también dos cromosomas con satélite.

Palomino *et al.* (en preparación), al estudiar el contenido de ADN en siete taxa del género *Leucaena*, encuentran una correlación entre el número cromosómico y el contenido de ADN. Así, mientras en los taxa con $2n=56$ el contenido de ADN varió entre 1.28 pg (en *L. esculenta* subsp. *esculenta*) a 1.82 pg (en *L. diversifolia* subsp. *diversifolia*), en los taxa $2n=112$ este contenido varió entre 2.53 pg (en *L. esculenta* subsp. *paniculata*) y 3.67 pg (en *L. cuspidata* subsp. *compactiflora* var. *adenostricta*).

4. Distribución.

El género *Leucaena* presenta una amplia área de distribución, desde zonas áridas y semi-áridas hasta el trópico húmedo. Desde el nivel del mar, hasta por arriba de los 2,000 ms.n.m. Desde el sur de los Estados Unidos, hasta el norte de Argentina. Desde suelos ricos y profundos, hasta los pedregosos y erosionados (Pérez, 1979).

Esta diversidad de habitats tiene una íntima relación con la considerable variabilidad intra e interespecífica en los taxa silvestres, pero también con la considerable variabilidad generada por el hombre. Por ejemplo, el fitomejoramiento ha generado más de 100 variedades y cultivares para *Leucaena leucocephala*, las cuales presentan una amplia gama de características que les permite distribuirse por toda el área tropical del mundo.

5. Compuestos secundarios.

El compuesto secundario de mayor importancia en el género es, sin duda, la mimosina. Este compuesto es el aminoácido aromático ácido B-(N-(3-hidroxi-4-piridona)-A-amino-propiónico, localizado en la fracción soluble de la planta.

El contenido oscila entre 1.5 y 4.5% en peso seco, de acuerdo con la especie, variedad, estado de la planta y época de cosecha (cuadro No.5).

La mayor concentración de mimosina en la planta se presenta en las partes jóvenes, de activo crecimiento. Así, las hojas jóvenes contienen dos a tres veces más mimosina que las hojas maduras y el follaje de 3 a 4 veces más que los tallos (Martínez y Elliot, 1979 *cit in* Pound y Martínez, 1983).

En el mismo sentido, Anon (1979 *cit. in* Pound y Martínez, 1983) reporta que el contenido de mimosina en las hojas de *Leucaena leucocephala*, es de 1.8% del peso seco, en la estación seca, de crecimiento lento, mientras que en los períodos de rápido crecimiento, el contenido es de 4 a 4.5%.

Los experimentos de Kuo et al. (1982 *cit. in* Pound y Martínez, 1983), demuestran que la mimosina tiene efectos alelopáticos sobre otras plantas. Mientras que los experimentos de Ilag (1980 *cit. in* Pound y Martínez, 1983), demuestran que este compuesto actúa como un mecanismo de defensa contra las plagas de insectos.

El género *Leucaena* presenta, además, niveles importantes de taninos. Pound y Martínez (1983) reportan una concentración de 10.15 mg/g de taninos, en hojas de *L. leucocephala*, la cual

resulta muy elevada si se compara, por ejemplo, con la de 0.13 mg/g que se reporta para las hojas de alfalfa.

Kuo et al. (1982 *cit. in* Pound y Martínez, 1983) reportan, también, la presencia de seis fenoles y varios flavonoides desconocidos, con propiedades alelopáticas.

CUADRO No.5 Porcentaje promedio de mimosina en 10 especies del género *Leucaena*. (Con base en Brewbaker y Kaye, 1981).

ESPECIE	% DE MIMOSINA
<i>L. collinsii</i>	1.90
<i>L. diversifolia</i>	2.19
<i>L. esculenta</i>	1.87
<i>L. lanceolata</i>	3.73
<i>L. macrophylla</i>	3.76
<i>L. pulverulenta</i>	1.50
<i>L. retusa</i>	3.90
<i>L. shannonii</i>	1.52
<i>L. trichodes</i>	4.44
<i>L. leucocephala</i>	4.04

Gibbs (1974 *cit. in* Smolenski et al., 1981) reportó la presencia de glucósidos cianogénicos no caracterizados, en varias leguminosas, entre ellas *Leucaena leucocephala*. Estos compuestos inhiben la enzima citocromo oxidasa, y determinan disnea, vértigo, debilidad y la muerte en el ganado.

6. Plagas.

Pound y Martínez (1983) sostiene que las hormigas pueden ser una plaga seria de *Leucaena* en las etapas post-germinativas. En "la Montaña de Guerrero" se observaron severos ataques de la hormiga "arriera" (*Attas cephalota*) sobre plántulas de *Leucaena esculenta* y *L. macrophylla* en vivero. En Colombia, Tergas y

Sánchez (1978 cit. in Pound y Martínez, 1983) reportan que el escarabajo *Cathartus quadricollis* puede destruir entre el 10 y el 95% de las semillas de guajes. Se reporta también que varias especies de insectos del género *Coccus* causan daños considerables en los tallos de varias especies de *Leucaena*.

En México y Centroamérica una de las plagas más importantes es la de los brúquidos del género *Acanthoscelides*. En el Cuadro No.6 se muestran las especies de *Leucaena* que han sido reportadas bajo el ataque de estos insectos.

CUADRO No.6 Especies de *Leucaena* atacadas por *Acanthoscelides* spp. (Con base en Johnson, 1983).

Especies de <i>Leucaena</i>	Especies de <i>Acanthoscelides</i>
<i>L. collinsii</i>	<i>A. macrophthalmus</i>
<i>L. diversifolia</i>	<i>A. boneti</i> , <i>A. leucaenicola</i>
<i>L. esculenta</i>	<i>A. boneti</i> , <i>A. leucaenicola</i>
	<i>A. macrophthalmus</i> , <i>A. mankinsi</i>
<i>L. lanceolata</i>	<i>A. leucaenicola</i> , <i>A. macrophthalmus</i>
	<i>A. mankinsi</i>
<i>L. leucocephala</i>	<i>A. macrophthalmus</i> , <i>A. mankinsi</i>
<i>L. macrophylla</i>	<i>A. macrophthalmus</i> , <i>A. mankinsi</i>
<i>L. pulverulenta</i>	<i>A. macrophthalmus</i>
<i>L. retusa</i>	<i>A. macrophthalmus</i>
<i>L. shannoni</i>	<i>A. macrophthalmus</i> , <i>A. mankinsi</i>

7. Patrones de variación observados de acuerdo con las condiciones eco-geográficas.

Entre los cambios morfofisiológicos que se han observado en el género *Leucaena*, en relación con las variaciones eco-geográficas destacan:

- A) En el presente trabajo se observó que el tronco generalmente es recto y esbelto en los bosques con mayor cobertura. Esto

constituye, posiblemente, una respuesta a la competencia por luz.

Pound y Martínez (1983) muestran que la sombra tiene efectos significativos en el patrón de crecimiento de *Leucaena leucocephala*. En general, encuentran que la sombra reduce el peso total de la planta e incrementa las dimensiones del tallo, la longitud de los internodos y la altura de la planta. Encuentran además, que en los tratamientos sombreados, las hojas resultaron ser más grandes y delgadas y que la tasa de crecimiento de la raíz decayó en un 20%, en comparación con tratamientos sin sombra.

- B) En las zonas con suelos delgados, derivados de rocas calizas, los individuos de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* presenta formas arbustivas. Mientras que en suelos más profundos, derivados de rocas volcánicas, los individuos presentan formas arbóreas.
- C) Se ha observado que el número de glándulas del pecíolo aumenta en proporción directa con la humedad, pero no ha sido aún explicado (Zárate, 1982). Se sabe que las glándulas secretan sustancias atractivas para algunas especies de hormigas, las cuales pueden proporcionar a la planta una defensa contra otros depredadores, en forma similar al caso de *Acacia cornigera* y *Pseudomirmex* sp. Sin embargo, esto no tiene una relación aparente con la humedad, a menos que este factor favorezca de alguna manera la presión de los depredadores. Se requiere estudiar aún con mayor precisión.
- D) Zárate y Sousa (1978) señalan que el tamaño de los capítulos y sus pedúnculos varía con la latitud. En las mayores latitudes aumenta el tamaño; sin embargo, se desconoce el factor climático que lo determina.

- E) Se ha observado también una variabilidad en la textura del fruto, desde papirácea, cartácea, hasta coriácea o casi leñosa, conforme disminuye la humedad del ambiente (Zárate, 1982).
- F) Una característica diagnóstica del género, como se ha señalado, es la disposición transversal de las semillas. ésta puede cambiar a oblicua o longitudinal, como una respuesta del angostamiento que sufren los frutos ante condiciones de mayor humedad (Zárate, 1982).
- G) En la presente investigación, se observaron diferentes comportamientos fenológicos en distintas condiciones de humedad. Así, por ejemplo, en la Montaña de Guerrero, los individuos del género que se localizan en zonas húmedas, tales como barrancas, hoquedades, manantiales, etc., adelantan el período de rebrote de hojas hasta un mes antes de lo que ocurre en las poblaciones con menor humedad. En estos casos también se adelantan los períodos de floración y fructificación y aún llegan a prolongarse. En condiciones de manejo, el riego altera fuertemente la fenología de los individuos. Así, en *Leucaena leucocephala* y en *L. esculenta*, se presenta una producción continua de brotes foliares y florales, así como de frutos y semillas.
- H) La variabilidad en el tamaño del fruto y de las semillas es sumamente elevada. En las poblaciones naturales estos rasgos parecen estar influenciados por la humedad. En los sitios más secos y calientes pueden encontrarse frutos y semillas más pequeños que en los sitios más húmedos. Sin embargo, en estos caracteres influyen, frecuentemente, factores culturales y genéticos, ya que son rasgos directamente seleccionados por la actividad humana. en este trabajo se tratará de profundizar al respecto.

I) Takahashi (1952 *cit. in.* Pound y Martínez, 1983) demostró que la productividad de forraje en los tipos hawaianos de *L. leucocephala*, era de 62 ton/ha a 25 msnm; 43 ton/ha a 200 msnm y que a 600 msnm, las plantas crecían únicamente 60cm en dos años.

Estos resultados muestran claramente, un descenso de la productividad de hojas en función de la altitud. Pound y Martínez (1983) consideran que este comportamiento está relacionado con un descenso de la temperatura, un incremento en la acidez de los suelos, y un descenso en la fertilidad de éstos al aumentar la altitud.



V

ASPECTOS TAXONOMICOS DE
Leucaena esculenta
(Moc. et Sessé ex A.DC.) Benth.

1. Introducción.

El binomio *Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex A.DC.) Benth., fué publicado en 1875 en el *Prodromus*. Esta combinación ha permanecido constante en las numerosas revisiones que se han realizado sobre el género.

En los sistemas de clasificación propuestos más recientemente, el taxón *Leucaena esculenta* ha sido tratado de distinta manera. Así, mientras Zárate (1984) propone cuatro subespecies (*L. esculenta* subsp. *esculenta*, *L. esculenta* subsp. *paniculata*, *L. esculenta* subsp. *collinsii* y *L. esculenta* subsp. *matudae*), Brewbaker (1984) sostiene que *L. paniculata* es un sinónimo de *L. pallida* y que, con base en Pan (1984), se trata de un híbrido anfidiplóide entre *L. esculenta* y *L. diversifolia*, ya que muestra un conjunto de rasgos intermedios a estas dos especies.

El taxón definido por Zárate (1984) como *Leucaena esculenta* subsp. *collinsii*, es considerado en Brewbaker (1984) como una

especie distinta a *L. esculenta*. El taxón *L. esculenta* subsp. *matudae* Zárate, no es considerado por Brewbaker.

De las subespecies definidas por Zárate (1984) para *Leucaena esculenta*, dos fueron encontradas durante la revisión del género realizada por Britton y Rose en 1928. En ese año se publicaron como especies nuevas *L. collinsii* y *L. paniculata*. En esa misma revisión se incluyó también la especie *L. pallida*, la cual, a juicio de Zárate (1982), es un sinónimo de *L. esculenta* subsp. *paniculata*.

El tercer taxón subespecífico que propone Zárate (*Leucaena esculenta* subsp. *matudae*) fué propuesto, por primera vez, en Zárate (1982) como una variedad de la subespecie *L. esculenta* subsp. *paniculata* y, posteriormente, fué trasladado a nivel de subespecie en Zárate, 1984.

2. Descripción.

Las características que unifican los taxa de *L. esculenta*, de acuerdo con Zárate (1982) son:

- 1) Forma de vida. Árboles o arbustos de 3 a 12 m de alto.
- 2) Tronco. Con corteza lisa, de color gris claro brillante o pardo grisácea, con lenticelas amarillas. Ramas angulosas o subteradas; estípulas subuladas, ascendentes.
- 3) Hojas. Con una o dos glándulas en el primer par de pinnas. El raquis puede medir de 11 a 40 cm, es surcado o aplanado. El número de pinnas es sumamente variable (de 6 a 65 pares), que pueden medir de 3 a 13 cm de longitud. El número de foliolos también es muy variable, presentandose de 17 a 85 pares, los cuales pueden medir de 3.5 a 7 mm de longitud y

de 1 a 2 mm de ancho. Los folíolos son de lineares a oblongos, con la base trunca u oblicua, asimétrica, con el ápice redondeado, apiculado o agudo. Los folíolos pueden ser papilosos, puberulos o ciliados.

- 4) Flores. Los pedúnculos de los capítulos son alados y pueden medir de 1.5 a 4.5 cm de longitud. Los capítulos miden de 13 a 25 mm de diámetro en la anthesis; los botones son esféricos o elipsoides. El cáliz mide de 2.5 a 3.8 cm de longitud; la corola de 3.5 a 5 cm.
- 5) Frutos. El pedúnculo del fruto mide entre 1.5 y 4.4 cm de longitud. Las dimensiones del fruto son muy variables, entre 6.2 y 24 cm de longitud y entre 0.8 y 2.5 cm de ancho. Son papiráceos, cartáceos o coriáceos, de color rojo, amarillento o pardo. Pueden ser sésiles o tener un estípote de 5 a 15 mm.
- 6) Semillas. Son obovadas u oblongas, comprimidas lateralmente, amarillentas o castaño rojizo.

3. Características generales de los taxa subspecíficos de *Leucaena esculenta*.

Las descripciones que a continuación se presentan, han sido realizadas con base en Zárate (1982). Para algunas características se anotan otras fuentes, con información más reciente o complementaria a la de Zárate.

A) *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* (figura No.4)

Forma de Vida. Arbol de 7 a 15 m

Tronco. Corteza gris claro brillante, lisa, con aspecto metálico.

Ramas. Subterradas o angulosas, casi siempre aladas.

Glándulas. Relativamente grandes, de hasta 6 mm, oblongas, una o dos por hoja.

Pecíolo. de 0.8 a 1.8 cm de longitud.

Ráquis. Aplanado, de 13 a 39 cm de longitud.

Pinnas. De 18 a 65 pares, con una longitud de 4.5 a 13 cm.

Foliolos. De 39 a 85 pares, de 3.5 a 6.5 mm de longitud por 1 mm o menos de ancho, lineares, con la base truncada y el ápice agudo, ciliados.

Pedúnculo de los capítulos. De 1.7 a 4.5 cm de longitud.

Capítulos. De esféricos a elipsoides; miden de 1.3 a 2.5 mm en la antesis. El botón mide de 7 a 11 mm de diámetro cuando alcanza su tamaño máximo.

Flores. Cáliz de 3 a 3.8 mm de longitud.

Corola de 4 a 5 mm de longitud.

Estambres, de hasta 16 mm de longitud, con anteras cortamente pilosas.

Pedúnculo del fruto. De 3.4 a 4 cm de longitud.

Frutos. De 14 a 24 cm de longitud por 1.4 a 2.5 cm de ancho. Sésil o con un estípote de 1 a 1.5 cm; de color rojo, glabro.

Semillas. De tamaño muy variable. En el presente estudio se encontraron semillas de 5 a 15 mm de longitud; de 3 a 12 mm de ancho y de .8 a 3 mm de espesor).

Número cromosómico. Hutton & Eddie (1984) reportan para esta subespecie el número $2n=26$. Brewbaker (1984) reporta el número $2n=52$. Mientras que Palomino et al. (en preparación), reportan $2n=52$ y $2n=56$ para individuos silvestres y $2n=112$ para individuos cultivados de Oaxaca.

En el trabajo de Palomino et al. (en preparación), se incluyen 16 individuos de las tres poblaciones de guajes, estudiadas en esta tesis. Todos ellos, silvestres, manejados y cultivados, presentaron el número $2n=56$.



Figura No. 4 *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*

Pólen. Es un pólen simple, que se libera como eumónadas (Guinet, 1966 y Guinet, 1981). Martínez (comunicación personal) describe el pólen de esta subespecie, con una abertura tricolporada. La exina es subtectada, reticulada, heterobrocada, con microspinas supratales. Presenta lúminas alargadas, de 0.6 a 4.8 micras. La exina tiene 3.6 micras de grosor. Mónada, isopolar, radiosimétrica. Los estudios de Martínez (sin publicar), incluyeron 20 individuos de las poblaciones analizadas en esta tesis. De acuerdo con Martínez (comunicación personal), todos estos individuos presentan el mismo patrón que describe para el pólen de la subespecie.

Distribución. Existen registros de esta subespecie en los estados de Jalisco, Hidalgo, Puebla, Veracruz, Michoacán, México, Morelos, Guerrero, Oaxaca y Chiapas. En esta investigación se encontraron poblaciones silvestres únicamente en la región de la Montaña de Guerrero. Vázquez (1986) reporta también poblaciones silvestres en la porción Sureste de Puebla, dentro de la Cuenca del Balsas.

Habitat. Se le encuentra en un gradiente altitudinal de 850 a 2,100 ms.n.m., en suelos derivados de sustratos calizos e igneos.

Esta subespecie se encuentra asociada al Bosque Tropical Caducifolio. En Oaxaca, Zárate (1982) la reporta en "pie de monte, asociado con mezquite (*Prosopis* sp.) y huizaches (*Acacia farnesiana*)". En la Montaña de Guerrero, Viveros y Casas (1985) la reportan asociada a "caahuates" (*Ipomoea murucoides* e *I. arborescens*), con "copales" y "cuajotes" (*Bursera* spp.) y "pochotes" (*Ceiba parviflora*), "huizaches" y "cubatas" (*Acacia farnesiana*, *A. cochliacantha*, *A. pennatula*) y *Lysiloma* spp., entre las más representativas del estrato arbóreo. Zárate (1982) y Viveros y Casas (1985) reportan la presencia de esta subespecie en Bosques de Encino. En la Montaña de Guerrero pueden observarse poblaciones de *L. esculenta* subsp. *esculenta* en los encinares de menor altitud, entre los 1,400 y 1,700 ms.n.m., en los cuales predominan *Quercus glaucooides*, *Lysiloma acapulcensis* y *L. divaricata*, así como en las zonas de transición entre el Bosque Tropical Caducifolio y el Bosque de Encino.

Fenología. Zárate (1982) reporta la siguiente información sobre el comportamiento temporal de la subespecie *esculenta* en Oaxaca:

Floración: De noviembre a enero
Fructificación: De marzo a abril

Brewbaker (1984) reporta los siguientes datos:
Floración: Desde el verano tardío (septiembre?)
Fructificación: concluye en enero.

En la Montaña de Guerrero se encontró el siguiente comportamiento general:

Floración: De mediados de septiembre hasta mediados de diciembre.

Fructificación: De principios de diciembre hasta mediados de marzo.

Semillas maduras: de mediados de enero hasta finales de marzo.

Pérdida de follaje: de mediados de enero hasta mediados de mayo.

Sin embargo, en condiciones de cultivo con riego, la floración se presenta entre principios de enero y finales de marzo, la fructificación comienza a mediados de marzo y se prolonga hasta el mes de mayo.

En la figura No.5 se muestran los resultados de un estudio fenológico de Arriaga (1991), con esta subespecie, en poblaciones del municipio de Alcozauca, Gro.

B) *L. esculenta* subsp. *paniculata*.

Forma de vida. Árboles pequeños, de 5 a 10 m

Tallo. Corteza gris pardo con lenticelas amarillas.

Ramas. Subterradas o cilíndricas, en ocasiones ligeramente aladas cuando son jóvenes.

Glándulas. Redondas, cupuladas, de 4 mm

Pecíolo. De 0.8 a 2.5 cm de longitud.

Ráquis. De 4.2 a 30 cm de longitud.

Pinnas. De 7 a 30 pares, de 3 a 12 cm de longitud.

Foliolos. De 17 a 62 pares, de 3.5 a 7 cm de longitud por 1 a 2 mm de ancho.

Pedúnculo del capítulo. De 1.5 a 3.5 cm de longitud.

Capítulos. Esféricos, de 1.4 a 2.5 cm de diámetro en la antesis; los botones, en su tamaño máximo, son de 7 a 12 mm. Brewbaker (1984) reporta de 15 a 20 mm. Son de color rosado.

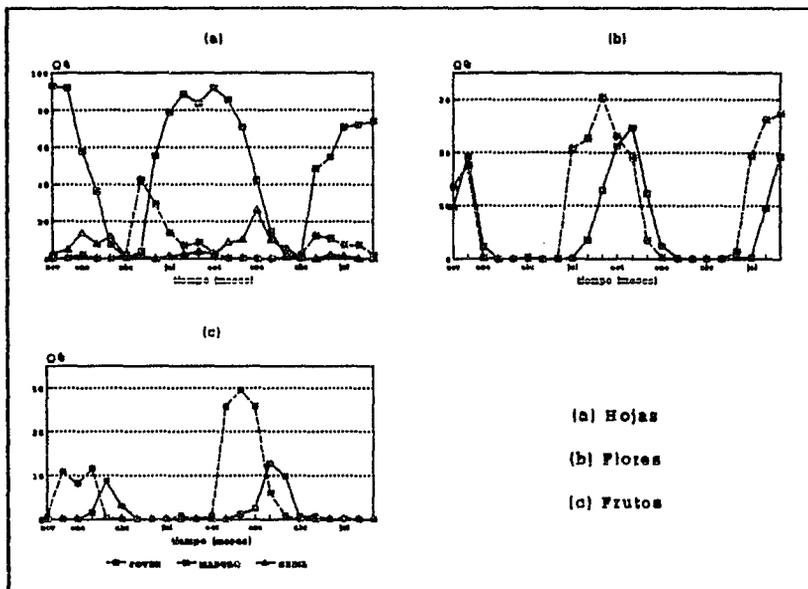


Figura No. 5 Comportamiento fenológico de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* en Alcozauca, Gro. (Tomado de Arriaga, 1991)

Cáliz. De 2 a 3 mm.

Corola. 4 mm

Estambres. De 6 a 9 mm de longitud.

Ovario. Generalmente glabro, de 8.5 a 11 mm.

Pedúnculo del fruto. De 1.5 a 3.7 cm de longitud.

Frutos. De 6.2 a 16 cm de longitud y de .8 a 1.9 cm de ancho. Son de color pardo amarillento u ocre, de textura coriácea, generalmente endurecidos.

Semillas. Oblongas, de 6 a 7 mm de longitud.

Número cromosómico. Brewbaker (1984) reporta para *L. pallida* (sinónimo de esta subespecie en el sistema de clasificación de Zárate), los números $2n=52$ y $2n=104$. Palomino et al. (en preparación) reportan los números $2n=104$ y $2n=112$.

Pólen. Martínez (comunicación personal) describe el pólen de esta subespecie, con una abertura tricolporada y, ocasionalmente, tetracolporada. La exina es subtectada, reticulada, heterobrocada, con microespinas suprategmiales. Los muros varían de 0.8 a 1.6 micras de grosor. Las lúminas miden de 0.8 a 2.4 micras. La exina mide 3.2 micras de grosor. Mónada, isopolar, radiosimétrica.

Distribución. Se encuentran registros de esta subespecie en los estados de Puebla, Morelos, Guerrero y Oaxaca. En la Cuenca del Balsas y en los Valles de Tehuacán y Cuicatlán.

Hábitat. Zárate (1982) reporta a esta subespecie, para Oaxaca, como parte del Bosque Tropical Caducifolio, asociada a los "cuajitales" (*Bursera* spp.) y a las áreas en las cuales predominan *Brahea* y *Yucca*. La reporta también en los Bosques de Pino y en la Vegetación Riparia, en los cauces de temporal.

Viveros y Casas (1985) la reportan en la región de La Montaña de Guerrero como parte del Bosque Tropical Caducifolio, principalmente asociada a los bosques de *Bursera* spp. La reportan también en las zonas de transición del Bosque Tropical Caducifolio y del Bosque de Encino, asociada con *Juniperus flaccida*, *Lysiloma acapulcensis*, *L. divaricata* y *Quercus glaucoides*. También se le reporta en el Bosque de Encino, asociada a *Q. glaucoides* y *Q. magnifolia*. En algunas laderas es simpátrico con *L. esculenta* subsp. *esculenta*. Se le encuentra también formando parte de la Vegetación Riparia, en las barrancas, asociada a *Thevetia* spp. y *Taxodium mucronatum* así como *L. macrophylla* subsp. *macrophylla*.

Generalmente se distribuye en suelos derivados de rocas calizas e ígneas, en altitudes que van de los 1,200 a 2,700 m.s.n.m.

Fenología. Zárate (1982) reporta la siguiente información fenológica para Oaxaca:

Floración: De agosto a septiembre.

Fructificación: De noviembre a diciembre.

En la Montaña de Guerrero, Viveros y Casas (1985) reportan la siguiente información:

Floración: De principios de septiembre a finales de octubre.

Fructificación: De principios de noviembre a mediados de enero.

Semillas maduras. Enero.

Pérdida de follaje. De finales de diciembre a finales de abril.

Brawbaker (1984) sostiene que este taxón no tiene un comportamiento estacional.

C) *L. esculenta* subsp. *collinsii*

Forma de vida. Árboles de 5 a 15 m.

Tronco. Color café.

Ramas. Cilíndricas.

Glándulas. Aplanadas, redondas o elípticas, hasta de 4 mm de diámetro. Presenta cuatro por cada hoja.

Pecíolo. De 2.5 a 3 cm de longitud.

Ráquis. De 25 cm de longitud.

Pinnas. De 8 a 15 pares.

Foliolos. De 35 a 45 pares; de 6 a 9 mm de longitud. La nervadura central es excéntrica. Presentan un extremo agudo.

Capítulos. Blancos, de hasta 18 mm; con 200 a 240 flores, muy aromáticas en la antesis, con un olor muy similar al de la alfalfa, muy atractivo para las abejas.

Flores. Cáliz: 2 mm de longitud.

Corola: 5 mm de longitud.

Estambres: 10 mm de longitud, con anteras fuertemente pilosas.

Ovario: 10 mm de longitud, glabro.

Fruto. De 12 a 18 cm de largo por 16 a 20 mm de ancho, rojizo, liso, con margen poco prominente.

Semillas. de 6 a 8 mm de largo.

Número cromosómico. $n = 26$

Pólen. No se tiene información.

Distribución. En México se le encuentra únicamente en el estado de Chiapas, ampliamente distribuido en la cuenca del río Grijalva. Existen también reportes para Guatemala.

Hábitat. Se le puede encontrar en terrenos planos, asociada a palmas del género *Sabal*; en el Bosque Tropical Caducifolio y en las Savanas, asociada con *Byrsonima* y *Curatella* (Zárats, 1982).

Fenología. Brewbaker (1984) reporta la siguiente información:

Floración. De julio a noviembre. El período de fructificación se presenta en forma sincrónica.

D) *L. esculenta* subsp. *matudae*

Forma de vida. Árboles de 4 a 8 m de alto.

Tronco. Corteza gris pardo.

Ramas. Cilíndricas.

Ráquis. De 10 a 20 cm de longitud.

Glándulas. De 1.5 mm de diámetro, cilíndricas, en ocasiones elípticas u orbiculares.

Pecíolos. De 2 a 4 cm.

Pinnas. De 10 a 15 pares.

Foliolos. De 54 a 70 pares, aunque más frecuentemente 59 pares. De 8 mm de longitud por 1.4 mm de ancho, lineares, con la base oblicua o truncada; el ápice agudo, brevemente ciliado. La superficie con estrías diminutas, glanduloso-punteadas.

Pedúnculo de los capítulos. De 1.5 a 3.5 cm.

Capítulos. De 1.2 cm de diámetro en la antesis. Los botones de tamaño máximo alcanzan los 0.7 cm de diámetro.

Brácteas. Orbiculares, de 2 mm de diámetro.

Flores. Cáliz: de 2 a 3 mm de longitud

Corola: de 4 mm, con pétalos verdosos.

Estambres: de 5 a 6 mm, con anteras de 1 mm.

Padúnculo del fruto. Menor a un centímetro.

Fruto. De 15 a 18 cm de largo por 2 cm de ancho, con la base cuneada. El ápice es también cuneado, apiculado o acuminado. De color oscuro, con textura coriácea.

Número cromosómico. No existe información.

Pólen. No se cuenta con información.

Distribución. Endémica de la zona conocida como "Cañón del Zopilote", en el estado de Guerrero.

Hábitat. Forma parte del Bosque Tropical Caducifolio, en laderas pronunciadas, en suelos derivados de rocas calizas.

Fenología. No existe información.

4. Comentarios a los sistemas de clasificación de la especie *Leucaena esculenta*.

Camp y Gilly (1943), Mc Vaugh (1941) y Fernald (1940), consideran que las variaciones morfológicas y las diferencias geográficas pueden ser criterios utilizados en el ordenamiento de las jerarquías subespecíficas, siempre y cuando la unidad genética de la especie esté suficientemente esclarecida.

Cuando se analizan las similitudes morfológicas de los taxa involucrados en los sistemas de clasificación propuestos para *Leucaena esculenta*, parece que existen suficientes pruebas para hablar de su unidad en el nivel de especie. Sin embargo, cuando se contemplan los aspectos genéticos no todo resulta coherente. Zárate (1982), haciendo referencia a su sistema de clasificación, señala que "...los criterios empleados y las categorías adoptadas no son sino nombres que se ajustan a las reglas de la nomenclatura, por lo cual, tienen utilidad inmediata, pero cuya comprobación corresponde a la biosistemática, es decir, son unidades genecológicas a comprobar".

Resulta, por el momento, difícil llegar a conclusiones, pues es necesario desarrollar aún más trabajo para explicar satisfactoriamente la unidad genética de los taxa involucrados en *Leucaena esculenta*. Los trabajos de Brewbaker (1984) reportan aún pocos datos al respecto. Se tiene claro, por el momento, que existe una fuerte autoincompatibilidad entre la mayoría de las especies del género, siendo autofecundas únicamente *L. leucocephala* y *L. diversifolia*, las cuales son poliploides. Pero tampoco puede concluirse una relación entre la autocompatibilidad y la poliploidía, ya que *L. pallida*, de acuerdo con los datos de Brewbaker (1984), es autoincompatible, siendo poliploide.

Sorensson y Brewbaker (mecanografiado) reportan algunos resultados sobre la fertilidad de las cruzas entre los taxa involucrados en *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* y el resto de las especies del género *Leucaena* (cuadro No.7).

CUADRO No.7 Fertilidad de las cruzas entre *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* y el resto de las especies del género *Leucaena* (Tomado de Sorensson y Brewbaker, mecanografiado).

♂	♀										
	COL	DIV	ESC	LAN	LEU	MAC	PAL	PUL	RET	SHA	TRI
COL	S	S	S	Fp	Sa	Sa	S	S	S	Sa	Fp
ESC	S	S	S	-	Sa	S	Fo	-	Sa	Fo	S
PAL	Fo	S	Fo	Fo	Fo	Fo	S	-	S	Fo	S

S = incompatibles, todas las legumbres abortadas antes de la producción de semillas.

Sa = incompatibles, las semillas son inviables.

Fo = las legumbres no se habían colectado al momento de la publicación.

Fp = Fértil, plantado y crecido.

Como puede observarse en este cuadro, solamente están probadas las cruzas fértiles de *Leucaena esculenta* subsp. *collinsii* (como receptora de pólen) con *L. lanceolata* y *L.*

trichodes, con las cuales se encuentra separada por grandes distancias en su distribución natural. También está probada la incompatibilidad de este taxón con *L. esculenta* subsp. *esculenta* y *L. esculenta* subsp. *paniculata* (supuestos taxa afines, en el sistema de clasificación de Zárate, 1984). Debe destacarse, no obstante, que estos datos son aún inconsistentes, pues no se han realizado cruza para producir una progenie F2.

Sobre *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* como receptora de polen, se sabe que hay incompatibilidad con todas las especies, incluyendo *L. esculenta* subsp. *collinsii* y aún se desconoce lo que ocurre con *L. esculenta* subsp. *paniculata*. Con respecto a esta última especie, solamente se conoce la compatibilidad que guarda con *L. diversifolia* (uno de los parientes hipotéticos, según Brewbaker, 1984) y se desconoce lo que ocurre con los otros dos taxa involucrados.

Sobre *Leucaena esculenta* subsp. *matudae*, hace falta aún conocer la información sobre los aspectos citogenéticos y experimentar las cruza.

En la región de "La Montaña de Guerrero" pueden observarse poblaciones simpátricas de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* y *L. esculenta* subsp. *paniculata* y, no obstante que existen posibilidades de una hibridación natural (pues su comportamiento fenológico es similar), cada uno de los taxa mantiene su identidad. Hasta el momento, no se han encontrado evidencias morfológicas que indiquen la hibridación de ambos taxa en la zona.

En el mismo sentido, hacen falta aún pruebas más contundentes para definir el parentesco del taxón *Leucaena esculenta* subsp. *matudae* con el resto de los supuestos taxa de *L. esculenta*.

Para interpretar adecuadamente los procesos de transformación morfofisiológica y genética debidos a la acción de cultivo y selección humana, se requiere necesariamente, resolver todos los problemas que aún se plantean para clasificar correctamente la diversidad de organismos que se asocia a *Leucaena esculenta sensu lato*. Para comprender cabalmente la evolución de estas plantas, es preciso contemplar los mecanismos evolutivos bajo procesos tanto de selección natural como artificial.



VI

ETNOBOTANICA DE
Leucaena esculenta.

1. Evidencias arqueológicas.

El registro arqueológico muestra que el uso de los "guajes", entre las culturas mesoamericanas, es muy remoto. Los restos más antiguos de estas plantas, evidentemente asociados a la subsistencia humana, han sido encontrados en las cuevas de Guilá Naquitz, cerca de Mitla, Oaxaca (Flannery, 1986 a.). En esta zona, Smith (1986) reportó la presencia de vainas de guaje, identificadas como *Leucaena esculenta*, desde estratos de hace aproximadamente 10,000 años (Cuadro No. 8).

CUADRO No.8 Restos arqueológicos de *Leucaena esculenta* en las cuevas de Guilá Naquitz, Oaxaca (con base en Smith, 1986).

ZONA ESTRATIGRAFICA	ANTIGUEDAD	No. DE VAINAS
E	8,900 - 6,700 A.C.	11
D		247
C		
B3	7,000 - 5,000 A.C.	5
B2 + 3		6
B2		43
B1		105

Desafortunadamente, los restos arqueológicos encontrados en esta área no permiten aclarar suficientemente el papel que jugaban los guajes en la subsistencia de las culturas pre-cerámicas que la habitaron. Cuando se comparan los 417 restos de guaje que en total se encontraron en el sitio, con los 8,424 de bellotas de encino y los 4,603 de mezquite, parece que *Leucaena esculenta* aportaba relativamente poco a la dieta. Sin embargo, estos datos no son contundentes, ya que, como señala Flannery (1986 b), "Debido a que las semillas de 'guaje' pueden comerse crudas, es probable que éstas fueran consumidas directamente en el sitio de colecta y puedan estar, por lo tanto, sub-representadas en las cuevas".

La regularidad con la cual aparecen los guajes en los distintos estratos (Cuadro No.7), sugiere que estas plantas fueron un recurso alimentario constante en la zona de Guilá Naquitz. Sobre todo si se compara con el registro de otras plantas comestibles, tales como las bellotas de encino, los piñones y *Jatropha neodioica*, las cuales disminuyen paulatinamente su presencia en las cuevas (Smith, 1986 y Flannery, 1986 e).

Al modelar la evolución de la recolección de plantas, también en Guilá Naquitz, Reynolds (1986) visualiza un incremento de la influencia de los guajes en la subsistencia de los hombres que habitaron el Valle de Oaxaca, a lo largo del tiempo.

Con base en la frecuencia con que aparecen los restos vegetales y animales en los diferentes estratos y con base también en análisis bromatológicos, Robson y Elías (1986) formularon dietas que hipotéticamente tenían los hombres de Guilá Naquitz. En éstas, los guajes son, constantemente, algunos de los elementos más importantes.

Flannery (1966 e) planteó, también hipotéticamente, que los guajes contribuían a la dieta diaria de los hombres de Guilá Naquitz con 375 kcal (aproximadamente el 0.4 % del total) y con 42.2 g de proteína (aproximadamente el 4.4% del total). Estos valores estimados sólo son superados las bellotas de encino y los nopales y se encuentran por arriba de lo estimado para *Jatropha neodioica* y los mezquites.

En las cuevas del Valle de Tehuacán, se encontraron también evidencias antiguas de la importancia de los guajes en la subsistencia humana (Byers, 1967). En esta zona, Smith (1967) reconoció la presencia de dos taxa, *Leucaena esculenta* y *L. pueblana* (Cuadro No.9). Esta última es un sinónimo de *L. diversifolia* subsp. *stenocarpa* (Urban) Zárate.

En una revisión preliminar, Zárate (1984) identificó el primer taxón como *Leucaena esculenta* subsp. *paniculata* y el segundo como *L. leucocephala* subsp. *glabrata*.

Acerca del taxón identificado como *Leucaena pueblana*, Smith (1967) señala que "...no hay certeza de que fueran usadas como alimento, sin embargo, la existencia de 15 fragmentos de vainas y semillas indica que probablemente no fue una introducción accidental". En cambio, el uso alimenticio de *L. esculenta* entre los pobladores de Tehuacán, sí se encuentra ampliamente documentado (Smith, 1967 y Mac Neish, 1967).

En Tehuacán, Smith (1967) reportó los restos más antiguos de *Leucaena esculenta* en la fase "El Riego", la cual abarca un período de entre 8,500 y 7,000 años antes del presente (Cuadro No. 8). De acuerdo con estos registros, es probable que el uso de los guajes, entre las culturas del Valle de Tehuacán, tenga una antigüedad de más de 8,000 años.

CUADRO No.9 Restos arqueológicos de *Leucaena* spp. en las cuevas del Valle de Tehuacán, Puebla. (Con base en Smith, 1967 y Mac Neish, 1967).

FASE	ANTIGUEDAD (años A.P.)	No. DE VAINAS	
		<i>L. pueblana</i>	<i>L. esculenta</i>
EL RIEGO	8,500-7,000	0	4
COXCATLAN	7,000-5,000	2	1
ABEJAS	5,500-4,300	0	5
AJALPAN	3,500-2,900	0	21
SANTA MARIA	2,900-2,200	0	8
PALO BLANCO	2,200-1,300	8	91
VENTA SALADA	1,300-460	7	103

Al igual que en Guilá Naquitz, el material arqueológico de Tehuacán sólo permite hacer algunas inferencias generales sobre el papel de los guajes en la subsistencia humana. En ninguno de los 116 coprolitos humanos encontrados en las excavaciones de Tehuacán se pudo determinar, de manera contundente, la presencia de guajes en la dieta. En el análisis que de estos materiales hace Callen (1967), se reportan "vainas de leguminosa arbórea no identificada", desde la fase "Abejas", las cuales podrían pertenecer, entre otras especies, a *Leucaena*. Sin embargo, las características de estos materiales no permiten concluir si se trata de plantas de este género. Tampoco se puede concluir nada acerca de las formas de preparación y consumo de los guajes.

Mac Neish (1967) efectuó algunos cálculos acerca del peso específico de las distintas actividades en la subsistencia humana, integrando la información que obtuvo en los diferentes estratos, tanto a partir de la frecuencia con la cual se presentan los restos de plantas y animales, como a partir de los contenidos de alimentos presentes en los coprolitos humanos. Con base en estos cálculos, concluyó que la proporción de alimentos vegetales y animales obtenidos mediante la caza, la recolección y

la agricultura, se comporta, a lo largo del tiempo, de la forma en que se ilustra en la figura No.6.

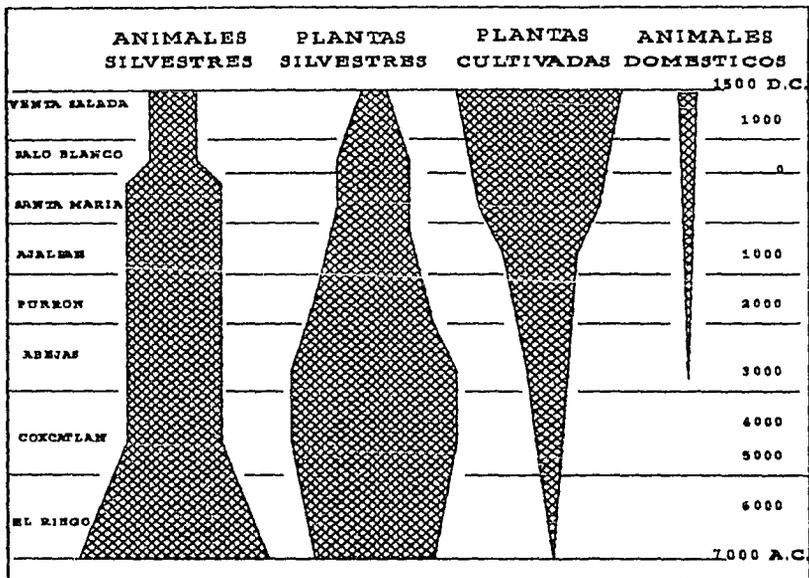


Figura No.6 Cambios temporales en la proporción de alimentos entre los habitantes del Valle de Tehuacán (Tomada de Mac Neish, 1967).

En la segunda columna del cuadro No.10, se presentan los cálculos de Mac Neish (1967) sobre la cantidad en litros de comida que representan los restos de guajes encontrados en los diferentes estratos de las cuevas de Tehuacán. Con base en esta cantidad de alimentos, y con base en el total estimado para los alimentos vegetales silvestres (tercer columna), el total estimado para alimentos vegetales silvestres y cultivados (cuarta columna) y el total de alimentos (quinta columna), se puede estimar la cantidad relativa de los guajes en la dieta humana, para diferentes períodos (cuadro No.10).

CUADRO No.10 Importancia relativa de *Leucaena esculenta* en la alimentación de los pobladores del Valle de Tehuacán, Puebla (Con base en Mac Neish, 1967).

FASE	LITROS DE COMIDA ESTIMADOS	% DE LOS ALIMENTOS VEGETALES SILVESTRES	% DE LOS ALIMENTOS VEGETALES TOTALES	% DEL TOTAL DE ALIMENTOS
EL RIEGO	0.8	0.22	0.19	0.09
COXCATLAN	0.05	0.01	0.01	0.01
ABEJAS	0.12	0.04	0.03	0.02
AJALPAN	0.03	1.81	0.56	0.43
STA. MARIA	0.1	0.1	0.02	0.02
PALO BCO.	0.57	0.17	0.04	0.03
VENTA SALADA	0.52	0.43	0.04	0.03

Al comparar los cuadros No.9 y 10, se puede apreciar que, aunque la frecuencia de los restos de guajes aumenta paulatinamente en el tiempo, su importancia relativa en la dieta disminuye. Quizás la única excepción a esta tendencia, se presentó en la fase Ajalpan, en la cual aumenta el consumo de guajes. Sin embargo, la interpretación de estos resultados presenta el mismo problema que para el caso de Guilá Naquitz, pues el consumo de los guajes pudo haberse dado, principalmente, en el campo.

Otras excavaciones arqueológicas llevadas a cabo en distintos sitios arqueológicos de Mesoamérica, han registrado la presencia de *Leucaena* en la subsistencia humana. Entre éstas, cabe destacar las investigaciones de Mac Neish (1958), en las cuevas de la Sierra de Tamaulipas. En este sitio se encontraron restos de *Leucaena pulverulenta*, Zárate (1984) identificó este material como *L. pulverulenta* subsp. *pulverulenta*.

En el rancho Dolores Ortiz, Oaxaca, Houston (1983) reportó la presencia de restos de *Leucaena* en estratos de hace 3,300 años. Sin embargo, no llega a identificar la especie a la cual pertenecen los restos.

Acerca del manejo de los guajes a lo largo de la historia, poco aportan. por el momento, las investigaciones arqueológicas. En Guilá Naquitz se asume, en general, que *Leucaena* era una planta recolectada. En este sitio, los restos de guaje consisten, principalmente, de vainas que fueron abiertas para extraer las semillas, lo que indica que los recolectores no sólo consumían guajes en los sitios de colecta sino que, además, eran transportados hasta las cuevas (Flannery, 1986 c). No existen evidencias de métodos de conserva, por lo cual, los modelos de subsistencia que efectuaron Flannery (1986 d y e) y Reynolds (1986), parten de considerar la recolección de los guajes como una recolección-consumo estacional, entre los meses de agosto y octubre (Flannery, 1986 d).

En Tehuacán, Smith (1967) sostiene que "... las formas más antiguas de cultivo, entre la gente del área de Tehuacán, probablemente implicaba unicamente la remoción de algunas plantas no deseadas, en pequeñas áreas, con el fin de favorecer a algunas plantas deseadas, plantadas a partir de sus partes vegetativas (estacas o hijuelos), o a partir de semillas". Con base en este concepto, sostiene que en el caso de los guajes, "Las vainas inmaduras de la leguminosa arborea *Leucaena esculenta*, una planta comestible en pequeña escala, era recolectada a partir de árboles nativos, en tiempos de El Riego, de la misma manera en la cual se recolecta hoy en día... Los fragmentos de 'guaje' aparecen solamente una vez en el horizonte El Riego y, a partir de ello, se puede inferir que su cultivo pudo ocurrir al final de esa fase. Otros restos tempranos son esporádicos y muy escasos. En la fase Santa María (ver cuadro No.8), incrementa la cantidad de

guajes y, desde ese período hasta el presente, este árbol era cultivado, con certeza".

Esta hipótesis parte de la consideración de que, desde su punto de vista, la agricultura, "... en cualquier forma, implica favorecer plantas útiles sobre plantas no útiles" y considerando, además, el aumento en la frecuencia de los restos de esta planta en las cuevas (Smith, 1967).

Mac Neish (1967) refutó esta hipótesis de la siguiente manera "*Leucaena esculenta*, aunque se cultiva actualmente en pequeña escala, aún es recolectada a partir de las silvestres. Los especímenes arqueológicos son idénticos a los ejemplares silvestres modernos. Nuevamente, los especímenes arqueológicos no son abundantes sino hasta los tiempos del Formativo Tardío y, aún después, este árbol, el cual crece mejor bajo condiciones de buena disponibilidad de agua, está ausente en la mayor parte de los niveles de Purrón, cuando se usaban represas para riego. De las plantas mencionadas (por Smith), con mucho, este árbol parece ser el que más probablemente haya sido cultivado, pero la evidencia que se tiene a la mano no prueba que esto haya ocurrido".

Aunque el concepto de agricultura del cual parte Smith, es suficientemente amplio para contemplar distintas formas de manejo de una planta, la base que utiliza para argumentar el cultivo de *Leucaena* en la fase Santa María (hace 2,900 años), no es suficientemente válida. El aumento de su frecuencia en los estratos subsecuentes podría deberse, efectivamente, a un aumento en la disponibilidad del recurso. Ello podría deberse, probablemente, a un manejo humano, o bien, podría deberse a una forma de recolección más intensa o al desarrollo de técnicas de almacenamiento.

De cualquier manera, el incremento en la frecuencia con la cual aparece *Leucaena* en el tiempo, revela un aumento en la intensidad de la interacción hombre-guaje, y un aumento de su importancia en la subsistencia humana.

Por otra parte, es difícil tomar como válida la afirmación de Mac Neish en el sentido de que "los especímenes arqueológicos son idénticos a los ejemplares silvestres modernos". En primer lugar, porque no resulta tan fácil dar por hecho que las poblaciones de guaje que existen actualmente en Tehuacán, sean definitivamente silvestres y que hayan escapado de la influencia humana a lo largo de estos miles de años. En segundo lugar, porque el material disponible hace difícil una identificación taxonómica contundente como para equiparar la identidad del material arqueológico con el material actual que se utilizó como comparación.

En el presente trabajo se parte del supuesto de que el grado de intensidad en la interacción hombre-planta, repercute directamente en la magnitud de los cambios que el hombre moldea en las plantas y en el tiempo en el cual éstos ocurren. Desde este punto de vista, el aumento en la intensidad de uso que se evidencia en las fases Santa María y subsecuentes, marca una pauta importante en el estudio del grado de incidencia humana en *Leucaena*.

En la actualidad, el cultivo de *Leucaena esculenta* y la modificación de algunos caracteres favorables al hombre, son una realidad. Cómo ocurrieron y en cuánto tiempo, es difícil saberlo aún, considerando únicamente el registro arqueológico. Entre la fase El Riego, en la cual existen las primeras evidencias del uso del guaje en Tehuacán, y la fase Santa María, en la cual existen evidencias de un aumento en la intensidad de su uso y, probablemente, de su manejo, existe un lapso de más de 5,000

años. Resulta difícil pensar que a lo largo de esos miles de años, la recolección haya mantenido una dinámica inerte, o que la intensidad del manejo haya surgido repentinamente.

2. Aspectos etnohistóricos.

A) Códices.

Diversas fuentes históricas aportan testimonios acerca de la importancia de los guajes en las culturas precolombinas, de su uso tan generalizado en el área mesoamericana, de la intensidad de su aprovechamiento como recurso y de las formas de manejo que habían alcanzado a desarrollar sobre estas plantas los indios de México, Centro y Sudamérica, antes de la conquista española.

La fuente documental más antigua, en la cual se hace referencia al "guaje", es el Códice Mendocino y se relaciona con la fundación de la ciudad de Oaxaca, ocurrida entre 1440 y 1469 D.C., en la época que gobernaba Moctezuma Ilhicamina. En este código se ilustran las acciones de una guarnición de guerreros mexicas posesionándose del lugar que actualmente ocupa la ciudad, talando, para su establecimiento, un extenso bosque de "guajes". El nombre de la ciudad de Oaxaca se deriva del término náhuatl *Huaxyacac*, que significa, literalmente "en la nariz o en la punta de los guajes".

El grado de interacción que los zapotecos tenían del "guaje" se pone de manifiesto en su calendario. En éste se encuentran jeroglíficos que hacen referencia al "guaje" (*laa*), "aire de guaje" (*pi laa*), "aliento de guaje" (*pe laa*) y "todo lo relativo al guaje" (*cua laa*) (Zárate, 1982).

B) Toponimia.

Qué tan involucrados estaban los "guajes" en las culturas mesoamericanas, se evidencia tan sólo con la gran cantidad de toponímicos que se refieren a estas plantas entre las distintas étnias del país.

El topónimo más importante se refiere al de la ciudad de Oaxaca, cuyas raíces son del náhuatl *huaxin* (guaje) y *yacac* (en la nariz). Según Clavijero (1987), Oaxaca significa "... en la punta o extremidad de la arboleda de huaxin, porque aunque *yacac* sea propiamente nariz, se usa para significar cualquier punta".

Acuña (1984 a), haciendo anotaciones a la Relación de Iztepec, considera las etimologías nahuas señaladas en el párrafo anterior, así como las zapotecas, para el nombre de la ciudad de Oaxaca. Señala que en zapoteco esta ciudad recibe el nombre de *Lo laa*, términos que significan, respectivamente, "raíz o principio de toda cosa" y "guaje". Concluye que "Todo parece indicar, entonces, que Oaxaca y *Lo laa* deben interpretarse como 'el lugar donde se originaron los guajes'". En la figura No.7 se muestra el toponímico de la ciudad de Oaxaca, el cual representa un árbol de guaje sobre la punta de una nariz.

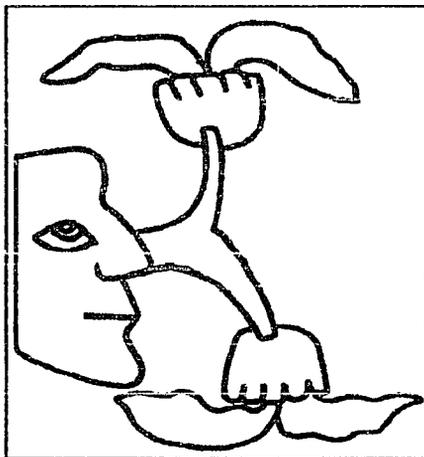


Figura No.7 Glifo de Oaxaca

Otros nombres de origen nahua que hacen referencia a los guajes son, Huajuapán (Huajuapán de León, Oaxaca), cuyas raíces etimológicas son huaxin, guaje, ua (sufijo de posesión) y pan (sufijo de lugar), lo que significa "lugar de los que tienen guajes"; Oaxtepec (Oaxtepec, Morelos), derivado de los términos huaxin y tepetl (cerro), que significa "cerro de los guajes" (figura No.8). En el Lienzo de Chiepetlán se encuentran los glifos de los poblados de Huaxetitlán, que significa "lugar de guajes", representando una rama de árbol de guaje (figura No.9); Huaxtepec y Ohuatzin-tepetl que significan "cerro de los guajes" y Uaxteopan, cuyas raíces etimológicas del náhuatl son huaxin (guaje), teo (dios) y pan (sufijo de lugar).

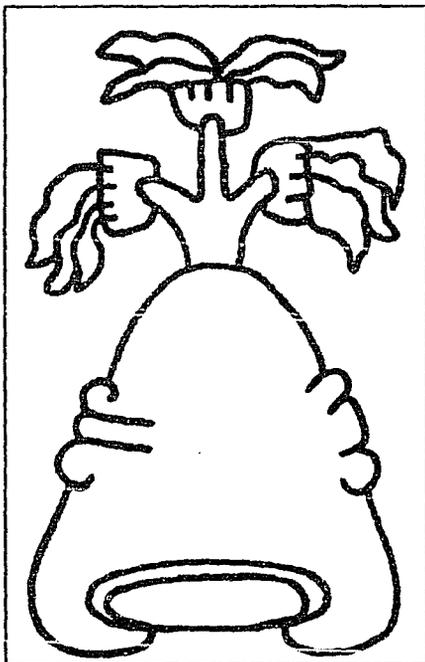


Figura No.8 Glifo de Oaxtepec

Cabrera (1975) sostiene que el término Huasteca, con el cual se nombra a la región que abarca parte de los estados de Veracruz, Tamaulipas, San Luis Potosí e Hidalgo, se deriva de la palabra Huasteca, la cual es un apócope de Huastecapan, cuyas raíces etimológicas del náhuatl son huaxtle o huaxtlan (lugar donde abundan los guajes) y técatl (sufijo que significa "gente de allá").

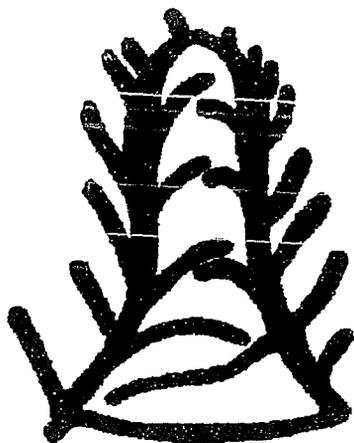
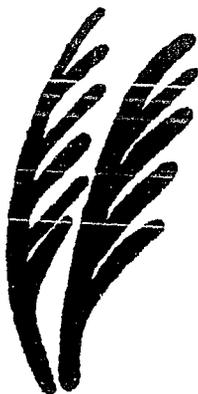
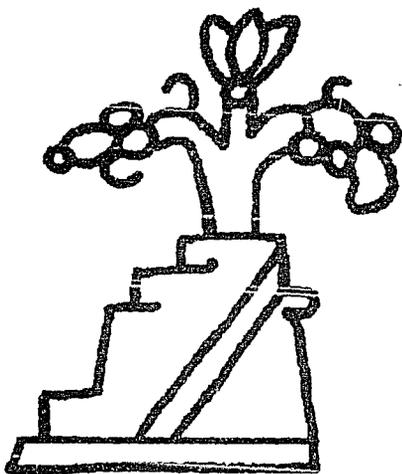
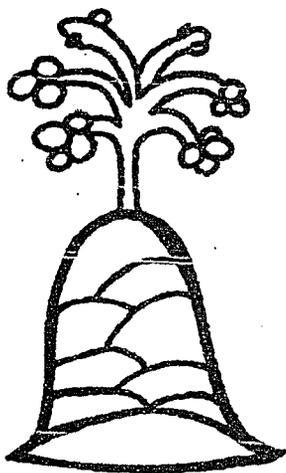


Figura No.9 Glifos de toponímicos relacionados con los guajes. a) Huaxtepec, b) Huaxteopan, c) Huaxetitlán y d) Ohuatzin-tépetl

En la mixteca de Guerrero, el poblado de Yosondua, del municipio de Metlatonoc, se deriva de los términos mixtecos *yoso* (llano o valle) y *nduva* (guaje), y significa "valle de los guajes".

En la Relación de Tzicaputzalco, se menciona que "El dicho pueblo de Tzicaputzalco se llamaba, antiguamente, *Píndexo*, por unos árboles que están en dicho pueblo que se llaman HUAXES". En las anotaciones de Acuña (1984 a), se cita al respecto a Francisco Del Paso y Troncoso (1905), quien opina que "... conviene conservar en nuestra sinonimia botánica el nombre de *píndexo*, equivalente a *uaxin*, por ser de una lengua regional, que hoy supongo extinguida o casi".

C) Crónicas y relaciones.

Algunos cronistas sudamericanos comentaron el consumo de los "guajes" entre los indígenas del Perú. En este caso *Leucaena trichodes* era conocida como "chamba". El cronista Lizarraga menciona, incluso algunos de los efectos negativos en el consumo de esta especie "...hay en algunas partes unos algarrobos parados por el suelo que llevan alguna algarrobilla, la cual comida por los caballos y yeguas, luego dan con la crin y cerdas de la cola en el suelo".

En las Relaciones Geográficas del siglo XVI se encuentran diversas referencias a los guajes o "guaxi", en el capítulo XXII, el cual se refiere a "Los arboles silvestres que hubiere en la dicha comarca comunmente, y los frutos y provecho que dello y de sus maderas se saca, y para lo que son o serían buenas." (Acuña, 1984 a, b; 1985 a, b y 1986).

En la Relación de Ahuatlán y su partido (Acuña, 1985 a), en la descripción del pueblo de Zoyatitlanapa, se menciona que "Tienen árboles de la tierra que llaman 'guajes', que echan una fruta que comen, y quemán la madera dél". En la Relación de Oztuma (Acuña, 1985 b), se encuentra que "Hay <además>, otros árboles que se llaman GUXIN TE y aprovechanse de la fruta para comer". En la Relación de Coatepeque (Coatepec, Veracruz) se dice, "Tienen, <asimismo>, árboles q<ue> los llaman GUAXIN, que echan una<s> frutilla<s> metidas en unas vainillas, y, dentro dellas, hay unas pepitas como lentejas, q<ue es lo que> comen." (Acuña, 1985 b). En el mismo sentido, como plantas comestibles silvestres, son mencionadas en las Relaciones de Ichcateupan (Ixcateopan, Guerrero); Tasco (Taxco, Guerrero) y Temazcaltepeque (Temazcaltepec, México) (Acuña, 1986), Teutilán (Teotitlán, Oaxaca) y Acatlán (Acatlán, Puebla) (Acuña, 1984 b).

En la Relación de las Minas de Tasco se menciona, además el uso de su madera, "Los ingenios del beneficio de la plata se hacen de encina <y> guaje" (Acuña, 1986).

La identidad botánica de estas plantas, resulta difícil a partir de las descripciones citadas. Únicamente en la Relación de Nexapa (Acuña, 1984 a), la descripción permite suponer que en ese caso se trata de la especie *Leucaena macrophylla*: "Hay también, otros árboles <que>, aun<que> diferentes en similitud, son de la misma especie: su madera es leonada oscura <y> hace aguas como el chamelote. Es durísima y dulce de labrar, e incorruptible. Su fruta es a manera de algarroba <y> su grano semejante al grano de altramuz, q<ue> comen los naturales, así los cogollos (estando tiernos) como la fruta. Fuera de ser mantenimi<ento>, es PATLI para enfermedades: llámase GUAXI, <y> su hoja es semejante a la del fresno". Es justamente esta última característica de las hojas la que permite proponer que se trata de *L. macrophylla*.

Cabe destacar la mención que se hace de los guajes en el capítulo XXIII de las Relaciones Geográficas del siglo XVI, el cual se refiere a "Los árboles de cultura y frutales que hay en la dicha tierra, y los que de España y otras partes se han llevado y se dan o no se dan bien en ella", esto es, los árboles cultivados. Dentro de ese capítulo, se encuentran referencias en las relaciones de Chilapan (Chilapa, Guerrero) (Acuña, 1985 a) y Tilantongo (Acuña, 1984 b), aunque no se mencionan técnicas de cultivo en ninguna de ellas.

En su "Historia Natural de Nueva España", Hernández (1957) mostró una gran variedad de plantas que los antiguos mexicanos agrupaban dentro de la categoría HOAXIN. En el cuadro No.11 se presentan los nombres registrados por Hernández dentro de la categoría HOAXIN, así como la identidad botánica propuesta para cada una de ellas por Valdés y Flores (1984).

Del HOAXIN, Hernández dice que "Este árbol grande, conocidísimo en Nueva España y al que llaman *hoaxin* porque da vainas, tiene hojas pequeñas parecidas a las de ruda, pero un poco más largas y dispuestas como en hilera a uno y otro lado de las ramillas, como las del *mizquitl* o las de *tamarindo*; las vainas son de un palmo de largo y dos dedos de ancho, y se dan en primavera. Las comen los mexicanos en lugar de pan, de igual modo que los *chichimecas* comen las del árbol llamado *mizquitl*. Dicen que comiéndolas verdes y con su corteza calman el dolor de estómago que proviene de causa fría; son extremadamente calientes, ayudan la digestión y abren las obstrucciones. Las semillas huelen a ajo, y como tienen casi las mismas propiedades, mezcladas a los alimentos favorecen, como dijimos, la digestión. La madera de este árbol es resistente y parecida a la del ébano, pero es roja y a propósito para obras de talla... Nace en regiones templadas o cálidas, en lugares campestres" (figura No.10).



Figura No.10 Hoatxín

Del HOEIHOOXIN, señala que "Es un árbol parecido al hoaxin, pero con vainas mucho más grandes y hojas menores y más delgadas... La corteza de la raíz es fría y astringente. Nace en regiones cálidas..."

Del TLAPALOOXIN o hoaxin **escarlata**, el cual es propiamente la especie *Leucaena esculenta*, Hernández registra la siguiente información, "Es un árbol grande con hojas de hoaxin y perteneciente a sus especies, y con flores pequeñas y blancas. La corteza es muy amarga, caliente y seca en tercer grado; machacada y disuelta en agua, se lavan con ella los exantemas y se bañan quienes sienten lo que los modernos llaman morbilos".

CUADRO No.11 Plantas registradas por Hernández (1957) agrupadas en la categoría HOAXIN por los antiguos mexicanos.

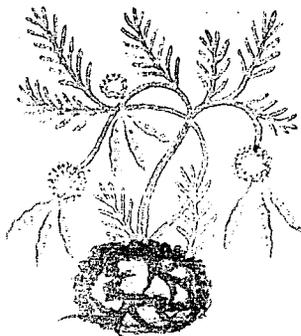
Nombres registrados por Hernández (1957)	Capítulo	Identidad botánica Valdés y Flores (1984)
AHOAXIN o hoaxin acuático	CXX	LEGUMINOSAE
HOAXIN	CXXI	<i>Leucaena esculenta</i>
HOEIHUAXIN o hoaxin grande	CXXII	<i>Leucaena</i> sp.
MAZATLHUAXIN o hoaxin de ciervo	CXXIV	No identificada
PEPETOAXIN o hoaxin mucilaginoso	CXXV	<i>Leucaena glauca</i> (<i>Leucaena leucocephala</i>)
Primer TLALHUAXIN	CXXVI	<i>Cassia leptadenia</i>
Segundo TLALHUAXIN	CXXVII	LEGUMINOSAE
Tercer TLALHUAXIN o hoaxin		
ecapatli o medicina del viento	CXXVIII	<i>Cassia occidentalis</i>
Cuarto TLALHUAXIN	CXXIX	No identificada
Quinto TLALHUAXIN	CXXX	No identificada
TEPEHUAXIN o hoaxin del monte	CXXXI	<i>Lysiloma acapulcensis</i>
TLAPALHUAXIN o hoaxin escariata	CXXXII	<i>Leucaena pulverulenta</i>
Segundo TEPEHUAXIN	CXXXIII	<i>Cercis canadensis</i>

En el Códice Badiano se encuentra una referencia al tlahuaxin en la sección F. 33. r. de la "curación de la región pública", dice que "Cuando se siente dolor en esta parte, únjase con el líquido que extraerás de la corteza y hojas del árbol macpaxochiti, zarzas, hierbas de toluhuaxuhuitl y xiuhtontli, navaja de las indias, pedernal, un fruto que llaman tetzapotli y la piedra texoxoctli. Todo eso molido en sangre de golondrina, lagartija y ratón. Este líquido no se olvide de calentarlo. Y si el tumor, o el dolor, aumenta mucho, no tengas empacho en cortar esa parte y la herida la limpiarás y unjirás con líquido hecho de raíces molidas de la hierba tlahuaxin en clara de huevo" (figura No.11).

Tetzapotl.



Tlalhuacem.



pubis curatio.

Cum hec pars doloris sentit, & magis liquere quem
 exprimit & confutes ex radicibus macerata ochill vertice
 & folio. Sepibus hertis tolohuacibus & xantholla
 nemum rufina. Sitre. pome quod vocamus Tetzapotl
 & hupue tocoacilli tritis in aqua haurientis la
 cartule & muris. Eum autem liquorem in muneris ca
 lefacere. & si humor vel dolor uelie ruente uerit, in
 chibitibus hanc partem secare sectam depuratis &
 unges liquore facto ex herbe Tlalhuacem radicibus
 tritis in oui vitello.

Sahagún (1987) comentó que la importancia de los "guajes" era tal que sus productos comestibles eran vendidos en los "tiánquez" (mercados) tal y como en la actualidad se realiza en muchos mercados tradicionales del país. "Hay unos árboles que se llaman uaxin; son medianos y lisos, tienen las hojas lisas, casi como las hojas de los árboles del Perú (*Schinus molliis*); crían una fruta como algarrobas. Es de comer <y> véndese en los tiánquez".

3. Registros etnobotánicos para el género *Leucaena*.

Las investigaciones etnobotánicas son un testimonio de la vigencia actual de los "guajes" en la cultura de México. Frecuentemente se encuentran en la literatura referencias acerca del uso de los "guajes" entre las diferentes étnias del país.

Todos los taxa, tanto específicos como subespecíficos reconocidos por Zárate (1984) hasta el presente para el género *Leucaena*, tienen registrado algún uso, destacando el de alimento humano, para el cual se han reportado 15 de los 22 taxa.

Todas las especies y subespecies de *Leucaena* reportadas como comestibles, se encuentran sujetas a prácticas de recolección. Los taxa que en la actualidad, además de ser recolectadas, reciben alguna forma de manejo, son las siguientes:

- A) *Leucaena lanceolata* subsp. *lanceolata* se usa como cerca viva y se cultiva en el monte como material de construcción, entre los Huave, de San Mateo del Mar, Oaxaca (Zizumbo y Colunga, 1982).
- B) *Leucaena cuspidata* subsp. *compactiflora* var. *adenostriata*, el "guaje zacatzin", es reportado por Zárate (1982) bajo condiciones de cultivo en San Pedro Chapulco, Puebla. Se

siembra en almacigos y se transplanta en terrenos de cultivo junto con algunas especies de *Agave*, *Opuntia*, *Bumelia* y otras especies de *Leucaena*, para constituir bordos de contención para los suelos agrícolas.

- C) *Leucaena shannonii*. Aunque no se menciona explícitamente su cultivo, Zárate (1982) refiere su uso como cerca viva, lo que implica una forma de manejo más allá de la recolección.
- D) *Leucaena leucocephala*. Esta es la especie más ampliamente cultivada en el mundo y en la cual la selección humana ha generado mayor variabilidad. Actualmente tiene una distribución pantropical. Su difusión se inició en el siglo XVI, durante las travesías comerciales de los españoles. Primeramente fué llevada a Filipinas y de ahí se adoptó rápidamente en el área tropical del Viejo Mundo. La subespecie *L. leucocephala* subsp. *leucocephala* puede encontrarse en la vegetación secundaria o ruderal en Yucatán y Centroamérica, en la costa del Caribe, hasta los cayos de Florida y Cuba. Se encuentra, además, naturalizada en Melanesia, Micronesia, Polinesia y Hawaii. La subespecie *L. leucocephala* subsp. *glabrata* tiene una distribución dependiente, claramente, de los asentamientos humanos. Sobre esta especie se realizan intensamente programas de fitomejoramiento, dirigidas principalmente a su desarrollo como recurso forrajero y para el control de la erosión. Aproximadamente el 90% de la literatura que existe para el género, está centrada en esta especie, la cual representa, sin duda, el mayor grado de domesticación en *Leucaena*.
- E) *Leucaena esculenta* es menos conocida en el mundo que *L. leucocephala*, sin embargo, en México tiene mucha importancia como elemento de la subsistencia campesina. Es una especie sobre la que ha actuado fuertemente la selección humana y ha

alcanzado niveles de domesticación apreciables. Existe, sin duda, la posibilidad de proyectar a esta especie como un recurso tan importante como *L. leucocephala*. A lo largo de la presente investigación se observó el cultivo de *L. esculenta* subsp. *esculenta* en la región de "La Montaña de Guerrero" y en multitud de comunidades de Guerrero, Puebla, Morelos, México, D.F. y Oaxaca, y se encuentra con el registro de "planta cultivada" en otros estados de la República Mexicana. Se observó también el cultivo de *L. esculenta* subsp. *paniculata* en San Pedro Chapulco, Puebla. Zárate (1982) la reporta como planta cultivada, además, en distintos sitios de Puebla y Oaxaca. Sin embargo, en los siguientes apartados se muestra que el manejo de esta especie no sólo ocurre a nivel de cultivo sino, además, a nivel del manejo de las poblaciones naturales.

Existen otras especies que, aunque no son cultivadas, son recolectadas intensamente debido a su valor comercial en mercados locales y regionales. Entre éstas se pueden destacar:

- F) *Leucaena macrophylla* subsp. *macrophylla*, de la cual se venden vainas frescas en algunos mercados del estado de México (Zárate, 1982) y, además de vainas, en la presente investigación se encontraron brotes foliares y florales en los mercados de Chilpancingo y Chilapa, Gro., así como en todos los mercados de la región de "La Montaña", en el estado de Guerrero y en varios mercados de Puebla y Oaxaca.
- G) *Leucaena cuspidata* subsp. *cuspidata* var. *cuspidata*, en el mercado de Ixmiquilpan, Hidalgo (Zárate, 1982).

4. Las potencialidades de los guajes como recursos.

A) Usos potenciales.

En la actualidad son Filipinas, Hawaii y Australia las zonas donde existe mayor actividad productiva de *Leucaena* en el mundo, enfocada principalmente a la explotación de *Leucaena leucocephala*. En México, aunque el uso y producción de *L. leucocephala* es menor que en aquellas zonas, adquiere importancia el uso extensivo de la diversidad de especies que constituyen el género. Resulta difícil evaluar el volumen de la producción de estos recursos, ya que buena parte de ésta se efectúa por medio de la recolección.

El rasgo más sobresaliente en el uso del género *Leucaena* a lo largo de la historia, es el paulatino abandono como alimento humano y su uso creciente como forraje para el ganado, como madera, como combustible y como recurso forestal. En la literatura se encuentran reportados diversos usos para *Leucaena leucocephala* los cuales, en menor o mayor medida, son factibles de extender al resto de las especies del género. Entre los más importantes se pueden mencionar:

- i Programas de control de erosión. *Leucaena* posee sistemas radiculares profundos que le confieren una gran eficacia en la retención de suelos.
- ii Líneas de protección contra vientos fuertes y contra incendios forestales. En ello cobran importancia las características de las raíces, así como la resistencia al fuego de estos árboles.

- iii Recuperación de terrenos agrícolas. Su capacidad para retener suelos y fijar nitrógeno, permiten recomendar a los guajes en los programas de recuperación de suelos agrícolas.

Guevara (1976) reporta que algunas investigaciones en Indonesia estiman que 1,000 árboles de *Leucaena leucocephala* por hectárea, podados cada dos meses, proveen al suelo el equivalente a una tonelada de Sulfato de Amonio. El mismo autor refiere que en Hawaii se han logrado obtener, en lotes compactos, el equivalente a 2.5 toneladas anuales de Sulfato de Amonio por hectárea.

- iv Reforestación. El conjunto de características anotadas arriba, así como su resistencia y rápido crecimiento, hacen de los "guajes" un recurso importante en los programas de reforestación y restauración de áreas deterioradas, particularmente en las áreas de vegetación para las cuales son nativas las distintas especies de *Leucaena*.

Pound y Martínez (1983) citan diversas experiencias de reforestación con *Leucaena leucocephala*. Por otro lado, los trabajos de Arriaga (1991), Vargas-Mena (1991) y Cervantes (en preparación), realizados en Alcozauca, Gro., constituyen experiencias muy valiosas para elevar las potencialidades de *L. esculenta* subsp. *esculenta* y *L. macrophylla* subsp. *macrophylla* en la restauración de la Selva Baja Caducifolia, así como para la recuperación de suelos agrícolas en la región de "La Montaña de Guerrero".

- v Madera y derivados. Por poseer madera "semi-dura", los "guajes se utilizan en la fabricación de parquet, postes, vigas, etc. Por su considerable porcentaje de celulosa y su bajo contenido de sílice, se utiliza en la producción de papel.

En esta línea de producción, generalmente se utilizan las variedades "salvadoreñas" de *Leucaena leucocephala*, las cuales se ramifican menos que otras variedades y tienen una tasa elevada de crecimiento vertical. Pérez (1979) reporta que en el estado de Guerrero una de las variedades "salvadoreñas", sembrada a una densidad de 10,000 plantas por hectárea alcanzó una altura promedio de 4.5 m en dos años. El mismo autor refiere que en Filipinas existen rendimientos de madera, para la misma variedad, de 24 a 100 m³ anuales por hectárea.

- vi Colorante en la industria textil. Los zapotecos tifen sarapes poniendolos a hervir junto con la corteza y vainas. Este principio puede ser la base para utilizarlo a nivel industrial.
- vii Curtiduría. Esta propiedad es posible debido a la gran cantidad de taninos que presentan.
- viii Medicinal. Algunos estudios revelan que la mimosina tiene un efecto similar al de la tirosina sobre los tumores endócrinos y melanomas. Se ha observado también que esta substancia inhibe el crecimiento de *Escherichia coli* y *Salmonella typhimorium*. De hecho, las semillas inmaduras se usan en el tratamiento de parasitosis intestinales y amibiasis en la medicina tradicional.
- ix Sombra para cafetales, cacaotales, vainilla, quina y té.
- x Espalderas para diversos cultivos.
- xi Leña. El valor calorimétrico de la madera de *Leucaena leucocephala* es de 16 438 BTU/Kg, lo que significa que 2.75

Kg de leña de guaje equivalen a 1 Kg de gas licuado (Pound y Martínez, 1983).

- xii Carbón. Como una consecuencia de la propiedad antes señalada, es factible utilizar la madera de guaje en la producción industrial de carbón.
- xiii Potencialmente, los guajes pueden ser la materia prima para la producción de rayón, celofán y películas de polivinil y plástico.
- xiv La madera de los guajes también puede utilizarse para la producción de alcohol de uso industrial.
- xv Las investigaciones de Pantastico y Baldia (1980 *cit. in* Pound y Martínez, 1983), con *Leucaena leucocephala*, así como las de Rodiles (1991) con *L. esculenta* subsp. *esculenta*, revelan un importante potencial en el uso de los guajes como alimento para peces en la producción acuícola.
- xvi Brewbaker y Sorensson (1989) analizaron la goma que producen alrededor de cien especies de leguminosas arbóreas, con el fin de proponer sustitutos de la goma arábiga que se extrae de *Acacia senegal*. Encontraron que la goma de las especies del género *Leucaena* presentaron las características más similares a la goma arábiga. Encontraron además, que los híbridos de *Leucaena leucocephala* x *L. esculenta* tienen un promedio de productividad anual superior a la de *Acacia senegal*.
- xvii A estos usos debe agregarse el gran potencial de los guajes como forraje para el ganado. *Leucaena leucocephala* tiene una productividad comparable o superior a la de la alfalfa. Esta productividad está influenciada por factores tales como

variedad utilizada, el régimen de precipitación, altitud y manejo (densidad de siembra, altura y frecuencia de corte, etc.). Brewbaker et al. (1972) reportan hasta 102.5 toneladas anuales de forraje verde por hectárea.

Hutton (1974) reporta que es posible mantener 2.5 o más cabezas de ganado por hectárea en praderas de gramíneas asociadas con *Leucaena leucocephala*. Jones (1970) sostiene que en regiones subtropicales con 1,000 mm de precipitación anual, con cargas de 3 novillos por hectárea se han producido entre 350 y 400 Kg anuales de peso vivo por hectárea y que, bajo condiciones de riego, en esos mismos lotes, con cargas de 6.2 novillos por hectárea, se obtuvieron 830 Kg anuales de carne por hectárea.

El principal factor limitante para el uso de *Leucaena* como forraje, es el efecto negativo de la mimosina sobre el ganado. Este compuesto determina la caída del pelo y de las plumas de los animales, así como diversos problemas metabólicos que pueden ocasionar la muerte del ganado. En los últimos años se han obtenido resultados alentadores, introduciendo el uso de bacterias degradadoras de la mimosina. Sin embargo, sólo se ha tenido éxito con los rumiantes, persistiendo el problema entre los monogástricos. Mucho del trabajo de fitomejoramiento se ha dirigido a lograr líneas de guajes con bajo contenido de mimosina. Sin embargo, por el momento se tienen aún dificultades para mantener los niveles bajos de mimosina en la progenie de las cruces probadas (Hutton, 1985).

B) Fitomejoramiento.

El primer aspecto a considerar en el fitomejoramiento es la exploración de la diversidad biológica que existe en el grupo, con el fin de conocer la variabilidad genética de la cual se puede echar mano en los programas. Por ejemplo, Brewbaker *et al.* (1965) señalan que "El estudio comparativo de los diferentes ecotipos, considerando principalmente producción y contenido de mimosina, ha servido de base para el mejoramiento de *Leucaena*. En Hawaii fueron evaluados 90 cultivares diferentes de *Leucaena leucocephala* considerando estos aspectos. Se encontraron variaciones muy importantes en el contenido de mimosina en 72 cultivares, variando los niveles entre el 2 y el 5%".

En el género *Leucaena* resulta importante no sólo conocer la variabilidad intraespecífica sino también interespecífica, ya que, como se ha señalado, existen grandes posibilidades de manipular el genoma en ambos niveles.

Otro aspecto de gran importancia es el cruzamiento de variedades y cultivares intraespecíficos. En ocasiones, los híbridos resultantes de estas cruzas, pueden presentar rasgos favorables para el destino de la producción que se ha elegido. Por ejemplo, en Australia se encontraron diferencias en los patrones de ramificación entre variedades progenitoras e híbridos, de gran utilidad en la generación de individuos con características más apropiadas para la producción de forraje.

El cruzamiento interespecífico también es importante. Por ejemplo, Brewbaker (1965) reporta que la cruce de *Leucaena leucocephala* con *L. pulverulenta* da como resultado árboles vigorosos e intermedios en el contenido de mimosina. Reporta además, que de la cruce de *L. leucocephala* con *L. diversifolia* y

L. pulverulenta, pueden obtenerse híbridos tolerantes a bajas temperaturas y adaptables a elevadas altitudes.

Pound y Martínez (1983) resumen las propuestas de diferentes autores, acerca de las especies que destacan, de acuerdo con sus características, para distintos propósitos en el fitomejoramiento:

- a) Para la producción de madera: *Leucaena diversifolia*, *L. collinsii*, *L. trichodes*, *L. pulverulenta* y *L. esculenta*.
- b) Para el establecimiento en altitudes por arriba de las cuales se distribuye *Leucaena leucocephala*: *L. diversifolia*, *L. esculenta* y *L. pulverulenta*.
- c) Como fuente de material genético para la reducción de mimosina: *Leucaena pulverulenta* y *L. diversifolia*. Para este aspecto, es factible proponer a *L. esculenta* subsp. *esculenta* ya que, como se indica en el cuadro No.4, esta subespecie se encuentra entre los taxa con menor contenido de mimosina. Además, la existencia de poliploides, reportados para esta subespecie por Palomino et al. (en preparación), facilitaría el trabajo de cruza interespecíficas.
- d) Para la tolerancia a la acidez y altas concentraciones de aluminio en los suelos: *Leucaena diversifolia*, *L. macrophylla*, *L. shannonii* y *L. pulverulenta*.
- e) Para la producción de plantas ornamentales: los híbridos estériles de *Leucaena pulverulenta* x *L. leucocephala*.
- f) Como fuente de forraje: *Leucaena diversifolia*.

Un último aspecto importante en el fitomejoramiento técnico, se refiere a la propagación y fijación de los caracteres deseados. Al respecto, se ha trabajado la propagación clonal con *Leucaena leucocephala*, sin embargo, los resultados no han sido del todo satisfactorios ya que, además de que resulta caro, expone las plantaciones a incidencias severas de plagas.

Junto a estas técnicas de fitomejoramiento desarrolladas en los centros de investigación, deben mencionarse aquellas que realizan empíricamente los campesinos. Estas prácticas son particularmente importantes en los sitios donde existe mayor variabilidad de los taxa y en donde existen fuertes tradiciones de uso y manejo, como en México, Centro y Sudamérica.

En México, las técnicas tradicionales de manejo y selección que implementan los campesinos están dirigidas principalmente a mejorar los guajes como alimento humano, ponderando rasgos como el tamaño de las vainas y semillas, el sabor de las partes comestibles, etc., a diferencia de los aspectos que se seleccionan en el fitomejoramiento técnico.

5. Aspectos etnobotánicos de *Leucaena esculenta sensu lato* en "la Montaña de Guerrero".

A) Nomenclatura indígena.

Las diferentes étnias que interactúan con los "guajes" han desarrollado una nomenclatura y clasificación propia sobre las distintas especies que conocen. En general, se utiliza un término genérico que engloba a las especies de *Leucaena*, pero en ocasiones también a especies de otros géneros de leguminosas. En la "Montaña de Guerrero", por ejemplo, los mixtecos utilizan el término nduva para designar genericamente a los guajes. Incluyen en este grupo cuatro especies de *Leucaena*, una subespecie de *L.*

esculenta, considerada por ellos como especie, así como una especie del género *Desmanthus* y una del género *Desmodium*. Los nahuas utilizan el término "huaxin"; los zapotecos "laa"; los huave "napajteam" (Zizumbo y Colunga, 1982); los tlapanecos usan el término "na sa" (Suárez, 1983); los popolocas de Los Reyes Metzontla, Puebla, "canyishi"; los huastecos, "thuk'" (Alcorn, 1984), como términos genéricos.

Los términos que se emplean para designar la especie, en la nomenclatura indígena, son tan variables como variadas son las lenguas y dialectos, pues no sólo se involucran variaciones lingüísticas sino, además, diferencias culturales que ponderan de distinta manera los rasgos, asociaciones y conceptos que se eligen en la nomenclatura.

En la región de "La Montaña de Guerrero", la subespecie *esculenta* es considerada como un taxón específico en la nomenclatura indígena. Los nahuas nombran a estos "guajes" "huaxin chichiltic", los mixtecos "nduva cuad" y los tlapanecos "na sa ma yan'". En los tres casos, los términos significan "guaje rojo". La nomenclatura subespecífica también es importante en la clasificación indígena. Generalmente se utilizan términos que precisan algún rasgo distintivo entre las variedades y pueden existir diferentes sistemas de clasificación subespecífico, dependiendo de los rasgos que se ponderan. Entre los nahuas, el "huaxin chichiltic" puede ser "tlapalhuaxin", el término *tlacpatl* hace referencia a frutos tardíos, fuera de la estación (Simeon, 1983) y se refiere al comportamiento temporal de la planta y, finalmente, "hueyhuaxin", o "guaje grande", término con el que se distinguen los guajes con semillas y vainas más grandes y que tienen un grado avanzado de domesticación.

Entre los mixtecos, la clasificación de los guajes toma como base las características del fruto. Las vainas son nombradas con

el término *nduva*, y el resto de las partes estructurales de la planta son nombradas utilizando este término como sufijo. Por ejemplo, las flores reciben el nombre de *ihta-nduva*, las raíces *tióó-nduva*, las ramas *ndaá-nduva*, las hojas *iku-nduva*, etc. Cuando se refieren a todo el individuo lo hacen con el término *ti-nduva*. Con base en el término *nduva*, los mixtecos distinguen las diferentes especies de guaje que existen en la región. El término *nduva cuaá* o "guaje rojo", corresponde a *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*; *nduva cualli* o "guaje de caballo" corresponde a *L. macrophylla* subsp. *macrophylla*; *nduva nduchí* corresponde a *L. esculenta* subsp. *paniculata*; *nduva ticuanda* corresponde a *L. esculenta* subsp. *matudae* y *nduva tiim* o "guaje de ratón, se aplica a las especies *Desmanthus virgatus* y *Desmodium cericophyllum*.

Un sistema de clasificación subespecífico distingue la apariencia de las vainas: "*nduva cuaá na`nu*" o "guaje ancho o grande" y "*nduva cuaá cuáli*" o "guaje pequeño". Como puede apreciarse, tanto en la clasificación a nivel específico como subespecífico, las vainas son los caracteres con mayor significado en la percepción mixteca.

Sin embargo, en otro sistema de clasificación se ponderan las cualidades comestibles, estableciéndose las siguientes categorías subespecíficas: "*nduva cuaá bishí*" o "guaje dulce"; "*nduva cuaá yahtú*" o "guaje amargo" y, finalmente, el "*nduva cuaá ná*" o "guaje de vasca", que es tóxico.

La subespecie *esculenta* recibe, entre otros, los siguientes nombres: "efe", entre los otomíes de Hidalgo; "al-pa-la", entre los chontales de Tabasco; "yaga-la", entre los zapotecos; "lya kures", entre los zapotecos de Mitla; "libad lo", entre los mixtecos de la costa (Zárate, 1982) y "thuk'", entre los huastecos de Veracruz (Alcorn, 1984). En español generalmente se

conoce como "guaje rojo" o "guaje colorado" y en Puebla también lo conocen como "guaje de castilla" o "guaje aventurero" (Zárate, 1982).

En la "Montaña de Guerrero", la subespecie *paniculata* recibe el nombre mixteco de "nduva nduchí", que puede significar "guaje de frijol" o "guaje delgado" (en mixteco, "nduchí" significa frijol; sin embargo, algunos campesinos sostienen que el término se deriva de "luchi", que significa "delgado"). Zárate (1982) reporta los siguientes nombres para esta subespecie: "lobada le eg", en el zapoteco de Guelatao; "Iya gusgih", en el zapoteco de Mitla. En español recibe el nombre de "guaje barbero" (Zárate, 1982) y "guaje de guandúchi" en la "Montaña de Guerrero".

La subespecie *matudae*, en la región de "La Montaña" recibe en mixteco el nombre de "nduva tikuánda" y en español "guaje de hielote" o "guaje tikuánda". Zárate (1982) reporta los siguientes nombres para esta subespecie en la región del "Cañón del Zopilote", en Guerrero: "guaje retinto", "guaje risueño", "guaje chismoso" "guaje jilguero" y "chiquimoloaxin".

B) Usos

El uso más importante de todos los guajes del complejo *Leucaena esculenta*, es como alimento humano. En general, se comen en crudo los brotes de hojas, flores y frutos, como si fuera un "quelite". Bye (1981), define los "quelites" como las verduras tradicionales en la alimentación indígena de México. Incluye en esta categoría a las verduras derivadas de hierbas anuales jóvenes o "tiernas", así como las flores, inflorescencias y brotes de algunas especies perennes.

La palabra "quelite" se deriva del término náhuatl "quilitl". En mixteco el término equivalente es "yiwa". Los brotes comestibles de los guajes se conocen en náhuatl como "guaxiquilitl" y en mixteco "yiwa tinduva". Por lo general, la recolección de los "guaxiquilite" se efectúa entre los meses de junio y septiembre, siendo particularmente intensa entre julio y agosto. Durante este período los "guaxiquilite" acompañan frecuentemente la comida del medio día.

Las semillas de todos estos guajes también son comestibles y pueden comerse crudas, asadas con sal y limón, asadas y molidas en salsas con chile y tomate ("chilmolli") o bien, en guisados más elaborados como el "pipián", a base de chile y semillas de calabaza, el "guaximolli", con "chile ancho" y "chile guajillo", o el "chilate", que es un caldo con carne y verduras, a los cuales se agregan las semillas de los guajes, molidas. Estos últimos guisos se sirven con carne y son considerados alimentos de días de fiesta.

La recolección se efectúa sobre las vainas, esta comienza en el mes de noviembre y termina en el mes de febrero. Durante este período, los campesinos recolectan principalmente aquellas vainas que poseen semillas aún inmaduras.

Las agallas que frecuentemente se observan, tanto en las hojas como en los frutos de los guajes, reciben el nombre de "polochoco". Estas agallas son comestibles en crudo, asadas o cocidas en caldo.

Los guajes son alimentos muy apreciados por la población indígena. Durante los períodos de producción puede observarse la intensa recolección tanto en el campo como en las huertas y solares donde se les cultiva y puede observarse también su

consumo frecuente (en los períodos de mayor producción pueden acompañar la comida hasta cuatro o cinco días por semana).

Otro indicador de su importancia es la presencia de técnicas de conserva. En la "montaña de Guerrero" no se practican técnicas de conserva para los productos de la recolección; la única excepción la constituyen los guajes. Se conservan las semillas, para ello, se recolectan grandes cantidades de grano, posteriormente se muelen, formando una pasta, con la cual se elaboran pequeñas "tortitas" que se dejan secar al sol y después se guardan en lugares frescos y secos. Para re-utilizar estos guajes, se re-hidrata y se vuelve a moler la pasta. También se pueden secar las semillas enteras. En este caso, se revuelven las semillas con ceniza del fogón y se ponen a secar al sol. Según la información de los campesinos, la ceniza impide que endurezcan las semillas secas. Al secarlas de esta manera, las semillas pierden viabilidad.

El valor comercial de los guajes también es un indicador de su importancia como recurso. Durante los períodos de producción es común encontrar "guaxiquilite", vainas o semillas crudas o tostadas, en los mercados locales. Entre los meses de marzo y junio, cuando los guajes son escasos, algunos campesinos llevan al mercado los productos de *Leucaena leucocephala*, la cual produce vainas todo el año cuando se le cultiva con riego. En este período la demanda en el mercado es considerable.

Finalmente, el valor nutricional también dice mucho acerca de la importancia de los guajes como recurso comestible (Cuadro No.12). Poseen, en promedio, 32.5% de proteínas en peso seco, un valor superior al 26.9% que se reporta para la alfalfa (Pound y Martínez, 1983).

CUADRO No.12 Contenido nutricional de semillas de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*. (Análisis químico proximal. % en base seca).

ELEMENTOS	1	2	Promedio
HUMEDAD	10.0	10.0	10.0
PROTEINA CRUDA	30.2	34.8	32.5
EXTRACTO ETHEREO	9.5	9.1	9.3
CENIZAS	6.2	5.4	5.8
FIBRA CRUDA	8.0	6.7	7.35
ELEMENTOS LIBRES DE NITROGENO	36.1	34.0	35.05

1. Viveros y Casas (1985).

2. Rodiles (1991).

Las hojas de estas plantas se utilizan también como forraje para cabras y vacunos. Los campesinos suelen cortar ramas con hojas y ponerlas disponibles al ganado cuando éste no alcanza a ramonear los árboles del bosque.

En la medicina tradicional, la subespecie *esculenta* es utilizada como eupéptico, en las obstrucciones intestinales. La corteza molida se mezcla con agua y se aplica con un paño limpio sobre las heridas, como cicatrizante. Zárate (1982) reporta que la subespecie *paniculata* es usada en Nochistlán, Oaxaca, para "fortalecer los pulmones", solamente con comerla y para la subespecie *matudae* reporta su uso como adivinatorio, ya que su corteza tiene propiedades psicotrópicas.

C) Manejo.

Todas las subespecies de *Leucaena esculenta sensu lato* presentan poblaciones silvestres en la región de "La Montaña de Guerrero". La forma más general de obtener los recursos comestibles de los guajes silvestres, es la recolección, cuando

se asiste a las labores agrícolas, a la extracción de leña o al pastoreo.

Existen poblaciones en el campo sobre las que se efectúa de manera particularmente intensa la recolección. En éstas, los árboles tienen muescas en el tronco para facilitar la subida al árbol. Junto a estos individuos es frecuente encontrar "garrochas" usadas en la recolección y, además, los restos de una gran cantidad de ramas que cortan los recolectores durante el proceso (figuras No.12 y 13). Este corte de ramas constituye una forma de poda que puede tener algún efecto importante en la productividad de frutos y semillas por individuo, sin embargo, aún no ha sido evaluado.

Durante la recolección, los campesinos obtienen selectivamente las vainas de aquéllos individuos que presentan mejores cualidades como alimento. Con base en su larga experiencia como recolectores de guajes, y de muchas otras plantas (Viveros y Casas, 1985, encontraron que los campesinos mixtecos de Alcozauca recolectan cerca de 100 especies de plantas comestibles silvestres, arvenses y ruderales). los campesinos pueden señalar los parajes donde se encuentran los individuos con mejores atributos. Esta información se transmite a los miembros de la familia o a otras familias de la comunidad como parte de la comunicación cotidiana. De manera que el conocimiento de los mejores sitios e individuos para la recolección, se encuentra socializado.



a

b



Figura No.12 Evidencias de una recolección
intensa de guajes.

- a) Muestras intencionales para subir al árbol.
b) Muestras en el tallo, garrochas y desrame.

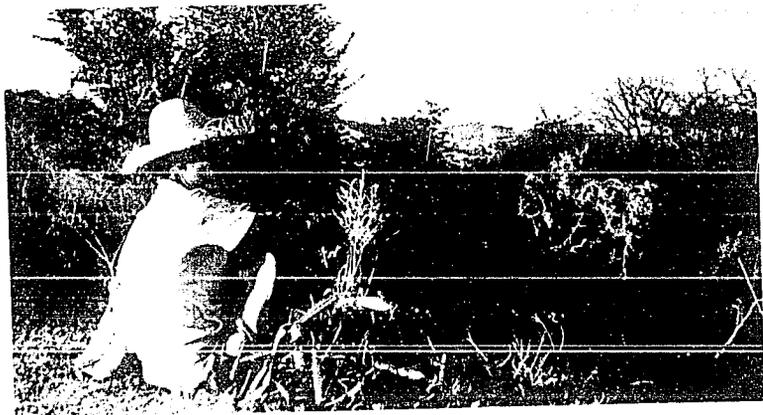


Figura No.13 Recolectores de guaje.

En "La Montaña de Guerrero", los mixtecos distinguen tres categorías para cualquier especie de guaje, de acuerdo con sus cualidades como alimento humano. De acuerdo con la opinión de los campesinos, estas tres categorías son:

- A) Los "guajes mansos o dulces" (nduva bishí). Son aquellos con sabor "suave" o "dulzón", generalmente con semillas y vainas más grandes, con frutos fáciles de abrir aún cuando están inmaduros y que no presentan problemas digestivos al consumirlos.

- B) Los "guajes amargos" (nduva yahtú). Tienen un sabor "fuerte", llegando a ser "amargos"; son indigestos; sus vainas y semillas generalmente son más pequeñas que las de los guajes de la categoría anterior y presentan mayor dificultad para abrir los frutos cuando están inmaduros. No obstante su sabor, estos guajes también son comestibles, recomendándose asar las semillas con el fin de "suavizar" el sabor y hacerlos menos indigestos.

- C) Los "guajes de vasca" (nduva ná). Estos guajes son amargos y poseen elementos tóxicos que provocan el vómito.

La recolección y otras formas de manejo de los guajes, tales como la tolerancia de algunos individuos dentro de las zonas de cultivo y vivienda, así como las labores de cuidado y protección sobre algunos individuos que se encuentran en el campo, se dirigen selectivamente hacia los guajes que poseen los atributos preferidos.

Los individuos de una población que no poseen los rasgos más favorables, no solo no reciben labores de cuidado sino, incluso, los campesinos tienden a desplazarlos. Por ejemplo, los campesinos eliminan los "guajes de vasca" cuando los encuentran,

ya que es común que la gente los confunda con los guajes comestibles y se intoxiquen. Actualmente es difícil encontrar individuos de esta variedad. Los guajes "amargos" también suelen ser desplazados cuando se realiza la apertura de terrenos agrícolas o cuando se extrae leña. Durante estas actividades, los campesinos generalmente toleran a los individuos con rasgos favorables y eliminan aquellos que no los presentan.

La tolerancia selectiva de individuos favorables, dentro de las áreas que perturba el hombre, constituye una forma de manejo de las poblaciones de plantas *in situ*. Esta forma de manejo se encuentra muy extendida en la región de "la Montaña de Guerrero". Se presenta no sólo para el caso de los guajes, sino también para otras leguminosas arbóreas, tales como el "guamúchil" (*Pithecolobium dulce*) y el "mezquite" (*Prosopis juliflora*), entre las más importantes.

En la actualidad, es común observar individuos de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*, así como de las otras leguminosas mencionadas, dentro de las parcelas agrícolas de la región de "la Montaña de Guerrero", principalmente en aquellas parcelas donde se practican los sistemas de roza-tumba y quema, barbecho corto y barbecho medio, en los cuales se presentan ciclos de uso y de descanso de la tierra (Figura No.14). En todos los casos observados, los campesinos reportaron que la presencia de estos árboles era anterior a la apertura de los terrenos y que su tolerancia se debía a que proporcionaban alimento y sombra para el descanso durante las labores agrícolas (Figura No.15). Además, informaron que antes de la apertura del terreno había varios individuos de guajes y que, sin embargo, tuvieron que tumbiar algunos para darle espacio al cultivo del maíz, dejando en pie "los más grandes (en talla) y que producen guajes más grandes y semillas más dulces y que producen menos 'aventasón'".



Figura No. 14 Población manejada mediante tolerancia selectiva.
Aspecto general de los parches de vegetación y áreas abiertas al cultivo.

Wilken (1987) observó la presencia de las mismas especies de leguminosas arbóreas mencionadas anteriormente, dentro de parcelas agrícolas de los Valles de Puebla, Tehuacán y Oaxaca. Explica que " Es raro que estos arboles se planten deliberadamente. Mas bien, las plántulas que llegan a establecerse son toleradas durante las labores agrícolas". Sostiene que esta forma de tolerancia se debe a las propiedades utilitarias de tales plantas. Sin embargo, plantea que "Las pequeñas cosechas de semillas y vainas comestibles (que se obtienen de estos arboles tolerados), dificilmente puede compensar las bajas productividades de los cultivos debido a la sombra y la obstrucción que determinan durante la labranza". Por esta razón, sugiere que la tolerancia mas bien puede estar

relacionada con una mejor productividad de la milpa: "Sospecho que a lo largo de los años, los agricultores observaron que las parcelas de maíz producían mejores cosechas cuando se encontraban presentes algunos árboles de cierto tipo. Esta asociación llegó a convertirse en una costumbre y resultó en las actuales parcelas que mezclan plantas cultivadas y leguminosas arbóreas nativas."

Esta hipótesis es sin duda importante, sobre todo considerando el aporte de nutrientes que proporcionan las leguminosas al suelo. Sin embargo, aún es necesario corroborar esta suposición con datos de campo que permitan evaluar comparativamente la productividad en parcelas con y sin estas leguminosas. También es necesario profundizar en investigaciones etnobotánicas que permitan constatar la opinión de los campesinos al respecto. Pues, a diferencia de este autor, Smith (1967) sostiene, con base en evidencias arqueológicas, que esta forma de manejo ya se encontraba presente en las primeras experiencias agrícolas del hombre mesoamericano.

De cualquier manera, la información obtenida en "la Montaña de Guerrero" revela que esta forma de manejo involucra un proceso selectivo. Este proceso selectivo tiene un significado importante en los estudios de domesticación, sobre todo si se considera la dinámica de las poblaciones de plantas en los ciclos de uso y descanso de la tierra en las zonas agrícolas, a lo largo del tiempo. Bajo estas condiciones, los individuos tolerados por los campesinos durante la apertura de terrenos, aportan continuamente su material genético al banco de semillas del área perturbada y, en teoría, las plántulas de estos individuos tendrán mayores oportunidades de reclutarse durante las etapas sucesionales de la vegetación.

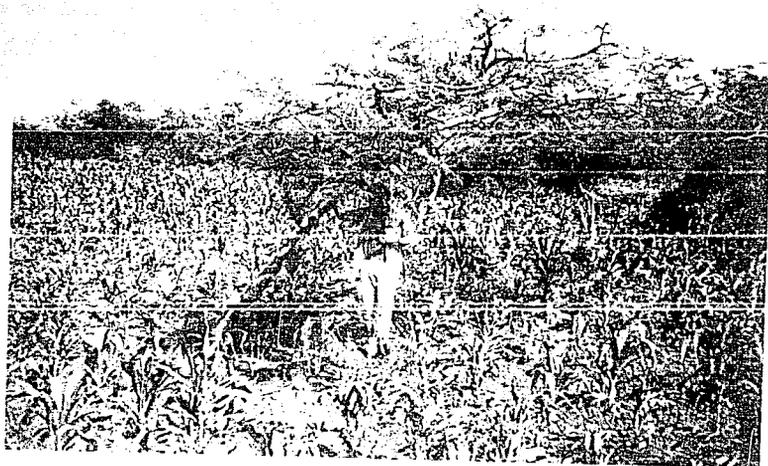


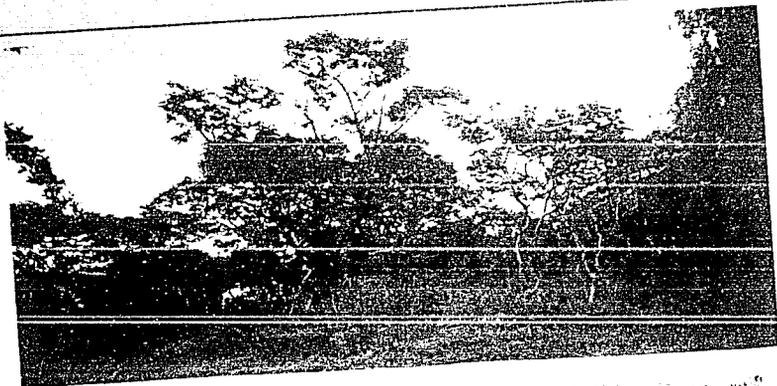
Fig No.15 Individuos de guaje tolerados en campos de cultivo.

Visto de esta manera, el proceso selectivo que se desarrolla durante esta forma de tolerancia, puede llegar a tener consecuencias importantes a nivel de la estructura genética de las poblaciones manejadas, favoreciendo la frecuencia de algunos fenotipos y abatiendo la de otros. Esto sugiere la posibilidad de que los campesinos puedan estar influyendo en la evolución de los guajes, dirigiendola hacia sus propios requerimientos, en una situación que no es el cultivo sino el manejo de la población *in situ*.

En la presente investigación se pretendió comenzar a probar esta hipótesis con base en el estudio de la variabilidad de caracteres tales como los señalados en las clasificaciones mixtecas, y la comparación de ésta entre poblaciones sujetas a diferentes formas de manejo (capítulo VII). Sin embargo, para su cabal comprensión será necesario desarrollar estudios de genética de poblaciones.

Existe otro nivel de manejo de los guajes, el manejo *ex situ*, que implica la siembra de semillas en sitios en los cuales los campesinos controlan los factores físico-químicos y biológicos del ambiente.

A lo largo de los recorridos y colectas etnobotánicas en los Valles de Tepoztlán y Cuautla, Morelos, así como en Izúcar de Matamoros y en el Valle de Tehuacán, Puebla, se observó muy frecuentemente la siembra de semillas del guaje *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*, dentro de parcelas donde se cultiva la milpa de maíz, frijol y calabaza, así como en parcelas con monocultivos de trigo, avena, papa, alfalfa, sorgo y hortalizas (figura No.16 A-E).



a

b

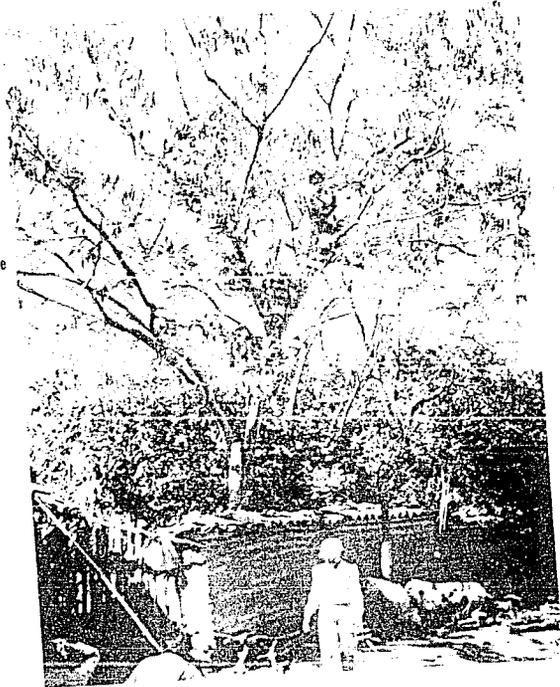


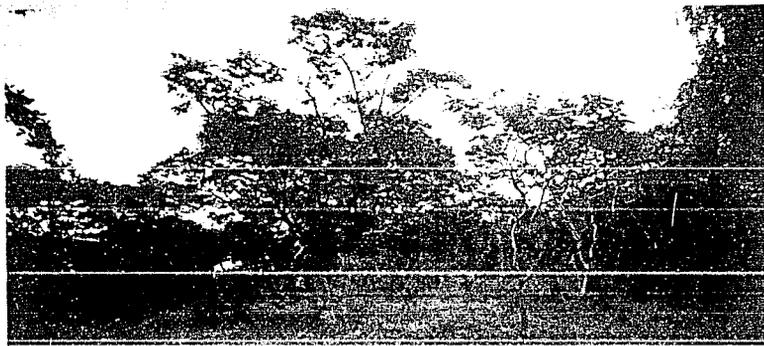
Figura No. 16 A. Aspectos del cultivo de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*.

a) Huerto con monocultivo de guajes

(San Juan Ixcaquixtla, Pue.)

b) Solar mixteco con guajes

(Alcozauca, Gro.)



a

b

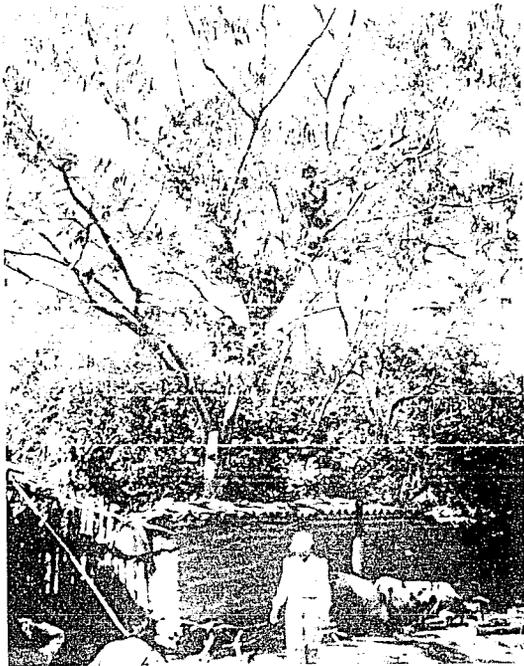


Figura No. 16 A. Aspectos del cultivo de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*.

- a) Huerto con monocultivo de guajes
(San Juan Ixcaquixtla, Pue.)
- b) Solar mixteco con guajes
(Alcozauca, Gro.)

Figura No.16 B. Aspectos del cultivo de
Leucaena esculenta subsp. *esculenta*.

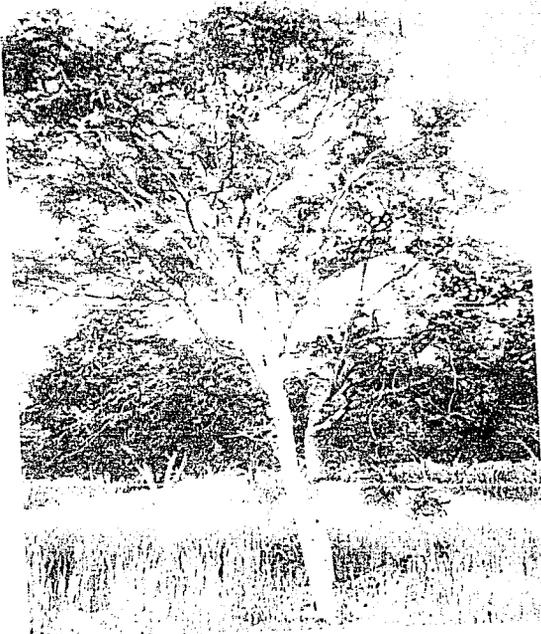
a) Asociado con trigo

(San Juan Ixcaquixtla, Pue.)

b) Asociado con maíz

(San Juan Ixcaquixtla, Pue.)

a



b





Figura No.16 C. Aspectos del cultivo de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*. Bordes de terrazas.

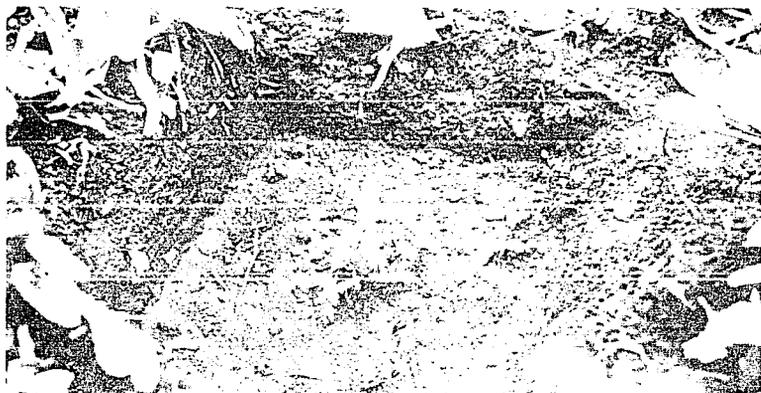


Figura No.16 D. Aspectos del cultivo de *Leucaena esculenta* subsp. *esculeota*. Siembra directa.

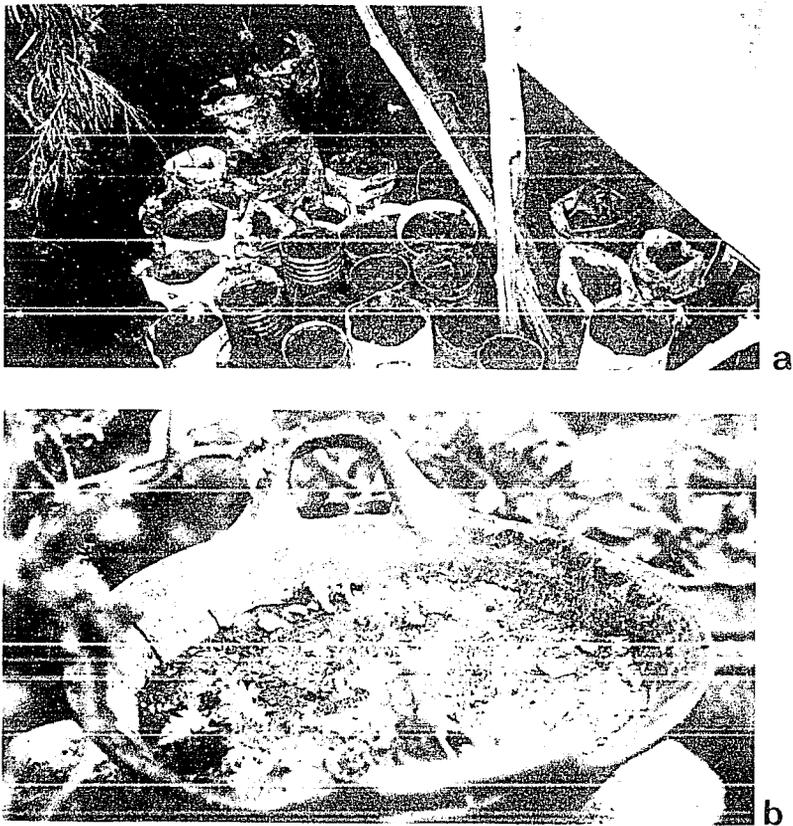


Figura No.16 E. Aspectos del cultivo de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*.

Siembra indirecta: a) en botes y b) en cazuela.

Tanto en estas zonas como en la región de "la Montaña de Guerrero" es muy común, además, el cultivo de este guaje en el contorno de las parcelas agrícolas, en los bordos de terrazas y sobre todo, en los huertos y solares de la vivienda campesina.

De todos los sistemas agrícolas mencionados, es en los huertos y solares donde se practica de manera más importante el cultivo y mejoramiento empírico de los guajes. En estos sistemas se prueba el éxito de nuevos materiales conseguidos, los campesinos observan el comportamiento de las plantas, experimentan formas de cuidado o "beneficio" para mejorar el crecimiento y la producción y, finalmente, a partir de los huertos y solares obtienen las semillas que consideran apropiadas para su cultivo en otros sistemas agrícolas. Los huertos constituyen, de esta manera, verdaderos laboratorios de la domesticación de los guajes y de muchas otras especies de plantas.

Durante las colectas botánicas y entrevistas a los campesinos, se pudieron observar diferencias importantes en la intensidad de cultivo entre las zonas estudiadas. Así, en el Valle de Tehuacán, particularmente en el poblado de San Juan Ixcaquixtla, se encontraron huertos con cultivos intensivos de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*, muchos de ellos constituyendo monocultivos. En este sitio, las parcelas cultivadas con guaje llegan a alcanzar una superficie de 5,000 m², sembrados bajo la técnica de "tres bolillo", con densidades de entre 0.1 y 0.2 individuos/m².

En este sitio, la producción está destinada al mercado. Los campesinos distinguen como mejores los "guajes de perimera", los cuales producen las semillas más grandes y tienen mejor sabor. Las semillas de estos guajes se venden por kilogramo. En 1988 cada kilogramo de semilla de "guaje de primera" costaba 1,500

pesos. De acuerdo con la información de los campesinos, cada árbol puede producir entre 2 y 3 Kg de semillas anualmente. Esto significa que la producción de semillas, bajo las densidades de siembra señaladas, puede ser de entre 2 y 6 toneladas/hectárea. Existen además, "guajes de segunda", cuyas semillas son mas pequeñas y su valor, en 1988, era de 1,000 pesos por Kilogramo. Hay también "guajes de tercera", cuyas semillas son aún mas pequeñas y su sabor es mas "fuerte". Las semillas de estos guajes unicamente se intercambian por tortillas.

En Alcozauca, Gro., el cultivo de los guajes no tiene la importancia que se observa en San Juan Ixcaquixtla. Los campesinos de Alcozauca afirman que "no es necesario sembrarlos mas, porque hay en el campo". En este sitio existe una marcada diferencia entre los huertos frutícolas de la población mestiza y los solares mixtecos tradicionales. Los huertos de los mestizos están constituidos fundamentalmente por especies de plantas perennes, la mayor parte de las cuales son introducidas, y cuentan con riego. A diferencia de éstos, los solares indígenas tienen como componente principal la milpa de maíz, frijol y calabaza; son de temporal y las especies perennes (casi todas nativas) ocupan principalmente los linderos de la parcela y el "traspatio" de la casa.

Viveros y Casas (1985) encontraron un total de 48 especies de plantas perennes comestibles en los huertos de la población mestiza y 30 de éstas en los solares mixtecos. En los huertos se encuentran cultivadas dos especies de guajes, *Leucaena leucocephala* subsp. *leucocephala* (introducida) y *L. esculenta* subsp. *esculenta*. En los solares indígenas unicamente se encuentra *L. esculenta* subsp. *esculenta*, pues la otra especie no logra resistir los períodos de sequía.

Tanto los huertos como los solares de Alcozauca son unidades de policultivo, sumamente diversas. Los huertos, por ejemplo, tienen en promedio una superficie de 1,350 m² y en ellos se encuentran, también en promedio, 20 especies de plantas perennes, con densidades promedio de 0.3 árboles y arbustos/m². En estas unidades se encontró, en promedio, únicamente un individuo de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* por huerto (Cuadro No.13).

CUADRO No.13 Presencia de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* en los Huertos de Alcozauca, Gro.

Huerto No.	Superficie m ²	No. de spp. perennes	No. total de ind.	Densidad ind./m ²	No. de ind. <i>L. esculenta</i>
1	4,800	23	199	.04	3
2	320	7	32	.1	0
3	2,000	11	113	.06	0
4	1,200	9	325	.27	1
5	1,000	16	382	.38	0
6	1,080	17	93	.09	0
7	624	13	354	.57	0
8	1,050	19	1,500	1.43	0
9	330	16	176	.53	0
10	440	25	79	.18	6
11	750	15	232	.31	0
12	840	14	48	.06	0
13	864	25	63	.07	1
14	2,976	25	163	.05	10
15	358	41	182	.51	1
16	525	26	99	.19	0
17	954	39	125	.13	0
X	1,351	20	245	.3	1

En los solares mixtecos, la mayor riqueza de especies se encuentra en plantas anuales. La riqueza promedio de especies perennes es de 8 y se encontraron, también en promedio, 2 individuos de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* por solar.

En los huertos y solares de Alcozauca, el material de propagación de los guajes tiene dos orígenes distintos. Por un lado, los campesinos transportan semillas directamente de las poblaciones silvestres, seleccionando para ello los individuos que, en su experiencia como recolectores, reconocen con rasgos más convenientes. Por otro lado, el material de propagación bajo cultivo, proviene de variedades domesticadas dentro o fuera de la región. Los campesinos intercambian y prueban el éxito de estos materiales en el cultivo. Sin embargo, es mucho más frecuente el cultivo de guajes cuyas semillas provienen de las poblaciones nativas.

En Alcozauca, la siembra de las semillas se efectúa directamente en el suelo (sobre la superficie o en hoyos no mayores a 10 cm de profundidad) o en botes. En San Juan Ixcaquixtla se practica además la siembra en almacigos. En ambos casos se siembran lotes de semillas a alta densidad. Posteriormente se efectúa un "raleo", que implica eliminar (o transplantar a otro sitio) algunas de las plántulas, con el fin de disminuir la densidad de población y así favorecer un crecimiento adecuado de las plantas. Durante el "raleo" o el trasplante, se escogen las plántulas más vigorosas. Este es un segundo nivel de selección durante el cultivo. Cuando la siembra es directa sobre terrenos de temporal, se recomienda sembrar las semillas al inicio de la temporada de lluvias. De acuerdo con la experiencia de los campesinos, las plántulas alcanzan alrededor de 40cm al llegar la siguiente temporada de sequía y generalmente logran resistir ese período seco. Los guajes colorados producen vainas después de dos o tres años de haberse sembrado.

En cuanto a cuidados específicos, en Alcozauca los campesinos procuran eliminar las agallas o "polochoco", las cuales son comestibles, para evitar que se sequen las ramas. Se desraman o podan con el fin de que "amacollen" y salgan más

renuevos. De esta manera se evita también que las vainas "salgan roñosas". No los riegan, pues consideran que no es necesario, pero los fumigan junto con todos los árboles del solar o huerto.

La coexistencia de individuos silvestres y domesticados en las huertas permite, teóricamente, el intercambio de material genético entre unos y otros, debido al fuerte entrecruzamiento y la alta autoincompatibilidad que se reportan para esta especie de guaje (Brewbaker, 1983). Este hecho supone un incremento de la variabilidad que se somete a la selección. Desde este punto de vista, las huertas y solares constituyen un reservorio de variabilidad genética de *Leucaena*.

Tanto en la recolección como en la tolerancia selectiva y el cultivo de los guajes se pueden apreciar las características de las plantas que los campesinos seleccionan y la manera en que lo hacen. Estas observaciones constituyen una base muy importante para entender cómo se encuentran operando los procesos de domesticación en *Leucaena*. La siguiente fase del estudio debe ser, entonces, evaluar como se expresan los procesos selectivos humanos en las poblaciones de plantas. En el siguiente capítulo se presentan los resultados de los primeros pasos dados en esta dirección.



VII

LA VARIABILIDAD MORFOLOGICA DE
Leucaena esculenta
subsp. *esculenta*

1. Introducción.

La extraordinaria variedad de formas que puede observarse entre los guajes de una misma especie y, más aún, de una misma subespecie, así como las diferentes maneras de uso y manejo a las cuales se encuentran sujetas, sugieren insistentemente la posibilidad de que ambos aspectos, variabilidad y manejo se encuentren relacionados. El objetivo de este capítulo es evaluar tal relación con base en el análisis numérico, como una primera aproximación.

La suposición básica de este estudio, es que los campesinos seleccionan algunas características de los guajes que les resultan favorables, de acuerdo con el uso que les dan y que, además, esta acción selectiva puede determinar cambios expresables en las poblaciones de guajes. Por otro lado, puesto que la selección se presenta no sólo en poblaciones cultivadas, es factible esperar que los cambios se expresen, de alguna manera, en las poblaciones no cultivadas.

En consecuencia, se consideró necesario evaluar la expresión, tanto en poblaciones silvestres como en poblaciones manejadas, de aquellos rasgos que se encuentran sujetos a la selección por parte de los campesinos.

En este estudio se consideraron tres poblaciones de guajes, una de ellas **silvestre**, otra **manejada** constituida por individuos silvestres tolerados selectivamente durante los desmontes y una **tercera cultivada** en los huertos de la comunidad de Alcozauca. En todos los análisis de variabilidad, los individuos han sido marcados con las letras S, M y C, de acuerdo con la manera en que los campesinos las utilizan y manejan. En los Cuadros No.14, 15 y 16 se presenta un resumen de información con respecto a los individuos de cada una de estas poblaciones.

La población silvestre se encuentra establecida en un área con suelos delgados, derivados de rocas calizas y con una vegetación de Selva Baja Caducifolia poco perturbada, atravesada por una vereda angosta que une a los poblados de San José Laguna y Alpoyecancingo. La población manejada se encuentra en una franja agrícola cultivada desde hace cientos de años bajo sistemas de uso y descanso. Es por lo tanto, un área con perturbación recurrente en la cual pueden apreciarse "parches" de vegetación en diferentes estados sucesionales, de acuerdo con el tiempo de descanso (Milpas Abandonadas), así como zonas abiertas al cultivo (Milpas). La vegetación original, en la cual se encuentran los guajes, es una Selva Baja Caducifolia, que se extiende desde los 1,300 hasta los 1,700 ms.n.m. Por arriba de este límite altitudinal, se encuentra un Bosque de Encino, en cuyo margen inferior pueden encontrarse algunos individuos de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*. La perturbación de la vegetación determina que la cobertura vegetal sea menor que en la población silvestre y que, por lo tanto, los individuos de guaje de esta población, particularmente los que se encuentran en

milpas abiertas, estén menos expuestos a los efectos de sombra que los de la población silvestre. Los suelos de esta zona son mas profundos que los de la anterior y en su mayor extensión se derivan de tobas volcánicas, aunque por abajo de los 1,400 ms.n.m. los suelos se derivan de yesos. Los individuos cultivados se encuentran en huertos y solares, todos ellos alrededor de los 1,300 ms.n.m., en suelos mas profundos que en los dos casos anteriores y en las zonas abiertas de las unidades de cultivo. El clima es similar en las tres zonas y corresponde a un clima semicálido subhúmedo del grupo de los templados, con lluvias en verano y con el mes mas caliente también en esta estación. este clima es clasificado por García (1981) como (A)Cw(w)a(i')g.

En los cuadros No.14 y 15 se anotan las observaciones que se hicieron en el campo sobre las evidencias de recolección. La escasez de frutos en el árbol en el mes de enero, la presencia de muescas en el tallo, el desrame que se produce durante la recolección, asi como las garrochas elaboradas para recolectar y que se dejan en el sitio, constituyen evidencias claras de los individuos que han sido recolectados.

En el Cuadro No.16 se anotan algunos aspectos importantes de los individuos cultivados, con base en la información proporcionada por los campesinos.

CUADRO No.14 Información general sobre los individuos de la población Silvestre.

Indiv.	No. de Colecta	Altitud (ms.n.m)	Habitat	Forma de Vida	Altura del Individuo (m)	Recolectado por los campesinos
S1	605	1,430	SBC	Arbusto	3	NO
S2	607	1,440	SBC	Arbusto	3	NO
S3	610	1,400	SBC	Arbol	4	SI
S4	612	1,400	SBC	Arbusto	3	NO
S5	615	1,375	SBC	Arbusto	3	NO
S6	617	1,370	SBC	Arbol	5	NO
S7	623	1,360	SBC	Arbol	6	NO
S8	625	1,350	SBC	Arbusto	2	NO
S9	628	1,330	SBC	Arbusto	3	NO
S10	606	1,425	SBC	Arbol	4	SI
S11	608	1,435	SBC	Arbol	8	NO
S12	609	1,400	SBC	Arbol	4	SI
S13	611	1,400	SBC	Arbol	5	NO
S14	613	1,380	SBC	Arbusto	3	NO
S15	614	1,375	SBC	Arbusto	3	NO
S16	618	1,360	O.C	Arbol	6	NO
S17	619	1,360	O.C	Arbol	7	NO
S18	620	1,360	O.C	Arbusto	6	NO
S19	621	1,360	O.C	Arbol	6	NO
S20	622	1,360	O.C	Arbol	8	SI

SBC= Selva Baja Caducifolia.

O.C= Orilla del Camino.

CUADRO No.15 Información general sobre los individuos de la población Manejada.

Indiv.	No. de Colecta	Altitud (ms.n.m.)	Habitat	Forma de Vida	Altura del Individuo (m)	Recolectado por los campesinos
M1	597	1,580	SBC	Arbol	10	NO
M2	599	1,580	SBC	Arbol	6	NO
M3	603	1,590	BQ	Arbol	12	SI
M4	630	1,530	M.A	Arbol	4	SI
M5	635	1,460	O.C	Arbol	8	SI
M6	638	1,450	M	Arbol	8	SI
M7	640	1,450	M	Arbol	8	SI
M8	643	1,420	M.A	Arbol	8	SI
M9	647	1,400	M.A	Arbol	8	SI
M10	632	1,530	M.A	Arbol	5	SI
M11	595	1,590	M.A	Arbol	8	SI
M12	596	1,580	M.A	Arbol	7	SI
M13	634	1,500	M.A	Arbol	9	SI
M14	642	1,420	M	Arbol	7	SI
M15	631	1,525	M.A	Arbol	5	SI
M16	633	1,520	M.A	Arbol	6	SI
M17	636	1,450	O.C	Arbol	9	SI
M18	639	1,440	O.C	Arbol	9	SI
M19	641	1,430	M.A	Arbol	12	SI
M20	644	1,420	M.	Arbol	5	SI

SBC= Selva Baja Caducifolia.

BQ= Bosque de Encino.

M= Milpa.

M.A= Milpa Abandonada.

O.C= Orilla del Camino.

CUADRO No.16 Información general sobre los individuos Cultivados.

Indiv.	No. de Colecta	Altitud (ms.n.m.)	Sistema Agrícola	Procedencia	Nombre de Común	Altura del Individuo (m)	Edad (años)
C1	570	1,300	Solar	Cuernavaca (cultivado)	"Zapoteco"	10	15
C2	571	1,300	Solar	La Luz de J. (silvestre)	"montañero"	7	8
C3	582	1,300	Solar	Temalacacingo (cultivado)	"manso"	8	10
C4	583	1,300	Solar	Temalacacingo (cultivado)	"manso"	8	10
C5	648	1,300	Huerto	Alcozauca (silvestre)	"colorado"	7	5
C6	649	1,300	Huerto	Alcozauca (silvestre)	"colorado"	10	8
C7	650	1,300	Huerto	Alcozauca (silvestre)	"colorado"	12	10
C8	651	1,300	Huerto	Alcozauca (silvestre)	"colorado"	10	8

Los caracteres considerados en el análisis, son rasgos morfológicos de las vainas y semillas ya que, como se ha señalado anteriormente, es en estas estructuras sobre las cuales actúa directamente la selección por parte de los campesinos.

En la Matriz Básica de Datos (Anexo No.1) se consideraron 48 individuos provenientes de tres poblaciones distintas (20 silvestres, 20 manejados y 8 cultivados). Cada uno de estos individuos fue considerado una Unidad Taxonómica u OTU (Operational Taxonomic Unit) en los análisis.

Las evaluaciones se efectuaron sobre un total de 15 caracteres de vainas y semillas. En el Cuadro No.17 se presentan los caracteres analizados. El número que las etiqueta se mantiene constante en todos los análisis.

CUADRO No.17 Caracteres analizados.

No.	Carácter
1	Longitud de la Semilla
2	Ancho de la Semilla
3	Espesor de la Semilla
4	Largo del Intersepto
5	Ancho del Intersepto
6	Longitud Máxima de la Vaina
7	Ancho Máximo de la Vaina
8	Espesor Máximo de la Vaina
9	Longitud del Estípote de la Vaina
10	Número de Interseptos de la Vaina
11	Grosor del Septo Medio
12	Ancho del Márgen de la Vaina
13	Número de Semillas
14	Número de Semillas Abortadas
15	Número de Semillas Depredadas

2. Análisis multivariados.

A) Análisis de Agrupamiento.

Con base en el Análisis de Agrupamiento ("Cluster Analysis"), se pretendió conocer qué tanto se asociaban entre si los individuos de cada población, de acuerdo con la similitud o disimilitud global dada por el conjunto de caracteres estudiados. Dicho de otra manera, se pretendió conocer qué tan homogéneos o heterogéneos eran los conjuntos de individuos que constituyen las poblaciones estudiadas.

La figura No.17 es un fenograma que agrupa a los individuos de las distintas poblaciones de acuerdo con su similitud en los caracteres estudiados. Esta figura muestra que en un primer nivel, el individuo cultivado C1 se separa del resto de los individuos, lo que indica que este individuo es muy distinto a los demás. Tal resultado se explica ya que este individuo es

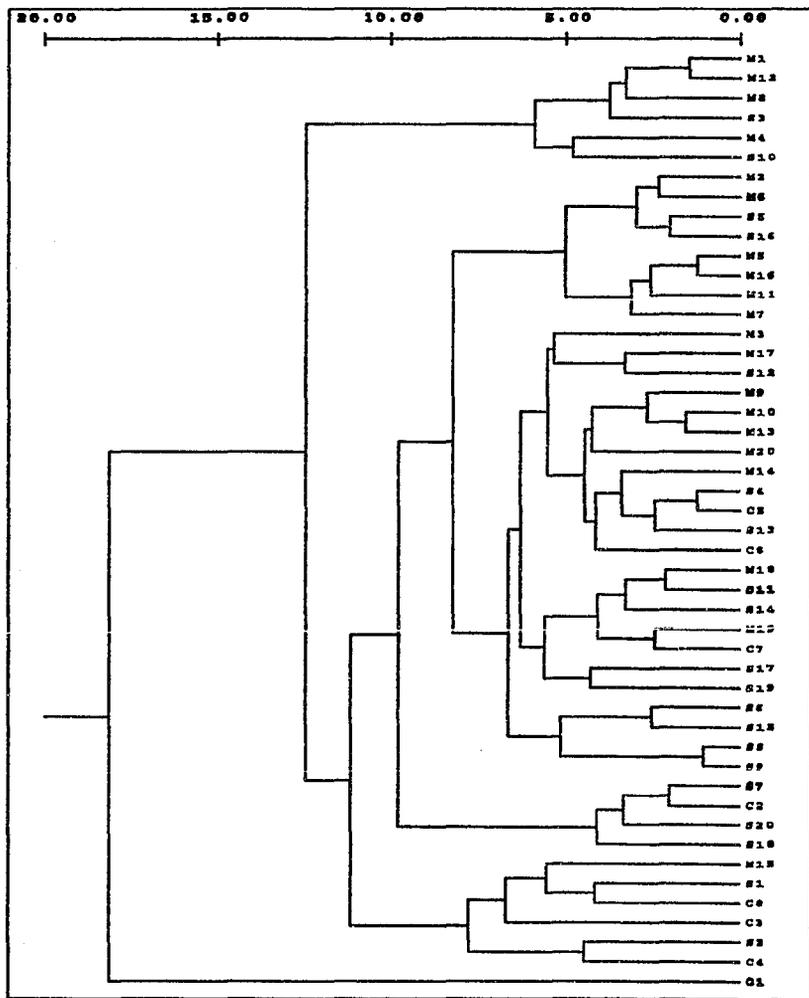


Figura No.17 Fenograma de similitud entre las tres poblaciones de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*

introducido de Cuernavaca y presenta las vainas mas largas y el mayor número de semillas de todos los individuos considerados en el análisis. En un segundo nivel, el fenograma agrupa a los individuos manejados M1, M12, M8 y M4 junto con los silvestres S3 y S10, diferenciándolos del resto de los individuos (ver Anexo No.3). Cabe hacer notar que estos dos individuos silvestres se encontraron con signos de intensa recolección por parte de los campesinos (Cuadro No.14).

Los grupos que se forman subsecuentemente permiten apreciar, en términos generales, dos grandes grupos. En la mitad superior del fenograma se puede observar un conjunto constituido por 17 individuos manejados (M1, M12, M8, M4, M2, M6, M5, M16, M11, M7, M3, M17, M9, M10, M13, M20 y M14) y 5 individuos silvestres (S3, S10, S5, S16 y S12), de los cuales 3 presentaron signos de recolección por parte de los campesinos (Cuadro No.14). Por otro lado, en la mitad inferior del fenograma se puede observar un conjunto constituido por 15 individuos silvestres (S4, S13, S11, S14, S17, S19, S6, S15, S8, S9, S7, S20, S18, S1 y S2), 3 individuos manejados (M18, M19 y M15) y la totalidad de los individuos cultivados. La mitad de los individuos cultivados se agrupa en el extremo inferior del fenograma (C1, C3, C4 y C8), los tres primeros son guajes "mansos", cuyas semillas provienen de individuos cultivados previamente y el individuo C8 es un individuo cultivado hace ocho años, cuyas semillas provienen de la población manejada. Los otros cuatro individuos cultivados provienen de poblaciones silvestres de Alcozauca y en el fenograma aparecen intercalados con la mayor parte de los individuos silvestres.

B) Análisis de Componentes Principales.

El Análisis de Componentes Principales permitió conocer aquellos caracteres que mas contribuyen a explicar la variabilidad de los individuos. En el Cuadro No.18 se muestra la matriz de Valores Característicos (Eigen Values), la cual permite apreciar que los primeros tres componentes principales explican casi el 75% de la variación que se presenta entre los individuos analizados de *Leucaena esculenta*.

En el Cuadro No.19 se muestra la matriz de Vectores Característicos (Eigen Vectors). En éste se puede observar que de los quince caracteres estudiados, nueve de ellos contribuyen mayormente a explicar la variabilidad dentro del primer componente principal. En orden de importancia, estos caracteres son: longitud del estípite de la vaina (carácter 9); ancho de las semillas (carácter 20); largo del intersepto (carácter 4); ancho de la vaina (carácter 7); longitud de la vaina (carácter 6); número de semillas abortadas (carácter 14); ancho del intersepto (carácter 5); número de semillas depredadas (carácter 15) y largo de las semillas (carácter 1). En el segundo componente principal, los caracteres que mas aportan a explicar la variabilidad son el espesor de la vaina (carácter 8) y el ancho del margen de la vaina (carácter 12). En el tercer componente principal, el carácter con mayor peso es el número de semillas (carácter 13). El espesor de la semilla (carácter 3), el número de interseptos o número de óvulos (carácter 10) y el grosor del septo medio (carácter 11), resultaron no ser relevantes para explicar la variabilidad.

CUADRO No.18 Matriz de Valores Característicos.

Componente Principal	Valores Eigen	%	% Acumulado
1	7.4678	49.79	49.79
2	2.1497	14.33	64.12
3	1.5186	10.12	74.24

CUADRO No. 19 Matriz de Vectores Característicos.

Caracteres	Componentes Principales		
	1	2	3
1	-0.7112	-0.0253	-0.0550
2	-0.8796	0.1277	0.1130
3	0.4840	-0.4270	0.5907
4	0.8725	0.2034	0.0178
5	-0.7324	0.4739	0.0953
6	0.7556	0.2305	0.4584
7	0.8426	-0.0503	-0.0698
8	-0.4757	0.7537	0.0227
9	0.8903	0.1901	-0.0516
10	-0.5289	0.5225	0.3243
11	-0.6743	0.1369	-0.1679
12	-0.4765	-0.7143	-0.0775
13	0.5670	0.2160	-0.6854
14	0.7340	0.3145	0.4028
15	0.7314	0.2777	-0.3936

Las figuras No.18 y 19 son gráficas bidimensionales con la proyección de las OTU (individuos) en los componentes principales I y II y I y III, respectivamente. En cada una de las gráficas, la distancia entre las posiciones que ocupan los individuos es una medida de su similitud; entre más cercanos, más similares y viceversa.

La figura No.18 representa el 64.12% de la variación total (suma de la variación que expresan los componentes principales I y II). En el plano horizontal, el primer componente separa dos grandes grupos de individuos, uno al lado derecho de la gráfica, con valores positivos, constituido por 16 individuos silvestres y la totalidad de los individuos cultivados. El segundo grupo, ubicado a la izquierda de la gráfica, con valores negativos, está constituido por la totalidad de los individuos de la población manejada y cuatro individuos silvestres (S1, S2, S3 y S4). En el plano vertical, el segundo componente principal ordena a los individuos de acuerdo con el espesor de la vaina y el ancho del margen de la vaina. En la parte superior, con valores positivos, se encuentran siete individuos de la población manejada (M1, M2, M3, M4, M5, M6 y M8), nueve individuos silvestres (S12, S13, S14, S15, S16, S17, S18, S19 y S20) y cuatro individuos cultivados (C1, C2, C5 y C6). En la parte inferior, con valores negativos, se encuentran los restantes individuos.

La gráfica de la figura No.19 representa el 60% de la variabilidad de los individuos estudiados. El plano horizontal separa los individuos de acuerdo con los valores de los caracteres con mayor peso en el primer componente principal. En el plano vertical, el tercer componente principal ordena a los individuos de acuerdo con el número de semillas. En la parte superior, con valores positivos, se encuentran doce individuos de la población manejada (M1, M2, M5, M6, M7, M8, M9, M10, M13, M16, M18 y M20), los ocho individuos cultivados y sólo un individuo silvestre (S20). El resto de los individuos se encuentran en la parte inferior de la gráfica, con valores negativos.

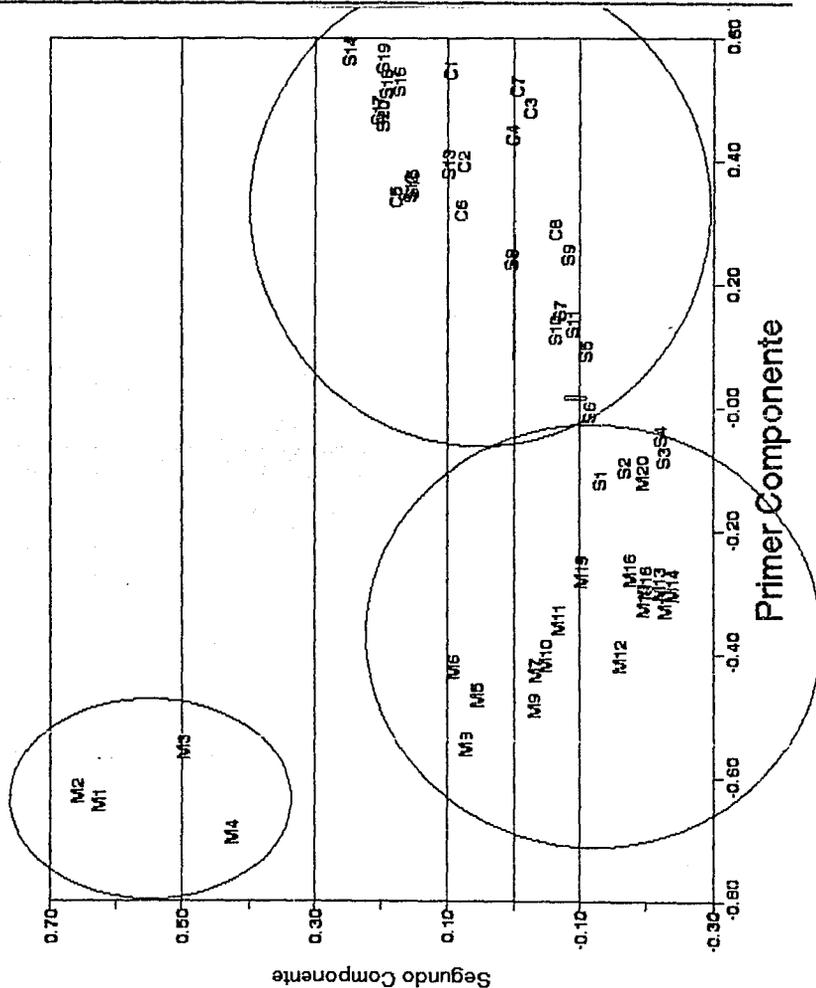
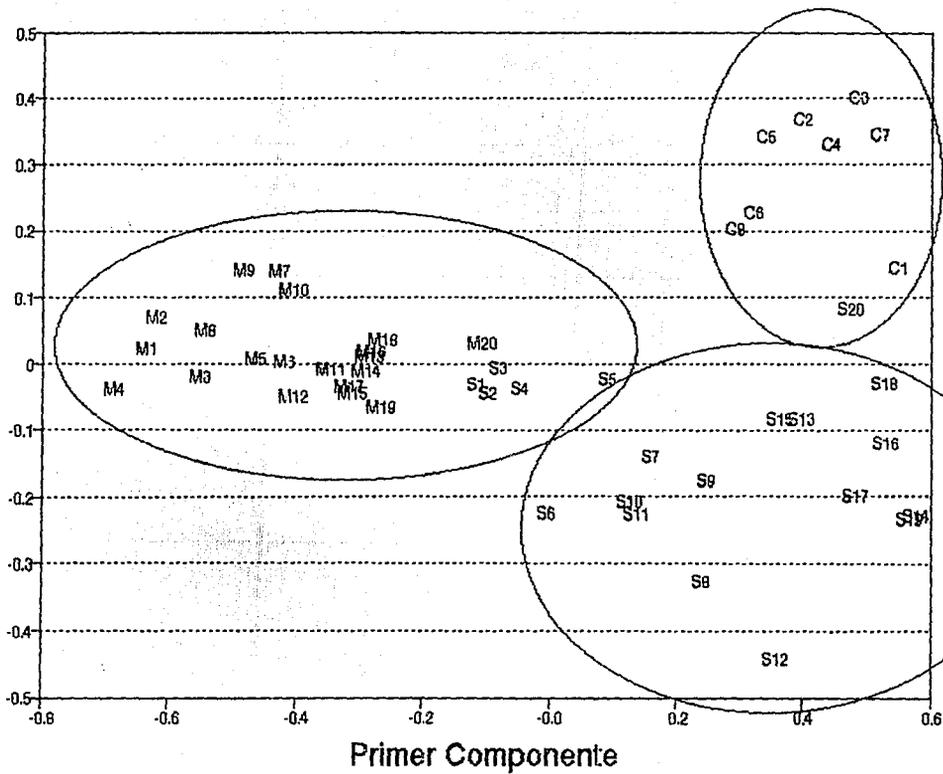


Figura No.18 Gráfica bidimensional: Primer y Segundo Componentes Principales.

Tercer Componente



Al analizar ambas figuras puede observarse que, de manera general, los tres componentes principales ordenan tres grandes grupos de individuos. El primero de ellos formado por los veinte individuos de la población manejada, junto con los individuos silvestres S1, S2, S3, S4 y S5; el segundo formado por la totalidad de los individuos cultivados y el individuo silvestre S20; y el tercero formado por los catorce individuos silvestres restantes.

Si se comparan los resultados del Análisis de Componentes Principales con los del Análisis de Agrupamiento, podrán apreciarse patrones similares en el agrupamiento de los individuos:

1) En ambos casos, los individuos de la población manejada se presentan como un grupo relativamente homogéneo e incluyen alrededor del 20% de los individuos silvestres, algunos de los cuales fueron observados en el campo con signos de recolección por parte de los campesinos. Estos individuos son una muestra de que los fenotipos que se seleccionan durante la tolerancia, se encuentran en las poblaciones silvestres, aunque con menor frecuencia. Ello sugiere que bajo esta forma de manejo de la población, la selección se ha dirigido a incrementar la frecuencia de estos fenotipos.

2) En el Análisis de Agrupamiento, la mitad de los individuos cultivados se encuentra más similar a los individuos silvestres y la otra mitad tiende a distinguirse como grupo. Este mismo patrón se observa al analizar los grupos que ordena el primer componente principal. Sin embargo, el tercer componente principal logra diferenciarlos como grupo, junto con el individuo silvestre S20, el cual también presenta signos de recolección en el campo (Cuadro No 14).

3) De acuerdo con los resultados de ambos métodos, la mayor parte de los individuos silvestres presentan una similitud entre sí. Ello permite decir que, en términos generales, la población silvestre tiene una identidad propia que la distingue de las otras dos poblaciones.

4) Los resultados de ambos análisis muestran que los individuos silvestres y cultivados tienen mayor similitud entre sí que con los individuos de la población manejada. Era de esperarse que la población cultivada tuviera mayor similitud con la población manejada que con la silvestre, pues en ellas actúa la selección artificial. Además, la población manejada y la cultivada se encuentran más próximas entre sí, y teóricamente tienen mayores posibilidades de entrecruzamiento, mientras que la cultivada y la silvestre se encuentran más distantes entre sí (aproximadamente 10 Km) y separadas por la población manejada.

Considerando que las plantas cultivadas generalmente se encuentran sometidas más intensamente a las presiones de la selección artificial, era de esperarse que el ordenamiento de los grupos ubicara en un extremo a los individuos cultivados y en una posición intermedia a los individuos de la población manejada. Sin embargo, los dos métodos hasta ahora discutidos arrojan resultados distintos. Es la población manejada la que se encuentra en el extremo diferente a la población silvestre y es la población cultivada la que ocupa una posición intermedia. Estos resultados parecen indicar que la selección artificial ha logrado mayores cambios en la población manejada que en la cultivada. Este resultado no es del todo sorprendente, pues mientras la población manejada tiene mayor importancia como fuente de recursos y la tolerancia selectiva en las parcelas agrícolas es un proceso muy antiguo, el cultivo de los guajes en los huertos y solares tiene relativamente poca importancia y la

mitad de los individuos cultivados estudiados constituyen apenas la primera generación bajo cultivo.

C) Análisis Discriminante.

De acuerdo con Kachigan (1986), el Análisis Discriminante puede ser utilizado para probar la diferencia entre varios grupos de objetos cuando se considera mas de una variable y cuando los elementos de dichos grupos no son controlados experimentalmente, sino que se encuentran como "grupos intactos".

Al analizar las poblaciones estudiadas mediante este método, se encontraron diferencias significativas entre las tres poblaciones (Cuadro No.20). En este cuadro, la primera función discriminante distingue a la población silvestre de la manejada y cultivada; mientras que la segunda función discriminante distingue a la población manejada de la silvestre. En ambos casos las diferencias son significativas. Estos resultados permiten corroborar y reforzar los que se obtuvieron con los métodos anteriores.

CUADRO No.20 Resultados del Análisis Discriminante.

Función Discriminante	Valor Característico	Porcentaje Relativo	Correlación Canónica
1	4.08213	73.25	0.89623
2	1.49056	26.75	0.77362

Funciones Derivadas	Lambda de Wilks	Chi Cuadrada	G. L.	Significancia
0	0.0790054	96.453084	30	.00000
1	0.4015157	34.675332	14	.00164

De acuerdo con el puntaje computado por la función discriminante, el Análisis Discriminante predice el ordenamiento de cada uno de los individuos en una de las tres poblaciones. El Cuadro No.21 presenta los resultados de esta parte del análisis. Como puede observarse, el 100% de los individuos de la población manejada y cultivada presentaron un puntaje que los ubica en su población correspondiente. Por otro lado, de los veinte individuos silvestres considerados en la muestra, tres presentaron un puntaje similar al de los individuos de la población manejada. La figura No. 20 muestra gráficamente la agrupación de los individuos de acuerdo con el puntaje definido por la primera y segunda función discriminantes. Pueden observarse claramente los tres grupos de individuos, correspondiendo con su población de origen.

CUADRO No.21 Clasificación de los individuos en grupos con base en el Análisis Discriminante.

Grupos Actuales	Grupos Predichos						TOTAL	
	1		2		3		No.	%
1	17	85	3	15	0	0	20	100
2	0	0	20	100	0	0	20	100
3	0	0	0	0	8	100	8	100

Estos resultados permiten confirmar que las poblaciones estudiadas constituyen grupos de individuos que mantienen diferencia importantes entre sí. También se logra identificar a un conjunto de individuos silvestres con atributos similares a los de la población manejada, lo que permite reforzar la idea de que en la población manejada, la selección artificial se ha dirigido a aumentar la frecuencia de estos fenotipos que de manera natural se encuentran en las poblaciones silvestres.

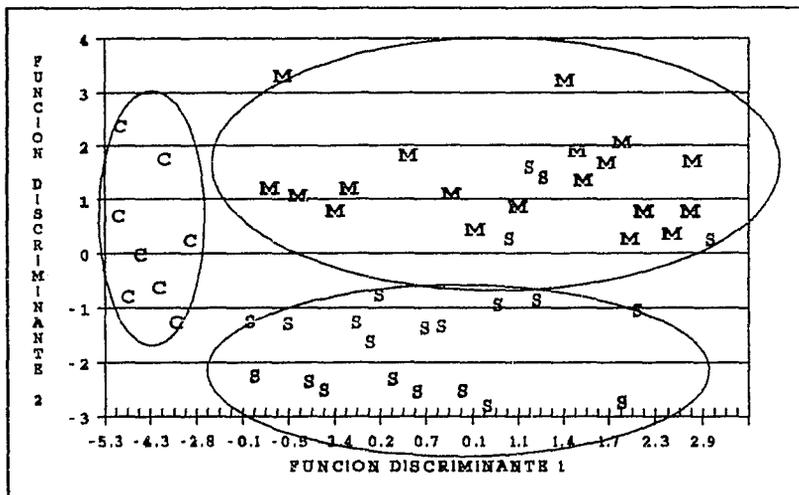


Figura No.20 Gráfica de valores discriminantes de los individuos de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*, con base en las funciones discriminantes 1 y 2

Finalmente, el Análisis Discriminante permite obtener una idea de la importancia relativa de los caracteres en la discriminación de los grupos. En el Cuadro No.22 se presentan los valores de la importancia relativa de cada uno de los caracteres, calculados a partir de elevar al cuadrado los valores estandarizados de los pesos relativos que les atribuye la función discriminante.

CUADRO No.22 Importancia relativa de los caracteres estudiados para la discriminación de las poblaciones.

Carácter	Valor Discriminante		Valor Discriminante	
	(b) Función 1	b2	(b) Función 2	b2
Largo de la Semilla	-0.94392	0.89	0.23150	0.05
Ancho de la Semilla	0.61594	0.38	1.38521	1.92
Espesor de la Semilla	0.22587	0.05	-0.19564	0.04
Largo del Intersepto	-0.21501	0.05	0.65797	0.43
Ancho del Intersepto	1.47044	2.16	0.10388	0.01
Largo de la Vaina	-0.36489	0.13	-2.21081	4.89
Ancho de la Vaina	-0.81176	0.66	0.14924	0.02
Espesor de la Vaina	-0.16997	0.03	-0.43848	0.19
Longitud del Estípite	-0.47228	0.22	0.43892	0.19
Número de Interseptos	-4.68732	21.97	0.87630	0.77
Grosor del Septo Medio	-0.41978	0.18	0.05944	0.004
Ancho del Margen de la Vaina	1.10423	1.22	-0.08743	0.01
Número de Semillas	4.77531	22.80	-0.11530	0.01
Número de Semillas Abortadas	2.62871	6.91	-0.19499	0.04
Número de Semillas Depred.	0.59983	0.36	0.07232	0.01

De acuerdo con estos resultados, el largo de las semillas, el ancho de los interseptos, el ancho de la vaina, el número de interseptos, el ancho del margen de la vaina, el número de semillas y el número de semillas abortadas, son caracteres que permiten diferenciar a la población silvestre de las otras dos. Por otro lado, el ancho de las semillas, la longitud de la vaina, la longitud del estípite y el número de interseptos, caracteres relacionados con la longitud de la vaina, permiten diferenciar a la población manejada de la cultivada. En el siguiente apartado se podrá apreciar con mayor detalle cómo se diferencian las poblaciones en cada uno de estos caracteres.

3. Métodos Univariados de Análisis de Varianza.

Al analizar por separado la varianza de cada uno de los caracteres entre poblaciones, se obtuvieron resultados de gran utilidad para entender la variabilidad de los guajes en relación con las formas de manejo. Cabe advertir que estos análisis univariados no permiten probar la hipótesis nula de que las poblaciones son iguales entre sí, la prueba de tal hipótesis se ha efectuado con los métodos multivariados discutidos anteriormente. Sin embargo, si se observa cada uno de ellos de manera independiente, se puede apreciar con mayor detalle su estado en cada una de las poblaciones, así como las tendencias que se sugieren en los análisis multivariados.

En el Cuadro No.23 se presentan los análisis de varianza para los caracteres relacionados con el tamaño de las semillas. Como se podrá apreciar, en los caracteres "Largo de las Semillas" y "Ancho de las Semillas" se muestran diferencias altamente significativas. En el Cuadro No.24 se pueden apreciar las pruebas de Tukey de la "Mínima Diferencia Significativa", las cuales permiten reconocer que existen diferencias significativas entre la población silvestre y la manejada, para estos caracteres, y que la población cultivada no es diferente a ninguna de las dos.

Es explicable que la población cultivada no presente diferencias con las poblaciones silvestre y manejada, ya que, como puede observarse en la Figura No.21, es muy amplio su intervalo de variabilidad en estos caracteres.

CUADRO No.23 Análisis de varianza para los caracteres relacionados con las dimensiones de las semillas (al 95% de confianza).

CARACTER	FUENTE DE VARIACION	SUMA DE CUADRADOS	G.L.	CUADRADOS MEDIOS	F	NIVEL DE SIGNIFICANCIA
1	Entre grupos	.1027191	2	.0513595	7.162	.0020
	Intra grupos	.3227108	45	.0071714		
	Total	.4254298	47			
2	Entre grupos	.1853517	2	.0926758	12.081	.0001
	Intra grupos	.3452176	45	.0076715		
	Total	.5305698	47			
3	Entre grupos	.0016206	2	8.1E-004	1.109	.3389
	Intra grupos	.0328910	45	7.31E-004		
	Total	.0345117	47			

De acuerdo con estos resultados, las poblaciones silvestres poseen semillas más pequeñas que las otras dos poblaciones y las poblaciones cultivadas presentan un amplio intervalo de variabilidad. Uno podría esperar que, debido a la selección por un tamaño de semillas más grande y debido al sistema reproductivo tan abierto que presentan los guajes, los individuos cultivados presentarían un promedio de tamaño superior a los de las otras poblaciones y una mayor homogeneidad. Sin embargo, esto no es así, y ello puede deberse en parte al origen tan diferente de los individuos cultivados y en parte también a que la historia de selección artificial es más larga en los individuos de la población manejada.

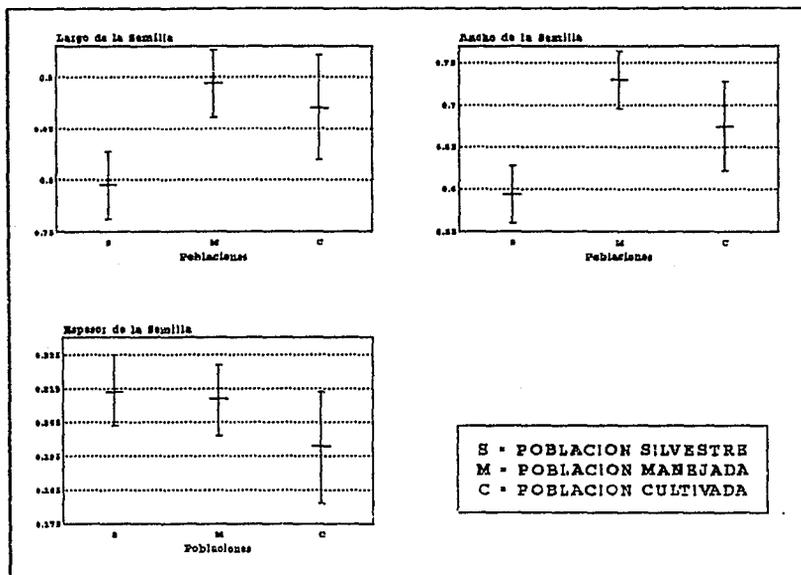


Figura No.21 Medias e Intervalos de Confianza (M.D.S.) para las variables relacionadas con el tamaño de las semillas.

En los cuadros No.25 y 26 se muestran los resultados del análisis de varianza y pruebas de Tukey para los caracteres relacionados con el tamaño de la vaina. En la figura No.22 se presentan las gráficas de medias e intervalos de confianza de la Mínima Diferencia Significativa de Tukey, para cada uno de ellos.

CUADRO No.24 Prueba de Tukey para los análisis de varianza efectuados sobre los caracteres relacionados con las dimensiones de las semillas.

CARACTER	POBLACION	PROMEDIO	ERROR ST. (INTERNO)	ERROR ST. (POOLED S)	INTERVALOS POR MEDIA M.D.S. DE TUKEY 95%
1	Silvestre	.7947000	.0193854	.0189359	.7622445 - .8271555
	Manejada	.8938500	.0171397	.0189359	.8613945 - .9263055
	Cultivada	.8700000	.0349172	.0299405	.8186833 - .9213167
	TOTAL	.8485625	.0122251	.0122231	.8276126 - .8695124
2	Silvestre	.5942000	.0193810	.0195810	.5606318 - .6277682
	Manejada	.7299500	.0163333	.0195851	.6963818 - .7635182
	Cultivada	.6747500	.0424907	.0309667	.6216740 - .7278260
	TOTAL	.6641875	.0126421	.0126421	.6425193 - .7278260
3	Silvestre	.2144500	.0067806	.0060453	.2040886 - .2248114
	Manejada	.2118000	.0046417	.0060453	.2014386 - .2221614
	Cultivada	.1978750	.0113648	.0095584	.1814921 - .2142579
	TOTAL	.2105833	.0039022	.0039022	.2038950 - .2172716

Los caracteres 15 ("Longitud Máxima de la Vaina") y 19 ("Espesor Máximo de la Vaina"), muestran diferencias significativas. En el primer caso, puede observarse una tendencia al aumento de tamaño. Las vainas más cortas se encuentran en la población silvestres y las más largas en la población cultivada, con diferencias significativas entre una y otra, mientras que en la población manejada el tamaño es intermedio. En cuanto al espesor de la vaina, la tendencia es a la inversa, siendo más gruesas las vainas silvestres, más planas las vainas cultivadas e intermedias las manejadas.

El ancho de la vaina no presenta diferencias significativas entre las poblaciones. En todos los casos se puede observar la heterogeneidad que en estos caracteres tiene la población cultivada.

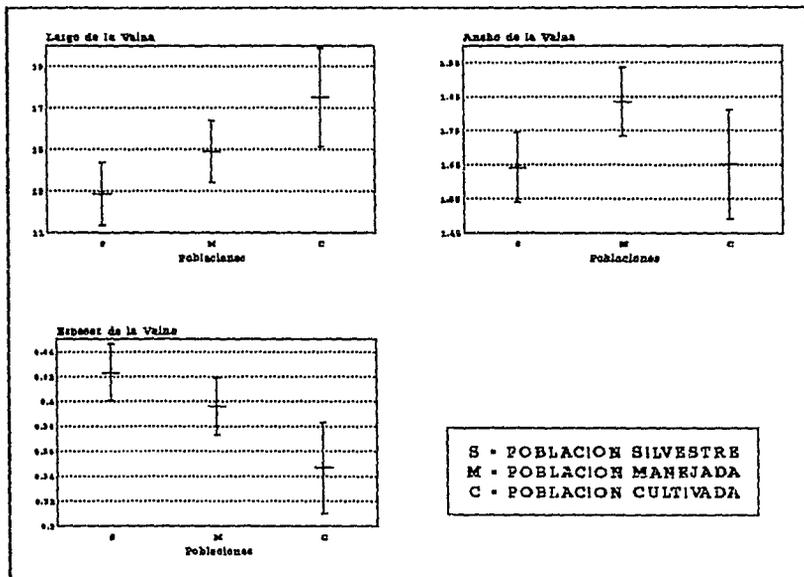


Figura No.22 Medias e Intervalos de Confianza (M.D.S.) en los caracteres relacionados con el tamaño de la vaina.

El tamaño de los interseptos es un rasgo que permite relacionar las dimensiones de las semillas y las vainas. En los cuadros No.27 y 28 se pueden observar los resultados del análisis de varianza y sus correspondientes pruebas de Tukey para las variables relacionadas con este rasgo. En la figura No.23 se presentan sus gráficas de medias y desviaciones estandar.

CUADRO No.25 Análisis de varianza para los caracteres relacionados con el tamaño de la vaina (95% de confianza).

CARACTER	FUENTE DE VARIACION	SUMA DE CUADRADOS	G.L.	CUADRADOS MEDIOS	F	NIVEL DE SIGNIFICANCIA
6	Entre grupos	127.75838	2	63.879192	4.216	.0210
	Intra grupos	681.90045	45	15.153343		
	TOTAL	809.65882	47			
7	Entre grupos	0.42228	2	.2111384	3.042	.0576
	Intra grupos	3.12294	45	.0693988		
	TOTAL	3.54522	47			
8	Entre grupos	0.03408	2	.0170395	4.774	.0132
	Intra grupos	0.16060	45	.0035690		
	TOTAL	0.19468	47			

CUADRO No.26 Pruebas de Tukey para los análisis de varianza efectuados sobre los caracteres relacionados con el tamaño de las vainas.

CARACTER	POBLACION	PROMEDIO	ERROR ST. (INTERNO)	ERROR ST. (POOLED)	INTERVALO POR MEDIA M.D.S. DE TUKEY 95%
6	Silvestre	12.875500	0.7796094	0.8704408	11.3836 - 14.3674
	Manejada	14.891150	0.6286159	0.8704408	
	Cultivada	17.498500	2.3175569	1.3762877	
	TOTAL	14.485854	0.5618671	0.5618671	
7	Silvestre	1.641600	0.0472227	0.0589062	1.5406 - 1.7426
	Manejada	1.834650	0.0635290	0.0589062	
	Cultivada	1.651875	0.1151006	0.0931388	
	TOTAL	1.723750	0.0380238	0.0380238	
8	Silvestre	0.423450	0.0155302	0.0133585	0.4006 - 0.4463
	Manejada	0.396000	0.0109256	0.0133585	
	Cultivada	0.346625	0.0205261	0.0211217	
	TOTAL	0.399208	0.0086229	0.0086229	

Aunque el ancho del intersepto no presenta diferencias significativas entre las poblaciones estudiadas, tanto el largo como la superficie de los interseptos son significativamente diferentes entre las poblaciones silvestre y cultivada, siendo de mayor tamaño en esta última, y con dimensiones intermedias en la población manejada. Esta tendencia es similar a la que se aprecia en los dos grupos de caracteres discutidos anteriormente. Quizás extrañe el hecho de que, siendo la longitud una variable con diferencias significativas en las semillas, no se corresponda con diferencias significativas en el ancho de la vaina. Sin embargo, esto se explica debido a que, dentro de la vaina, las semillas se disponen con un ángulo de inclinación y no completamente horizontales, de manera que el aumento de tamaño de la semilla afectará al largo, más que al ancho de la vaina.

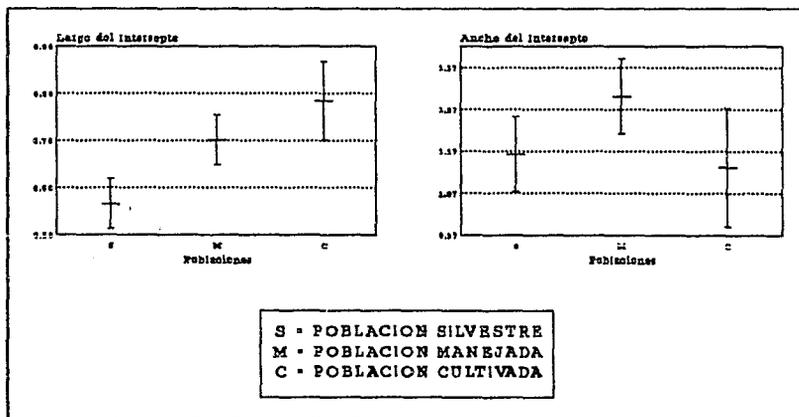


Figura No.23 Medias e Intervalos de Confianza (M.D.S.) en los caracteres relacionados con las dimensiones del intersepto.

El grosor del septo medio (carácter 11) no resultó relevante en el estudio de la variabilidad de los guajes (cuadros No.27 y 28 y figura No.24).

CUADRO No.27 Análisis de Varianza para los caracteres relacionados con el Tamaño de los Interseptos y Septo Medio de las Vainas.

CARACTER	FUENTE DE VARIACION	SUMA DE CUADRADOS	G.L.	CUADRADOS MEDIOS	F	NIVEL DE SIGNIFICANCIA
4	Entre grupos	0.336514	2	.1682570	8.763	.006
	Intra grupos	0.864033	45	.0192007		
	TOTAL	1.200547	47			
5	Entre grupos	0.260275	2	.1301374	2.408	.1015
	Intra grupos	2.432096	45	.0540466		
	TOTAL	2.692371	47			
11	Entre grupos	0.0083038	2	.0041519	2.123	.1315
	Intra grupos	0.0879902	45	.0019553		
	TOTAL	0.0962940	47			

CUADRO No.28 Pruebas de Tukey para los Análisis de Varianza efectuados sobre los caracteres relacionados con el Tamaño de los Interseptos y Septo Medio de las Vainas.

CARACTER	POBLACION	PROMEDIO	ERROR ST. (INTERNO)	ERROR ST. (POOLED)	INTERVALO POR MEDIA M.D.S. DE TUKEY 95%
4	Silvestre	0.645850	0.0289237	0.0309845	0.592744 - 0.698956
	Manejada	0.781850	0.0253845	0.0309845	0.728744 - 0.834956
	Cultivada	0.864625	0.0733434	0.0489907	0.780656 - 0.948594
	TOTAL	0.738979	0.0200004	0.0200004	0.704699 - 0.773259
5	Silvestre	1.163450	0.0442760	0.0519839	1.074351 - 1.252549
	Manejada	1.302050	0.0525158	0.0519839	1.212951 - 1.391149
	Cultivada	1.131625	0.1068336	0.0821938	0.990747 - 1.272503
	TOTAL	1.215896	0.0335555	0.0335555	1.158383 - 1.273409
11	Silvestre	0.147400	0.0065008	0.0098877	0.1304528 - 0.164347
	Manejada	0.160150	0.0133275	0.0098877	0.1432028 - 0.177097
	Cultivada	0.122125	0.0088991	0.0156339	0.0953291 - 0.148921
	TOTAL	0.148500	0.0063825	0.0063825	0.1375606 - 0.159439

La tendencia en la longitud del estípite de la vaina (carácter 9) es consistente con la que se presenta en la longitud de la vaina (ver cuadros No.29 y 30 y figura No.24).

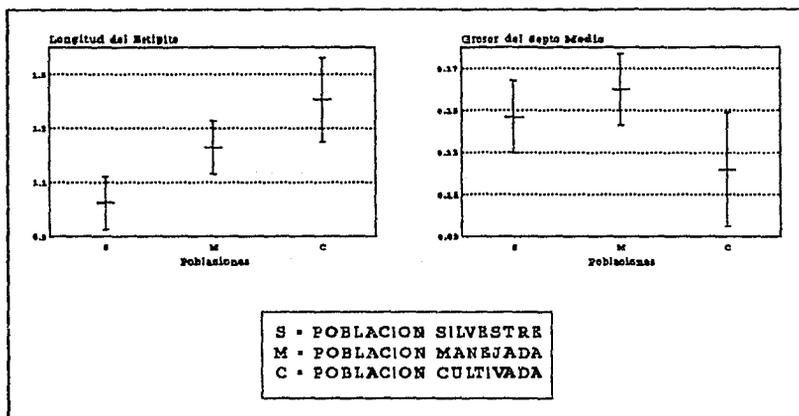


Figura No. 24 Medias e Intervalos de Confianza (M.D.S.) en los caracteres "Longitud del Estípite" y "Grosor del Septo Medio".

El carácter 12 ("Ancho del Margen de la Vaina") presenta diferencias altamente significativas entre la población cultivada y las otras dos (cuadros No.29 y 30), siendo mucho más angosta en las vainas de individuos cultivados (figura No.25). Este carácter es importante, pues puede estar relacionado con la facilidad para abrir las vainas cuando están inmaduras y puede tener, de esta manera, un significado relevante en el proceso de domesticación.

CUADRO No.29 Análisis de Varianza para la Longitud del Estípite y Ancho del Márgen de la Vaina (95% de Confianza).

CARACTER	FUENTE DE VARIACION	SUMA DE CUADRADOS	G.L.	CUADRADOS MEDIOS	F	NIVEL DE SIGNIFICANCIA
9	Entre grupos	0.9555361	2	0.4777681	7.324	0.0018
	Intra grupos	2.9355838	45	0.0652352		
	TOTAL	3.8911199	47			
12	Entre grupos	0.0704355	2	0.0352177	29.05	0.0000
	Intra grupos	0.0545544	45	0.0012123		
	TOTAL	0.1249899	47			

CUADRO No.30 Prueba de Tukey para el Análisis de Varianza de la Longitud del Estípite y Ancho del Márgen de la Vaina.

CARACTER	POBLACION	PROMEDIO	ERROR ST. (INTERNO)	ERROR ST. (POOLED)	INTERVALO POR MEDIA M.D.S. DE TUKEY 95%
9	Silvestre	1.022000	0.0544167	0.0571118	0.924112 - 1.119888
	Manejada	1.250100	0.0540465	0.0571118	
	Cultivada	1.406000	0.1118312	0.0903017	
	TOTAL	1.172708	0.0368655	0.0368655	
12	Silvestre	0.205350	0.0073521	0.0077856	0.192006 - 0.218694
	Manejadas	0.228500	0.0092140	0.0077856	
	Cultivada	0.118125	0.0055948	0.0123102	
	TOTAL	0.200458	0.0050256	0.0050256	

Los caracteres 10 ("Número de Interseptos" o número de óvulos), 13 ("Número de Semillas Presentes en la Vaina"), 14 ("Número de Semillas Abortadas") y 15 ("Número de Semillas Depredadas"), tienen relación directa con la cantidad y calidad de las partes comestibles de los guajes.

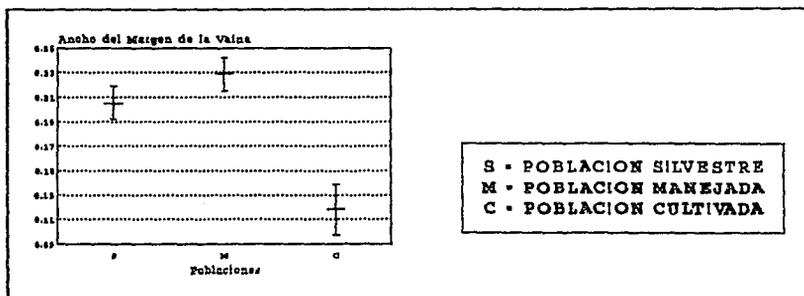


Figura No.25 Medias e Intervalos de Confianza (M.D.S.) en el carácter "Ancho del Margen de la Vaina".

En el carácter que se refiere al número de semillas depredadas por vaina, la población silvestre presenta un promedio de 3.9 semillas depredadas por vaina; la población manejada un promedio de 6.7 y la cultivada un promedio de 1.4 semillas depredadas por vaina. El depredador es un coleóptero de la familia Bruchidae, *Acanthoscelides aff. macrophthalmus*, el cual se encuentra frecuentemente dentro de las semillas de los guajes.

La marcada diferencia que se presenta en la vulnerabilidad a los depredadores sugiere a su vez, diferencias importantes en los mecanismos de protección. En este caso, las diferencias pueden deberse a la presencia de distintos compuestos secundarios, o a diferentes concentraciones de éstos.

El papel que juegan los compuestos secundarios en las plantas, para la defensa contra depredadores, ha sido ampliamente estudiado. En *Leucaena leucocephala* ha sido reportada la presencia de niveles importantes de taninos (Jones, 1979); fenoles y varios flavonoides desconocidos, responsables de mecanismos alelopáticos (Kuo *et al.*, 1982) y, desde luego, la mimosina, la cual ha sido estudiada por sus efectos alelopáticos (Kuo *et al.*, 1982) y por su acción pesticida. Al respecto, Ilag (1980 *cit. in* Pound &

Martínez, 1983) encontró entre 49 y 93% de mortalidad de áfidos sometidos a tratamientos con soluciones de 0.1-0.3% de mimosina, en contraste con una mortalidad de 45% en un testigo tratado con agua destilada.

Además de la mimosina, aún no está aclarado qué tipo de compuestos están presentes en *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*, cómo actúan en la defensa contra los depredadores y cuáles son sus mecanismos. No obstante, los resultados obtenidos en este estudio revelan la importancia de relacionar estos factores con la selección que efectúa el hombre. Como se ha señalado, los campesinos prefieren y seleccionan los guajes con sabor menos amargo. Este sabor está determinado por compuestos secundarios aún no reconocidos pero que, de acuerdo con los resultados obtenidos en este estudio, parecen tener alguna relación con aquellos responsables de la defensa contra los depredadores. Así, por ejemplo, entre la población silvestre y la manejada, existe una diferencia altamente significativa en el número de semillas depredadas. Esta diferencia indica que la población silvestre es más resistente a la acción de la plaga de brúquidos y que, al parecer, la mayor vulnerabilidad de la población sujeta a manejo, puede deberse a la selección que durante muchos años han ejercido los campesinos para eliminar los individuos "amargos" (hipotéticamente con mayor presencia de compuestos secundarios) y tolerar los individuos "dulces" (hipotéticamente con niveles más bajos de compuestos secundarios).

La tendencia, sin embargo, se revierte en el caso de los individuos cultivados, los cuales presentan el número más bajo de semillas depredadas. Siendo coherentes con el planteamiento anterior, debería esperarse justamente lo contrario; no obstante, el drástico abatimiento de la depredación en este caso puede

explicarse debido al control de plagas que practican los campesinos dentro de sus huertas.

En los cuadros No.31 y 32 y en la figura No.26 se muestran resultados que permiten reforzar las aseveraciones hechas al respecto. En éstos se muestran, además, los resultados de los análisis de varianza y prueba de Tukey para los otros tres caracteres. En la figura No.26 se presentan sus respectivas gráficas de medias e intervalos de confianza. Como puede apreciarse, para ninguno de los tres caracteres existen diferencias significativas entre las poblaciones estudiadas.

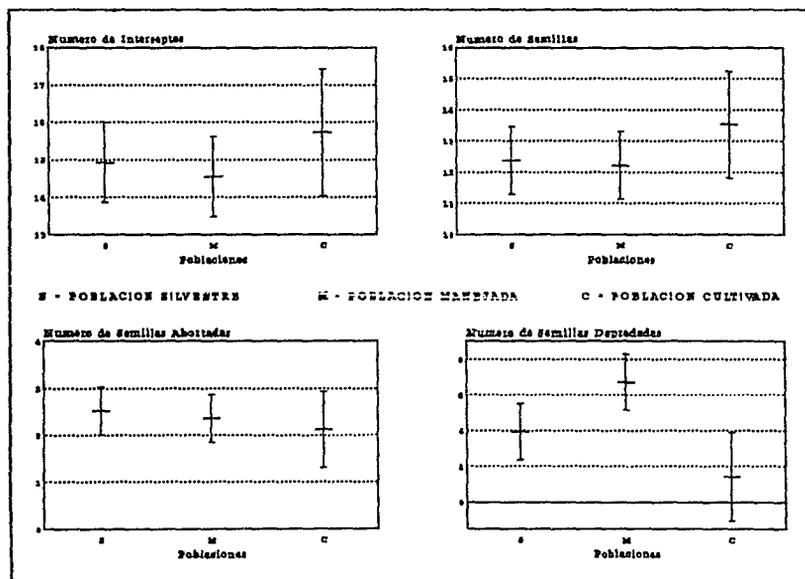


Figura No.26 Medias e Intervalos de Confianza (M.D.S.) en los caracteres relacionados con la disponibilidad de semillas.

CUADRO No.31 Análisis de Varianza para los caracteres "Número de Interseptos", "Número de Semillas", "Número de Semillas Abortadas" y "Número de Semillas Depredadas". (95% de Confianza).

CARACTER	FUENTE DE VARIACION	SUMA DE CUADRADOS	G.L.	CUADRADOS MEDIOS	F	NIVEL DE SIGNIFICANCIA
10	Entre grupos	8.00511	2	4.002557	0.517	0.6000
	Intra grupos	348.61691	45	7.747042		
	TOTAL	356.62202	47			
13	Entre grupos	10.47522	2	5.236260	0.662	0.5209
	Intra grupos	356.06813	45	7.912625		
	TOTAL	366.54065	47			
14	Entre grupos	0.93542	2	0.467709	0.261	0.7716
	Intra grupos	80.71046	45	1.793566		
	TOTAL	81.64588	47			
15	Entre grupos	179.47742	2	89.738712	5.337	0.0083
	Intra grupos	756.68018	45	16.815115		
	TOTAL	936.15761	47			

CUADRO No.32 Pruebas de Tukey para los Análisis de Varianza efectuados sobre los caracteres "Número de Interseptos", "Número de Semillas", "Número de Semillas Abortadas" y "Número de Semillas Depredadas".

CARACTER	POBLACION	PROMEDIO	ERROR ST. (INTERNO)	ERROR ST. (POOLED)	INTERVALO POR MEDIA M.D.S. DE TUKEY 95%
10	Silvestre	14.920000	0.6521866	0.6223762	13.85327 - 15.98673
	Manejada	14.542750	0.5188801	0.6223762	13.47602 - 15.60948
	Cultivada	15.725000	1.2296560	0.9840632	14.03835 - 17.41165
	TOTAL	14.896979	0.4017421	0.4017421	14.20841 - 15.58555
13	Silvestre	12.385000	0.6723985	0.6289923	11.30693 - 13.46307
	Manejada	12.212800	0.5625634	0.6289923	11.13473 - 13.29087
	Cultivada	13.534375	1.0690550	0.9945241	11.82979 - 15.23896
	TOTAL	12.504813	0.4060128	0.4060128	11.80892 - 13.20071
14	Silvestre	2.515000	0.3354710	0.2994633	2.00173 - 3.02827
	Manejada	2.355550	0.2136850	0.2994633	1.84228 - 2.86882
	Cultivada	2.115625	0.6064191	0.4734931	1.30407 - 2.92718
	TOTAL	2.382000	0.1933028	0.1933028	2.05069 - 2.71332
15	Silvestre	3.932500	1.015992	0.9169273	2.36092 - 5.50409
	Manejada	6.723800	0.9428872	0.9169273	5.15222 - 8.29539
	Cultivada	1.425000	0.6891377	1.4497850	-1.05990 - 3.90990
	TOTAL	4.677625	0.5918741	0.5918741	3.66317 - 5.69208

En el cuadro No.33 se presenta un resumen de los caracteres que presentaron diferencias significativas entre poblaciones, de acuerdo con los análisis de varianza. En este cuadro, los intervalos por media, definidos por la "Mínima Diferencia Significativa" (M.D.S.) de Tukey al 95% de confianza se señalan graficamente, con el símbolo (*).

CUADRO No.33 Caracteres que presentaron diferencias significativas en los Análisis de Varianza univariados.

VARIABLES	NIVEL DE SIGNIFICANCIA	POBLACIONES
1) "Largo de las Semillas"	0.0020	Silvestre * Manejada *
2) "Ancho de las Semillas"	0.0001	Cultivada ** Silvestre * Manejada *
4) "Largo del Intersepto"	0.0006	Cultivada ** Silvestre * Manejada *
6) "Longitud de la Vaina"	0.0210	Silvestre * Manejada ** Cultivada *
8) "Espesor de la Vaina"	0.0132	Silvestre * Manejada ** Cultivada *
9) "Longitud del estípote de la Vaina"	0.0018	Silvestre * Manejada * Cultivada *
12) "Ancho del Margen de la Vaina"	0.0000	Silvestre * Manejada * Cultivada **
15) "Número de Semillas Depredadas por Vaina"	0.0083	Silvestre ** Manejada * Cultivada *



VIII

DISCUSION

1. El proceso de domesticación en *Leucaena esculenta*.

Las investigaciones etnobotánicas permitieron reconocer que el principal uso de los guajes, entre los mixtecos de "la Montaña de Guerrero", es el de alimento humano y que las principales estructuras comestibles son las semillas. Pusieron en relieve también, que las características de las vainas y semillas, así como sus propiedades alimenticias, son determinantes en la clasificación tradicional de estas plantas.

Indican además, que la selección que realizan los campesinos se efectúa favoreciendo los individuos con vainas y semillas más grandes, sabor "dulce" y menos indigestas. Esta actitud selectiva se manifiesta aún durante la recolección, cuando los campesinos eligen selectivamente los individuos de los cuales se obtienen los mejores recursos comestibles. Al parecer, esta actitud selectiva durante la recolección, no determina cambios en la estructura fenotípica de las poblaciones silvestres. Se podría pensar que la recolección de frutos de sólo algunos fenotipos disminuyera la capacidad reproductiva de éstos, lo que implicaría que con el tiempo estos fenotipos tenderían a desaparecer. Sin embargo, la prueba de que esto no ocurre es que en la actualidad

se encuentran aún estos fenotipos dentro de las poblaciones silvestres.

Por el contrario, la selección artificial que se efectúa sobre las poblaciones manejada y cultivada, parece tener relevancia en la modificación de la estructura fenotípica de las poblaciones. En la población manejada, por ejemplo, la tolerancia selectiva de algunos individuos dentro de los campos de cultivo, parece favorecer la abundancia de algunos fenotipos y la escasez de otros, mediante su eliminación directa. Bajo el cultivo ocurre algo similar, aunque el procedimiento es un tanto distinto, pues en este caso se escogen las semillas de los fenotipos preferidos y se propagan en los sitios que elige el campesino.

Los análisis estadísticos de la variabilidad morfológica de los guajes, tomando como base las características fenotípicas que seleccionan los campesinos, permitieron evaluar con mayor detalle en qué grado llegan a expresarse los procesos selectivos en las poblaciones. El objetivo común de los métodos multivariados utilizados en el análisis, era conocer qué tan distintas son las poblaciones de guajes que se manejan de diferente manera, en los caracteres que se seleccionan.

Si las diferencias entre las poblaciones fueran muy marcadas, se podría esperar que el Análisis de Agrupamiento agrupara a los individuos, de acuerdo con sus similitudes y disimilitudes globales, en subconjuntos que correspondieran a las poblaciones de procedencia. En términos generales, puede decirse que ese patrón se presenta como una tendencia, pues la mayor parte de los individuos se agrupa de acuerdo con su población de origen. Sin embargo, en los subconjuntos formados se encuentran mezclados algunos individuos procedentes de las tres poblaciones. Esto significa que las poblaciones de guaje que se estudiaron nos son conjuntos discretos y homogéneos sino, por el contrario,

heterogéneos, y en cada uno de ellos existen individuos que comparten similitudes con individuos de los otros dos grupos.

El Análisis de Componentes Principales logra ordenar mas claramente a los grupos de acuerdo con las poblaciones reales. Tal resultado confirma que, no obstante su heterogeneidad, las poblaciones estudiadas poseen una identidad como grupo que permite distinguirlas una de otra. Los resultados del Análisis Discriminante refuerzan aún mas esta observación, pues demuestran que estas poblaciones son significativamente distintas.

Una de las preguntas que motivó la realización del presente trabajo era saber si la gran variabilidad de guajes que se observa en "la Montaña de Guerrero" es resultado unicamente de la diversidad ambiental que existe en la región o también se encuentran involucrados procesos culturales. Es una pregunta muy ambiciosa y para contestarla cabalmente se requieren aun mas investigaciones. Al nivel del conocimiento que se tiene hasta el momento, cabe preguntarse si las diferencias encontradas entre las poblaciones estudiadas se deben a los procesos de selección artificial o son sólo una expresión de las diferentes condiciones ambientales en las cuales se encuentran. Para responder a esta pregunta se necesitaría realizar experimentos bajo condiciones ambientales controladas. Sin embargo, debe hacerse notar que no obstante las diferencias ambientales, tanto en suelos como en cobertura vegetal, existen individuos similares en la población silvestre y la población manejada. Mas aún, de acuerdo con los resultados del Análisis de Agrupamientos y el Análisis de Componentes Principales, los individuos cultivados tienen una importante similitud con los individuos silvestre y unicamente se alejan de este patrón aquellos individuos cultivados en generaciones previas. Todo ello, no obstante las grandes diferencias ambientales que existen entre la población silvestre y los huertos y solares de los campesinos. Estas observaciones no

solo confirman que las poblaciones estudiadas son comparables, sino además sugieren que los procesos de selección artificial tienen una influencia significativa en la modificación de la estructura fenotípica de las poblaciones.

Considerando que el sistema reproductivo de los guajes, de acuerdo con Brewbaker (1983), se caracteriza por la auto-incompatibilidad y forzoso entrecruzamiento, cabría preguntarse si las similitudes entre los individuos de las diferentes poblaciones pudiera deberse a un intercambio de genes entre poblaciones. En Alcozauca, las tres poblaciones estudiadas se encuentran relativamente próximas entre sí. Tal "co-existencia", teóricamente hace posible un flujo constante de genes entre las poblaciones. Aunque las dimensiones de este flujo son aún desconocidas, es posible suponer que ocurra una influencia continúa de los genes silvestres hacia los guajes seleccionados, y viceversa. Para responder con precisión esta pregunta, es necesario hacer investigaciones que permitan conocer el radio espacial en el cual puede producirse el entrecruzamiento. No obstante, al analizar este tema, es necesario tomar en cuenta los resultados de la presente investigación. Si el flujo de genes fuera el factor determinante de la estructura fenotípica de las poblaciones, cabría esperar una mayor similitud entre la población manejada y los individuos cultivados, pues practicamente se encuentran contiguos en el espacio. Sin embargo, no sólo no son éstas las poblaciones mas similares, sino que la mayor similitud se encuentra entre los individuos silvestres y cultivados, cuyas poblaciones se encuentran mas distantes, aproximadamente 10 Km, y existen entre ellas la población manejada, un Bosque de Encino y uno de Encino-Pino en el cual no hay individuos del género *Leucaena*.

Por otro lado, si la selección artificial fuera la fuerza más dinámica para moldear la estructura fenotípica de las poblaciones, y si se considera que ésta se efectúa bajo los mismos patrones culturales, independientemente de la forma de manejo que se le da a las poblaciones, podría esperarse también una mayor similitud entre los individuos de la población manejada y los cultivados. Los análisis multivariados distinguen con mayor claridad a la población manejada como grupo, y aunque las otras dos también poseen su identidad, parecen ser más similares entre sí. Este resultado sugiere que la selección artificial ha intervenido más significativamente en la población manejada que en la cultivada. Ello no significa que la selección que se da bajo el cultivo sea irrelevante, esta selección existe de hecho, puede observarse como se realiza y los campesinos informan acerca de ella. Significa más bien que en la población manejada se encuentra expresada una historia de selección artificial más larga, pues como se recordará, la mitad de los individuos cultivados provienen directamente de las poblaciones silvestres y constituyen, por lo tanto, la primer generación cultivada de tales genotipos. Cabe hacer notar además, que el cultivo de guajes en Alcozauca no es tan importante como en otros sitios (por ejemplo, San Juan Ixcaquixtla, Puebla); de hecho, son relativamente pocos los individuos que se encuentran cultivados en los huertos y solares. Desde este punto de vista, la población manejada es la fuente más importante del recurso guaje, y la que representa mayor interés para el campesino.

Por otro lado, los métodos estadísticos aplicados permitieron conocer con mayor detalle cuáles son los caracteres más importantes para explicar la variabilidad entre los individuos y entre las poblaciones. Suponiendo que la selección artificial es el factor que influye más significativamente en la variación de tales caracteres, los resultados de esta parte del análisis indican cuáles caracteres tienen mayor relevancia en los procesos

selectivos. En términos generales, los resultados, parecen confirmar que la selección artificial sobre los guajes, está dirigida hacia un mayor tamaño de las semillas, hacia un mayor tamaño de las vainas y hacia un margen más angosto en las vainas. Esta última característica, como se ha mencionado, probablemente está relacionada con la facilidad para abrir las vainas cuando se encuentran inmaduras, durante la cosecha.

También puede sugerirse que, como consecuencia de la selección, existe una mayor vulnerabilidad a las plagas de brúquidos, lo cual, como se ha discutido anteriormente, probablemente tenga relación con la selección que los campesinos efectúan sobre el sabor "dulce" de los guajes.

La mayor relevancia de los resultados de este estudio es, quizás, haber encontrado grandes diferencias entre la población silvestre y la manejada. Los individuos de la población manejada, como se ha señalado, no han sido plantados en los sitios que ocupan sino, más bien, han sido tolerados selectivamente por los campesinos, a lo largo de siglos, durante la apertura de terrenos agrícolas y durante la extracción de leña. Durante este largo período, los campesinos han eliminado a los individuos no deseados y han dejado permanecer aquellos que les resultan favorables desde el punto de vista utilitario.

El área en la cual se encuentra esta población de guajes, es una franja agrícola, donde los campesinos, han cultivado maíz bajo sistemas agrícolas que incluyen ciclos de uso y descanso. Durante los períodos de descanso, los individuos de guaje que fueron tolerados tienen mayores posibilidades de establecer su descendencia en los terrenos en recuperación. De manera que cuando este proceso se proyecta en el tiempo, es de esperarse que la población esté constituida, predominantemente, por este tipo de individuos con rasgos favorables para los campesinos. Los

resultados de esta investigación indican que tal proceso tiene consecuencias a nivel poblacional.

Aunque la tolerancia selectiva se encuentra asociada a un manejo agrícola de la milpa, es importante insistir en que esta forma de manejo es diferente a aquella que se practica cuando se cultivan los guajes. En este último caso, el campesino selecciona semillas de los individuos que prefiere (silvestres o domesticados) y las siembra en un nuevo ambiente, creado y controlado por él. De los nuevos individuos obtiene, igualmente, nuevo material para seleccionar y cultivar, de la misma manera que lo hace para el maíz o el frijol, aunque en un proceso más lento, debido a que el ciclo de vida de los guajes es más largo que el de esas plantas.

Durante la tolerancia selectiva, el campesino simplemente deja permanecer los individuos que le interesan en los lugares perturbados. Tal forma de manejar a las poblaciones, determina cambios dirigidos hacia la preferencia humana y es, por lo tanto, una expresión de la domesticación, en la cual no están involucrados ciclos de cultivo y selección.

La selección que se manifiesta durante la recolección, cuando los campesinos eligen a los individuos con mejores atributos utilitarios, adquiere una gran trascendencia cuando se involucran formas de manejo de las poblaciones. En el caso estudiado, la selección que se ejerce tanto en el cultivo de los guajes como en el manejo bajo tolerancia selectiva de las poblaciones *in situ*, determinan cambios en la estructura de las poblaciones y una ruta evolutiva hacia rasgos favorables, desde el punto de vista cultural. Ambas formas de manejo son expresiones del proceso de domesticación que ocurre en la actualidad entre los guajes.

2. El proceso de domesticación y el origen de la agricultura en Mesoamérica.

En Mesoamérica, es conveniente analizar el origen de la agricultura en el contexto de la evolución del sistema agrícola de roza-tumba y quema, pues es el sistema agrícola que durante miles de años practicaron predominantemente los agricultores mesoamericanos y es, probablemente, el sistema agrícola más antiguo de la región.

Las evidencias arqueológicas que presenta Groube (1989) acerca de las talas y quemas intencionales que efectuaban los hombres de Nueva Guinea, hace alrededor de 30 000 años, para favorecer la disponibilidad de animales de caza y plantas comestibles, demuestran que la modificación humana de la naturaleza ocurría intensamente muchos miles de años antes de que el hombre comenzara a experimentar el cultivo de las plantas y antes de que se generalizara el manejo agrícola como base de la subsistencia.

Es posible que el sistema de roza-tumba y quema constituya una extensión de formas de perturbación intencional de los bosques, de manera similar a los que demuestra Groube (1989) en Nueva Guinea. En consecuencia, es probable que la agricultura en Mesoamérica sea resultado de la historia de manejar al bosque en esta forma.

En los trabajos arqueológicos del Valle de Tehuacán, Smith (1967) sostiene tres ideas muy interesantes al respecto:

- 1) "La agricultura, en cualquier forma, implica favorecer plantas útiles sobre plantas no útiles. El principal propósito de los primeros agricultores, entonces, fué fomentar ciertas plantas deseables de entre la flora local".

- 2) "Las formas más antiguas de cultivo entre la gente del área de Tehuacán, probablemente consistía únicamente en eliminar plantas indeseables en pequeños parches de terreno, con el fin de hacer habitáculos para algunas plantas deseables, crecidas a partir de plantar partes vegetativas... o semillas".

- 3) "El Mezquite y otras especies de árboles con vainas, la chupandilla, el nopal y otros cactus comestibles, así como muchas otras especies, eran dejados en estas áreas... De esta manera, la vegetación natural nunca era removida completamente, y después de que el terreno era abandonado, eventualmente volvería a ser utilizado".

En esta perspectiva, el ejemplo de los guajes muestra la posibilidad de que bajo formas de manejo basadas en la perturbación de ciertas áreas del bosque, el hombre pudiera estar incidiendo, continuamente, en la evolución de las poblaciones de algunas especies de plantas, de acuerdo con la propia dinámica de su cultura. Esta manera de incidir en la evolución de las plantas, en ambientes artificiales y bajo pautas marcadas por el interés antropocéntrico, es probablemente la ruta que permitió modificar las condiciones que obstaculizan el cultivo de especies silvestres. Es también, probablemente, la ruta que permitió desarrollar y perfeccionar la tecnología para un manejo intensivo de las poblaciones y comunidades vegetales. Y es, finalmente, la ruta que probablemente dió origen al cultivo de las plantas. Desde este punto de vista, la tolerancia selectiva que actualmente se observa en las poblaciones de guaje, pudiera no ser resultado del manejo agrícola para el maíz, sino la reminiscencia de una antigua forma de manejo de las poblaciones vegetales que dió origen al cultivo del maíz y de muchas otras especies de plantas.

Considerando lo anterior, la agricultura debe verse como resultado de una larga historia de experiencias humanas para domesticar a las plantas. Es resultado de una evolución en la forma de manejar las poblaciones de plantas. En este sentido, parece difícil generalizar una historia para el origen de la agricultura, pues la historia del manejo de las plantas que le antecede puede ser muy diferente en los diversos contextos culturales y ambientales que existen en el planeta. En el mismo sentido, la agricultura debe ser vista como resultado de una historia de selección. Cómo fue la selección antes de la agricultura, aún no lo sabemos, la arqueología todavía no ha encontrado suficientes evidencias para saberlo. Sin embargo, se puede suponer que esta historia selectiva previa, moldeó la materia prima genética para el desarrollo de la agricultura.

3. Perspectivas.

A) Propuestas para el estudio de la variabilidad de los guajes.

La amplia gama de posibilidades de uso para los guajes, así como los ejemplos de líneas de fitomejoramiento que se apuntan en el capítulo de etnobotánica, permiten ilustrar la idea de que es necesario conocer la diversidad de atributos contenidos en las diferentes especies y subespecies de *Leucaena*, así como la historia cultural de su uso y manejo, como una base para desarrollar sus potencialidades como recursos.

El presente estudio se ha referido a aspectos aún restringidos. Analiza la variabilidad de sólo unos cuantos caracteres de las vainas y semillas, de únicamente una subespecie y en un contexto espacial y cultural muy específico. Se encuentra todavía muy lejos del conocimiento de la diversidad biológica de *Leucaena esculenta* así como de las vastas experiencias

mesoamericanas de su uso y manejo. Y mas lejos aún de comprender los procesos evolutivos que ha determinado la larga historia de interacción hombre-guaje. Es tan sólo una pequeña contribución al conocimiento de un problema cuyo universo es sumamente complejo. Sin embargo, la mayor ventaja de un estudio tan restringido como el presente, es quizás apreciar las diferentes facetas que puede adoptar el manejo humano con respecto a los guajes, las posibles rutas en las cuales se dirige la selección y, sobre todo, poder vislumbrar un amplio conjunto de problemas que es necesario resolver para entender el papel que ha jugado el hombre en la evolución de estas plantas.

Las ideas que se presentan a continuación, tratan de resumir algunos de los problemas cruciales que aún es necesario resolver y propuestas para investigaciones futuras que intenten contribuir a resolverlos.

En general, debe destacarse la necesidad de realizar estudios sobre la variabilidad, usos y manejo de los diferentes taxa del género *Leucaena* pues la mayor parte de éstos han estado dirigidos hacia *Leucaena leucocephala* y existe aún un gran vacío de conocimientos sobre el resto de especies y subespecies. Este tipo de investigaciones de carácter etnobotánico y sistemático, no sólo permitirían un mayor entendimiento acerca de la domesticación de los guajes sino que además, permitirán ampliar el espectro de potencialidades de uso que actualmente se vislumbra para estas plantas. Asimismo, permitirían conocer los materiales biológicos factibles de emplear en diferentes líneas de fitomejoramiento.

Desde el punto de vista etnobotánico, el trabajo realizado permite hacer las siguientes reflexiones:

- i Los aspectos de nomenclatura y clasificación tradicional de las plantas entre los grupos étnicos, resultan cruciales para entender la posición que tienen los diferentes recursos vegetales en la cultura. Asimismo, estos aspectos muestran aquellos caracteres y atributos que destacan en la percepción de los campesinos y son, en este sentido, fundamentales para entender los móviles de la selección. La presente investigación logró reconocer algunos de los caracteres y atributos mas sobresalientes en la percepción de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* entre los campesinos mixtecos. Sin embargo, no logra aclarar el significado cultural de los distintos sistemas de clasificación que se presentan para los guajes. Por ello, los estudios de etnoclasificación aún deben profundizarse empleando métodos mas robustos. La información que sobre nomenclatura tradicional de *Leucaena esculenta sensu lato* se cuenta hasta el momento, debe ampliarse con investigaciones en otras áreas de México y con otras étnias que también utilizan estas plantas.
- ii En el mismo sentido, en este tipo de investigaciones los estudios del uso de las plantas deben orientarse de tal manera que logren poner en relieve los atributos que las diferentes culturas ponderan como mejores para la solución de los distintos problemas de la subsistencia.
- iii Resulta igualmente importante profundizar en el conocimiento de las formas tradicionales de manejo de las comunidades, poblaciones e individuos vegetales, tanto *in situ* como *ex situ*, así como documentar con detalle la manera en la cual se efectúa la selección humana en esas formas de manejo. El conocimiento de estos aspectos es fundamental no sólo para

entender los procesos de variación en las plantas sino además, para el desarrollo de nuevas formas de aprovechamiento, manejo y conservación de los recursos vegetales.

- iv La historia de los usos y formas de manejo de las plantas, permiten comprender los cambios en la dinámica de los procesos selectivos así como el contexto cultural que los moldea. Igualmente, permite entender el estado actual de la variabilidad de las plantas y de los procesos de variación que determina el hombre.

Desde este punto de vista, es de gran utilidad analizar desde la óptica de la etnobotánica, los resultados obtenidos en las investigaciones arqueológicas y etnohistóricas realizadas hasta el presente, pero además, es necesario vincular investigaciones etnobotánicas con las arqueológicas y etnohistóricas que se realizan actualmente y que se realizarán en el futuro.

En el caso de los guajes, por ejemplo, es recomendable re-analizar los resultados de Mac Neish (1967) y Smith (1967) para el Valle de Tehuacán, así como los de Flannery (1986) y Smith (1986) para Guilá Naquitz. Ante todo, es necesario precisar la identidad botánica de los restos arqueológicos y, posteriormente, evaluar la variabilidad morfológica contenida en tales restos y compararla con la existente en materiales actuales. Los métodos empleados en la presente investigación pueden ser utilizados para hacer estudios de este tipo.

Para mejorar y ampliar la información desde el punto de vista sistemático, se considera de utilidad tomar en cuenta las siguientes reflexiones:

v Es de fundamental importancia aclarar el papel de los procesos naturales de variación y distinguirlos de aquellos que resultan a partir de la selección humana. Para ello, es recomendable, en primer lugar, explorar la variabilidad de las plantas estudiadas en intervalos amplios de condiciones ambientales. Esta forma de exploración permitiría conocer la manera en la cual se expresan los fenotipos de diferentes caracteres, en distintas condiciones ambientales.

Además, es indispensable realizar experimentos que permitan controlar el componente ambiental que determina la variabilidad. En este sentido, sería de mucha utilidad efectuar experimentos de trasplantes recíprocos, propagando individuos de una población en poblaciones con ambientes distintos. En el mismo sentido, es conveniente propagar individuos de distintas poblaciones en condiciones ambientales homogéneas, controladas en invernaderos.

Tratándose de plantas perennes, estos experimentos podrían tener una duración de por lo menos cuatro años. Sin embargo, es posible obtener información a menor plazo si se consideran características de las plántulas correlacionables con las características que interesa analizar en individuos maduros.

vi Para observar con detalle las distintas formas de manejo de las plantas que interesan y para observar el efecto de estas formas de manejo en la variabilidad de las poblaciones, es recomendable elegir sitios de estudio restringidos, como en la presente investigación. Sin embargo, es necesario comparar las observaciones con las de otros sitios similares. Como se ha mencionado, en el caso de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta*, los resultados de esta investigación podrían compararse con los de otros sitios

donde las poblaciones silvestres y cultivadas presentan un mayor aislamiento reproductivo.

vii Conocer las características del sistema reproductivo de las plantas estudiadas, tiene un valor extraordinario. En esta investigación se consideraron las observaciones de Brewbaker (1983), quien encuentra que como características generales, el sistema reproductivo de estas plantas presenta una elevada autoincompatibilidad y cruzamiento forzoso. Sin embargo, es necesario aún corroborar tales observaciones y, además, evaluar el radio espacial en el cual se efectúa el cruzamiento de una planta con otra. Esta información es de gran importancia para conocer las características de las barreras reproductivas y para entender más acerca del flujo de los genes. Por el momento, este aspecto constituye una caja negra que no permite entender cabalmente los resultados de la presente investigación.

viii En este estudio se consideran únicamente aspectos morfológicos de vainas y semillas. Esta decisión se tomó como una forma de simplificar el problema, tomando como base el criterio de que sobre tales estructuras se efectúa directamente la selección que realizan los campesinos. Esto es así, porque en el sitio estudiado la selección humana está dirigida hacia obtener los mejores atributos de los guajes como plantas comestibles para el hombre.

Sin embargo, resultaría de gran utilidad considerar un espectro más amplio de caracteres morfológicos ya que, en primer lugar, permitiría conocer la correlación de un conjunto más amplio de rasgos y, de esta manera, ampliar las bases para el análisis de la variabilidad de materiales arqueológicos, de plántulas (en el caso de experimentos de trasplantes recíprocos y otros similares) y de individuos

maduros. En segundo lugar, permitiría conocer un espectro mas amplio de atributos para los trabajos de fitomejoramiento. En tercer lugar, porque bajo distintos contextos culturales, la selección humana puede estarse dirigiendo no sólo hacia los atributos comestibles para el hombre, sino a otros, tales como forraje, madera o leña. En estos casos, por ejemplo, los aspectos vegetativos tendrían mayor importancia que en el caso estudiado en esta tesis.

- ix De acuerdo con el procedimiento seguido en el presente estudio, para el diseño de futuros trabajos que busquen evaluar la variabilidad morfológica de vainas y semillas, es recomendable tomar como base vainas maduras, en las cuales no se haya producido la dehiscencia. Esta es la única condición que permite evaluar el número de semillas presentes en relación con el número de semillas abortadas, así como el número de semillas depredadas y la relación entre el tamaño de las semillas y los interseptos que ocupan. También es recomendable efectuar las evaluaciones sobre semillas maduras y secas, pues únicamente bajo esta condición es posible considerar que existe un estado uniforme de las semillas comparable entre las diferentes muestras.

Sin embargo, también es posible recomendar modificaciones al tamaño de las muestras a evaluar. En términos generales, se recomienda evaluar un mayor número de vainas y un menor número de las semillas contenidas en éstas, no todas las semillas, como se hizo en este estudio. Ello permitiría ampliar la representatividad de la muestra de vainas.

El número de estructuras a evaluar debe establecerse con criterios estadísticos sólidos y no depender del material disponible, como ocurrió en este estudio, por un error de

diseño. En un diseño mas adecuado, debe considerarse una estimación previa del número de vainas producidas por individuo asi como el número de semillas por vaina para elegir el tamaño de la muestra de ambas estructuras. Criterios similares deben adoptarse para estimar el tamaño adecuado de las muestras de otras estructuras de la planta.

- x El estudio estructural de las semillas asi como el comportamiento germinativo, son de gran utilidad para entender en qué medida ha afectado la selección humana las condiciones para el establecimiento de las plantas, de acuerdo con su manejo en distintos ambientes. Es recomendable experimentar con semillas de individuos de distintas poblaciones. Este tipo de experimentos no sólo ayudarían a entender el efecto de la selección humana en ambientes distintos sino además, permitirían reconocer materiales adecuados para utilizarse en programas de restauración en diferentes condiciones ambientales. Por ejemplo, en los estudios de Cervantes (en preparación) se encontró que las plántulas de individuos silvestres de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* tienen relativamente poco éxito durante el establecimiento en sitios de perturbación agrícola reciente y mayor éxito en parcelas agrícolas con mayor tiempo de abandono. En este caso, es recomendable experimentar con materiales de individuos que actualmente se encuentran establecidos en sitios perturbados, tales como los de las poblaciones manejadas y cultivadas que se incluyen en la presente investigación.
- xi Otro aspecto de gran relevancia, es el que se refiere al análisis de los compuestos secundarios presentes en los guajes y su relación con el sabor y digestibilidad como alimento humano, así como su relación con la resistencia a los depredadores. Los resultados de esta tesis sugieren que

la selección que han practicado los campesinos por sabores "dulces", puede estar relacionada con la mayor susceptibilidad al ataque de los brúquidos. es necesario conocer cuáles son los compuestos secundarios que determinan los sabores de los guajes y realizar experimentos para conocer el efecto de estos compuestos sobre los insectos.

La comparación del contenido de compuestos secundarios en individuos de las diferentes poblaciones, contribuiría de manera muy importante al entendimiento de la selección humana sobre tales caracteres. Pero además, permitiría indicar cuáles individuos poseen atributos recomendables para la resistencia a las plagas en programas de restauración, por ejemplo, y cuáles individuos son recomendables para la producción de alimentos humanos y forrajes para el ganado.

- xii El estudio ultraestructural de la vaina permitiría entender mas acerca de los mecanismos de dehiscencia. Los campesinos prefieren aquellos guajes que pueden abrirse con facilidad, en forma manual, cuando las vainas se encuentran aún inmaduras. Por otro lado, el ancho del margen de la vaina mostró diferencias significativas entre las poblaciones. Sin embargo, aún no se puede concluir nada acerca de la relación de este carácter con el atributo preferido por los campesinos.

- xiii Un aspecto de gran importancia, y que también se dejo de lado en el presente estudio, es el que se refiere a la productividad de los guajes, tanto a nivel de población como a nivel de individuo. Hacen falta estimaciones de la densidad de población asi como de la productividad de flores y vainas en los individuos.

Las podas, aparentemente no intencionadas, que efectúan los campesinos durante la cosecha de guajes, sugiere que es importante conocer el efecto del manejo en la productividad. Hasta el momento se ha analizado la productividad de la biomasa comestible unicamente a nivel de vaina y, de acuerdo con los resultados obtenidos, parece que este aspecto tiene relevancia en el proceso selectivo. En el mismo sentido, es necesario analizar si este proceso selectivo tiene alguna expresión a nivel de individuo o de población.

xiv También es necesario estudiar con detalle los aspectos del entrecruzamiento de *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* con otras subespecies del complejo *L. esculenta* y con otras especies del género *Leucaena*. Estos aspectos son cruciales para entender la unidad genética de la subespecie y para resolver los problemas que aún presentan los sistemas de clasificación. Pero además, este tipo de estudios permitiría entender como influyen los genes de otros taxa en la evolución de los guajes colorados, tanto desde el punto de vista natural como desde el punto de vista de la domesticación. Al mismo tiempo, esta información sería de gran utilidad para el diseño de programas de mejoramiento genético.

xv Hasta aquí, todos los comentarios se han referido a estudios de la variabilidad fenotípica dentro de las poblaciones. Estos estudios tienen gran importancia para conocer los mecanismos de la selección humana en las poblaciones de plantas. Sin embargo, para entender la domesticación como un proceso evolutivo, es indispensable referirse al análisis de estos procesos en la estructura genética de las poblaciones. Muchos estudios de genética de poblaciones se han dirigido a conocer la variación en algunas proteínas, como una forma de obtener una estimación de la variación en las secuencias de

ADN, partiendo del hecho de que tales cambios en las secuencias de ADN determinan, a su vez, cambios en las secuencias de aminoácidos en las proteínas. A las formas variantes de una enzima, las cuales resultan de estos cambios en las secuencias de ADN, se les conoce como *aloenzimas*. Es posible reconocer estas variaciones a partir de técnicas de electroforesis. Este tipo de estudios son indispensables para entender los procesos de domesticación.

B) La conservación de los recursos genéticos.

Siendo Mesoamérica uno de los principales centros de domesticación de plantas en el mundo, México posee una diversidad de recursos genéticos invaluable. Durante miles de años, los campesinos mexicanos han seleccionado y siguen seleccionando sobre varios cientos de especies de plantas, generando una incalculable variedad de formas, tamaños, sabores, texturas, adaptabilidad a condiciones ambientales, etc., en recursos vegetales que resultan estratégicos para el logro de la independencia nacional en la producción de alimentos, medicamentos y, en general, en materias primas para la industria.

Esta extraordinaria diversidad de recursos genéticos es, quizás, uno de los patrimonios más valiosos de nuestro pueblo y una de las piezas claves para el desarrollo del país. Su conservación y la expansión de sus potencialidades debería ser, en consecuencia, una prioridad para las instituciones de investigación y, desde luego, para las instituciones públicas relacionadas con los asuntos de los recursos naturales.

Los jardines botánicos, los bancos de críoconservación de semillas y las "Reservas de la Biósfera" con que cuenta México, son parte de la infraestructura para la conservación de este patrimonio. No es este el espacio para analizar la problemática

de esta infraestructura; sin embargo, lo que sí puede comentarse, es que resultan absolutamente insuficientes. La erosión genética en plantas cultivadas, es una realidad, debida al impulso de políticas incorrectas hacia la producción agrícola. La pérdida de variabilidad de muchas poblaciones de especies silvestres y la extinción de especies endémicas, como resultado de la destrucción de casi dos millones de hectáreas anuales de bosques y selvas, también son una realidad en el país. Como también lo es el saqueo sistemático de germoplasma que llevan a cabo los Estados Unidos, Japón, Alemania, Francia e Inglaterra, entre los más importantes.

Resulta paradójico que México sea importador de maíz, como también resulta paradójico que las mayores colecciones de germoplasma y las investigaciones para el mejoramiento genético de numerosas especies, para las cuales el país es centro de diversidad y de domesticación, se efectúen en el extranjero. Así, a pesar de que México es el principal centro de diversidad del género *Leucaena*, los principales centros de conservación de germoplasma y fitomejoramiento se encuentran en la Universidad de Hawaii y en el banco de germoplasma del Departamento de Agricultura de Georgia, en los Estados Unidos, así como en la Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization (CSIRO), en Australia y en el Oxford Forestry Institute (OFI), en Inglaterra. Este es sólo un pequeño ejemplo de tal paradoja.

Las colecciones de germoplasma y el mejoramiento genético hace tiempo que rebasan el ámbito del "interés científico" y de la "conservación del patrimonio de la humanidad" y han pasado al ámbito del dominio económico y político.

Urge, en México, el diseño de un programa nacional para la conservación de los recursos genéticos, cultivados y silvestres, que permita articular el trabajo que se realiza en las

instituciones de investigación así como el que se realiza en las instituciones públicas.

En el ámbito de la investigación, son muchas las áreas que pueden aportar a un proyecto de esta naturaleza. La Ecología, la Taxonomía, la Biosistemática, la Etnobotánica y la Genética, entre otras, tienen una responsabilidad especial para esclarecer la magnitud de los recursos, sus potencialidades y las condiciones para su conservación y desarrollo.

En este contexto, las investigaciones sobre los procesos de domesticación adquieren un sentido que rebasa el interés académico. El reconocimiento de la potencialidad de los recursos, la evaluación de la variabilidad que contiene cada uno de ellos, la documentación del uso y manejo de esta variabilidad y el estudio de las pautas evolutivas que modula la cultura humana sobre tales recursos son, sin duda, conocimientos básicos para la conservación de la diversidad genética que heredamos de los antiguos domesticadores de Mesoamérica.



IX

CONCLUSIONES

1. El principal uso de los guajes entre los campesinos indígenas es el de alimento humano.
2. La interacción campesinos-guajes incluye prácticas de recolección, cultivo y formas de manejo de las poblaciones *in situ*, entre las cuales destaca la tolerancia selectiva en los sitios de perturbación recurrente.
3. Los campesinos efectúan una selección artificial sobre aquellos caracteres que confieren a los guajes una mejor cualidad como recurso alimentario. Entre éstos destacan un mayor tamaño de vainas y semillas y sabor "dulce".
4. Los caracteres que se seleccionan para mejorar al recurso son considerados en los sistemas tradicionales de clasificación de los guajes.

5. Las poblaciones sujetas a distintas formas de manejo presentan diferencias significativas en los rasgos morfológicos seleccionados por los campesinos. Los resultados sugieren que la selección artificial es un factor determinante para explicar estas diferencias.
6. En la población manejada mediante tolerancia selectiva, la selección artificial actúa favoreciendo la presencia de los mejores fenotipos y la eliminación de otros. Esta acción se expresa en un aumento en la frecuencia de tales fenotipos dentro de la población.
7. Bajo condiciones de cultivo, los campesinos siembran semillas de los individuos tanto silvestres como cultivados que prefieren por sus atributos. Sin embargo, en Alcozauca, Gro., el cultivo de los guajes no es una práctica tan importante como en otros sitios de México.
8. De las tres poblaciones estudiadas, la población tolerada selectivamente presenta mayores diferencias en cuanto a los caracteres preferidos por los campesinos. Ello sugiere que en esta población la selección artificial actúa con mayor intensidad.
9. Los resultados muestran que la selección artificial interviene no sólo durante el cultivo, sino también en formas de manejo de las poblaciones *in situ*. Esto ejemplifica la manera en que pueden presentarse procesos de domesticación en formas de manejo distintas al cultivo.

10. El estudio del manejo de las plantas y su relación con los procesos de variación resultan fundamentales para entender la domesticación en el pasado y en el presente. Es además, una fuente de información valiosa para los programas de conservación de la biodiversidad y para el rescate de la cultura que desarrollaron miles de generaciones de domesticadores mesoamericanos.



HOAXIN

X

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ACUNA, R. (ed.). 1984 a *Relaciones Geográficas del Siglo XVI: Antequera*. Tomo primero. UNAM, México: 340 p.
- 1984 b *Relaciones Geográficas del Siglo XVI: Antequera*. Tomo segundo. UNAM, México: 337 p.
- 1985 a *Relaciones Geográficas del Siglo XVI: Tlaxcala*. Tomo segundo. UNAM, México: 350 p.
- 1985 b *Relaciones Geográficas del Siglo XVI: México*. Tomo primero. UNAM, México: 400 p.
- 1986 *Relaciones Geográficas del Siglo XVI: México*. Tomo segundo. UNAM, México: 316 p.
- ALCORN, J.B. 1980. Huastec non-crop resource management: implications for prehistoric rain forest management. Mecanografiado. Memorias de la Reunión de la Sociedad Botánica de América y la Canadian Botanical Association, Vancouver.
- 1984. *Huastec mayan Ethnobotany*. University of Texas Press. Texas, E.U.A.: 982 p.
- ALFEREZ, A.C. 1976. Management of Ipil-Ipil for forage. Documento presentado en la International Consultation on Ipil-Ipil research. Laguna, Filipinas.
- ANDERSON, E. 1952. *Plants, man and life*. Berkeley University of California Press. California, E.U.A.: 251 p.

- ARRIAGA, M.V. 1991. *Fenología de 12 especies de la Montaña de Guerrero, México: Elementos para su manejo en una comunidad campesina*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México: 95 p.
- BARRERA, A. 1981. La unidad de habitación tradicional campesina y el manejo de los recursos bióticos en el área maya yucatanense. *Biótica* 5 (3): 115-129.
- BARTH, F. 1975. Ritual and knowledge among the Baktman of New Guinea. New Haven, Conn.: Yale University Press. Cit. in: Groube, L. 1983. The taming of the rain forest: a model for late Pleistocene forest exploitation in New Guinea. In: Harris, D.R. y G.C. Hillman (eds.) *Foraging and farming. The evolution of plant exploitation*. Unwin Hyman, London: pp. 292-304.
- BRAIDWOOD, R.J. 1956. The Aegean and the Near East. Locust Valley, N.Y. Cit. in: Godelier, M. 1980. *Economía, fetichismo y religión en las sociedades primitivas*. Siglo Veintiuno Editores, S.A. México: 391 p.
- BRAIDWOOD, R.J. Y L. REED. 1957. The achievement and early consequences of food production: a consideration of the archeological and natural-historical evidence. Long Island Biological Association. Cit. in: Godelier, M. 1980. *Economía, fetichismo y religión en las sociedades primitivas*. Siglo Veintiuno Editores, S.A. México: 391 p.
- BREWBAKER, J. L. 1975. Giant Ipil-Ipil promising resource offertilizer, feed and energy for the Philippines. A.I.D. Agric. Seminar Series, U.S.A-A.I.D Manila, Filipinas.
- 1978. Guide to the Systematics of the genus *Leucaena* (Mimosaceae). Mimeografiado. CIAT. Colombia.
- 1982. Systematics, self incompatibility breeding systems and genetic improvement of *Leucaena* research in the Asian-Pacific region. Proc. of Workshop, IDRC. Ottawa, Canadá.
- 1984 a. Revision of the genus *Leucaena* (Mimosoideae: Leguminosae). Manuscrito preparado para su publicación en *Allertonia*.
- 1984 b. Nitrogen-fixing tree breeding. Manuscrito preparado para "Pollination '84", Symposium on pollination Biotechnology. University of Melbourne, Australia.

- BREWBAKER, J.L. Y S. KAYE. 1981. Mimosine variations in species of the genus *Leucaena*. *Leucaena Research Reports* 2: 66-68. Council for Agricultural Planning and Development. Taipei, Taiwan. *Cit. in*: Pound, B. y L. Martínez, 1983. *Leucaena: its cultivation and uses*. Overseas Development Administration. Londres, Inglaterra: 287 p.
- BREWBAKER, J.L. Y C.T. SORENSSON. 1989. *New tree crops from interspecific Leucaena hybrids*. Symposium "New Crops". Purdue University, Indiana, E.U.
- BREWBAKER, J.L., M.D. UPADHYA, Y. MARKINEN Y T.C. MAC DONALD. 1968. Isoenzyme polymorphism in flowering plants. III Gel electrophoretic methods and applications. *Physiologia plantarum* 21: 930-940.
- BYE, R. A. 1979. Incipient domestication of mustards in Northwest Mexico. *The Kiva* 44: 237-256.
- 1981. Quelites -ethnoecology of edible greens- past, present and future. *Journal of Ethnobiology* 1: 109-123.
- 1985. Botanical perspectives of Ethnobotany of the Greater Southwest. *Economic Botany* 39 (4): 375-386.
- BYERS, D.S. (ed.). 1967 *The Prehistory of the Tehuacan Valley*. Volume one: Environment and subsistence. University of Texas Press. Austin, Texas, E.U.A.: 331 p.
- CABALLERO, N.J. 1984. Recursos comestibles potenciales. In Reyna, T.T. (ed.). *Seminario sobre la alimentación en México*. Instituto de Geografía, UNAM, México: pp. 114-125.
- CABRERA, L. 1975. *Diccionario de aztequismos*. Editorial Oasis. México: 82 p.
- CALLEN, E.O. 1967. Analysis of the Tehuacan coprolites. In: Byers, D.S. *The prehistory of the Tehuacan Valley*. Volume One: Environment and Subsistence. University of Texas Press. Austin, Texas, E.U.A.: pp. 261-289.
- CAMP, W.H. Y C.L. GILLY. 1943. The structure and origin of species. *Brittonia* 4: 325-358.
- CASAS, F.A., J.L. VIVEROS, E. KATZ Y J. CABALLERO. 1987. Las plantas en la alimentación mixteca: una aproximación etnobotánica. *América indígena* 47 (2) 317-343.
- CERVANTES, V. (En preparación). *Germinación de leguminosas arbóreas y arbustivas en condiciones de vivero*.

- CLAVIJERO, F.J. 1987 *Historia Antigua de México*. Editorial Porrúa. México: 220 p.
- COLUNGA, G.M.P. 1984. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío guanajuatense. Tesis de Maestría en Ciencias, Colegio de Posgraduados, Chapingo, México: 204 p.
- CHILDE, V.G. 1954. *Los orígenes de la civilización*. Fondo de Cultura Económica, México: 345 p.
- DARWIN, CH. 1979. *El origen de las especies. Por medio de la selección natural*. Editorial Diana. México: 503 p.
- DAVIS, T. Y R.A. BYE. 1982. Ethnobotany and progressive domestication of *Jaltomata* (Solanaceae) in Mexico and Central America. *Economic Botany* 36 (2): 225-241.
- DE CANDOLLE, A. 1866. Origin of cultivated plants. Hafner Publishing Co. New York 468 p. *Cit in*: Williams, D.E. 1985 *Tres arvenses solanáceas comestibles y su proceso de domesticación en el estado de Tlaxcala, México*. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados. Chapingo, México. México: 173 p.
- DE LA CRUZ, M. (1552), 1964. *Libellus de Medicinalibus Indorum Herbis*. Instituto Mexicano del Seguro Social, México: 394 p.
- DELGADO, S.A. 1988. Otra interpretación en torno a la domesticación de *Phaseolus*. *In*: Manzanilla, L. (ed.) *Coloquio V. Gordon Childe. Estudios sobre las revoluciones neolítica y urbana*. Instituto de Investigaciones Antropológicas, UNAM. México: pp. 167-174.
- DEL PASO Y TRONCOSO, F. 1905. Papeles de Nueva España. Establecimiento tipográfico "Sucesores de Rivadeneyra", Segunda serie, Geografía y Estadística, t. IV. *Cit. in*: Acuña, R. (ed.). 1984 *Relaciones Geográficas del Siglo XVI: Antequera*. Tomo segundo. UNAM, México: 337 p.
- DE WET, J.M.J Y J.R. HARLAN. 1975. Weeds and domesticates: evolution in the man-made habitat. *Economic Botany* 29: 99-107.
- ELIAS, T. 1981. Mimosoideae. *In*: Polhill, R. y P. Raven, *Advances in Legume Systematics*. Kew. Vol. 1, pp. 143-151.
- EZCURRA, E. 1990. *Programa Orden*. Versión 1.3.
- FERNALD, M. 1940. Some spermatophytes of eastern North America. *Rhodora* 42: 239-246.

- FLANNERY, K.V. (ed.). 1986 a. *Guilá Naqitz*. Academic Press. Nueva York E.U.A.: 538 p.
- 1986 b. The research problem. In: Flannery, K.V. (ed.). *Guilá Naqitz*. Capítulo 1 Academic Press. Nueva York, E.U.A.: pp. 3-18.
- 1986 c. The quantification of subsistence data: an introduction to part V. In: Flannery, K.V. (ed.). *Guilá Naqitz*. Capítulo 17. Academic Press. Nueva York, E.U.A.: pp. 249-253.
- 1986 d. Wild food resources of the Mitla Caves: productivity, seasonality, and annual variation. In: Flannery, K.V. (ed.). *Guilá Naqitz*. Capítulo 18. Academic Press. Nueva York, E.U.A.: pp. 255-264.
- 1986 e. Food procurement area and preceramic diet at Guilá Naqitz. In: Flannery, K.V. (ed.). *Guilá Naqitz*. Capítulo 24. Academic Press. Nueva York, E.U.A.: pp. 303-317.
- GALARZA, J. 1972. *Lienzos de Chiepetlán*. Mission Archeologique et ethnologique Francaise au Mexique. México: 505 p.
- GIBBS, R.D. 1974. Chemotaxonomy of flowering plants. Vol. I-IV. Mc Gill Queens University Press. Montreal and London. cit. in Smolenski, S.J.; A.D. Kinghorn y M.F. Balandrin. 1981. Toxic constituents of legume forage plants. *Económic Botany*. 35(3) pp. 321-355.
- GODELIER, M. 1980. *Economía, fetichismo y religión en las sociedades primitivas*. Siglo Veintiuno Editores, S.A. México: 391 p.
- GONZALEZ, V., J.L. BREWBAKER Y E. HAMILL. 1967. *Leucaena* cytogenetics in relation to the breeding of low mimosine lines. *Crop Science* 7: 140-143.
- GRIME, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons. Londres, Inglaterra: 291 p.
- GROUBE, L. 1989. The taming of the rain forest: a model for late Pleistocene forest exploitation in New Guinea. In: Harris, D.R. y G.C. Hillman. (eds.). *Foraging and farming. The evolution of plant exploitation*. Unwin Hyman. Londres, Inglaterra: pp. 292-304.
- GUINET, P. 1966. Les caractères de pollen du *Leucaena*. *Pollen et spores* 8 (1): 37-48.

- 1981. Mimosoideae: the characters of their pollen grains. In: Polhill, R. y P. Raven, *Advances in Legume Systematics*. Kew. Vol. 2, pp. 835-855.
- HALLAM, S.J. 1989. Plant usage and management in Southwest Australian aboriginal societies. In: Harris, D.R. y G.C. Hillman. (Eds.). *Foraging and farming. The evolution of plant exploitation*. Unwin Hyman, Londres, Inglaterra: pp. 292-304.
- HARLAN, J.R. 1971. Agricultural origins: centers and noncenters. *Science* 174: 468-474.
- 1975. *Crops and man*. Foundation for modern crops science series. American Society of Agronomy. Madison, Wisconsin, E.U.A.: 295 p.
- HARLAN, J.R., J.M.J. DE WET Y E.G. PRICE. 1973. Comparative evolution of cereals. *Evolution* 27, 311-325.
- HARLAN, J.R. Y D. ZOHARY. 1966. Distribution of wild wheats and barleys. *Science* 153: 1,074-1,080.
- HARPER, J.L. 1967. A darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology* 55: 247-270.
- HARRIS, D.R. Y G.C.HILLMAN. (eds.). 1989. *Foraging and farming. The evolution of plant exploitation*. Unwin Hyman. Londres, Inglaterra: 733 p.
- HAWKES, J.G. 1963. *A revision of the tuber-bearing Solanum*. Scottish Plant Breed. Sta. Rec. 2a. ed. 125p.
- 1969. The ecological background of plant domestication. In: Ucko, P.J. y G.W. Dimbley (eds.) *The domestication and exploitation of plants and animals*. G. Duckworth & Co. Londres, Inglaterra.
- 1983. *The diversity of crop plants*. Harvard University Press. Cambridge, Mass. E.U.A.: 184 p.
- HEISER, CH. B. 1969. Some considerations of early plant domestication. *Bioscience* 19 (3): 228-231.
- HERNANDEZ, F. 1943. *Historia natural de Nueva España*. Obras completas, Tomo II. UNAM. México: 563 p.
- 1984. *Comentarios a la obra de Francisco Hernández*. Obras completas, Tomo VII. UNAM. México: 376 p.

- HERNANDEZ-X., E. 1970. *Exploración etnobotánica y su metodología*. Colegio de Postgraduados de la Escuela Nacional de Agricultura, SAG, Chapingo, México. México: 69 p.
- 1985 a. Consumo humano de maíz y el aprovechamiento de tipos con alto valor nutritivo. In: Hernández-X., E. *Xolocotzia*. Tomo II. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. México: pp. 761-766.
- 1985 b. *Biología agrícola*. CECSA. Consejo Nacional para la Enseñanza de la Biología, A.C. México: 62 p.
- HERNANDEZ-X., E Y R.O. PACZKA. 1985. Variación en maíz y cambios socioeconómicos en Chiapas, México, 1946-1971. In: Hernández-X., E. *Xolocotzia*. Tomo II. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. México: pp. 759-760.
- HOUSTON, M.S. 1983. *The Paleoethnobotany of Oaxaca, Mexico*. Tesis Doctoral. Department of Anthropology, University of North Carolina. Carolina del Norte, E.U.A.: 325 p.
- HILLMAN, G.C. 1989. Late Palaeolithic plant foods from Wadi Kubbaniya in upper Egypt: dietary diversity, infant weaning, and seasonality in a riverine environment. In: Harris, D.R. y G.C. Hillman. (eds.). *Foraging and farming. The evolution of plant exploitation*. Unwin Hyman. Londres, Inglaterra: pp. 207-239.
- HUTTON, E.M. 1985. Problems in breeding low-mimosine types in the genus *Leucaena*. *Tropical Agriculture*. 62(4) pp. 329-333.
- JOHNSON, C.D. 1983. *Ecosystematics of Acanthoscelides (Coleoptera: Bruchidae) of southern Mexico and Central America*. Entomological Society of America: 248 p.
- JONES, R.J., G.C. BLUNT Y J.H.G. HOLMES. 1976. Cattle grazing *Leucaena* pastures. *Tropical Grasslands* 10 (2): 111-116.
- JONES, R.J. Y R.M. JONES. 1979. Agronomy of *Leucaena leucocephala*. CSIRO. Information Service Sheet No. 41-1
- KAPLAN, L., T.F. LYNCH Y C.E. SMITH. 1973. Early cultivated beans (*Phaseolus vulgaris*) from an intermontane peruvian valley. *Science* 179: 76-77.

- KUO, Y.L., C.H. CHOU Y T.W. HU. 1982. Allelopathic potential of *Leucaena leucocephala*. *Leucaena Research Reports* 3: 65. Council for Agricultural Planning and Development. Taipei, Taiwan. Cit. in: Pound, B. y L. Martínez. 1983. *Leucaena: its cultivation and uses*. Overseas Development Administration. Londres, Inglaterra: 287 p.
- LADIZINSKY, G. 1989. Origin and domestication of the Southwest Asian grain legumes. In: Harris, D.R. y G.C. Hillman. (eds.). *Foraging and farming. The evolution of plant exploitation*. Unwin Hyman. Londres, Inglaterra: pp. 292-304.
- LANDA, R. 1989. *Análisis de vegetación para determinar efecto de reforestación en una Selva Baja Caducifolia, Alcozauca, Gro.* Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México: 204 p.
- LEAKY, R.E. 1982. *El origen del hombre*. CONACYT. México: 284 p.
- MAC NEISH, R.S. 1958. *Preliminary Archaeological investigations in the Sierra de Tamaulipas, México*. American Philosophical Society, Transactions, Philadelphia. n.s., vol. 48, parte 6
- 1964. The origins of american agriculture. *Antiquity* 39: 87-94.
- 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, Texas, Estados Unidos. Capítulo 15: pp. 290-310.
- 1964. The food gathering and incipient agriculture stage of prehistoric Middle America. In: Wauchope, R. (ed.). *Handbook of Middle American Indians*. pp. 413-426.
- MANGELSDORF, P.C. R.S. MAC NEISH Y W.C. GALLINAT. 1967. Prehistoric maize, teosinte, and *Tripsacum* from Tamaulipas, Mexico. *Bot. Mus. Leaflets, Harvard University* 22 (2): 33-63.
- MAPES, S.C. Y R. BYE. 1990. La diferenciación del "quintonil" de la Sierra Norte de Puebla, México: proceso de domesticación de un "quelite" (*Amaranthus* spp.). Ponencia al XI Congreso Mexicano de Botánica. Programas y resúmenes del XI Congreso Mexicano de Botánica, Oaxtepec, Méx.: p. 232.
- MARX, K., 1978. *Elementos fundamentales para la crítica de la Economía Política (Grundrisse) 1857-1858*. Siglo Veintiuno Editores, S.A. México: 3 tomos.

- MERA, O. L.M. 1987. Estudio comparativo del proceso de cultivo de la arvense *Physalis chenopodiifolia* Lamarck y *Physalis philadelphica* var. *philadelphica* cultivar RENDIDOR. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Posgraduados, Chapingo, Méx. México: 116 p.
- MORGAN, L.H. Sin fecha. *La sociedad primitiva*. Cuadernos culturales No.2 Ediciones Librerías Salvador Allende, S.A. México: 559 p.
- MUNNS, D.N. Y R.L. FOX. 1977. Comparative lime requirements of tropical and temperate legumes. *Plant and Soil* 46:533-548.
- MURAKOSHI, I., F. IKEGAMI, Y. HINIMA Y Y. HANMA. 1984. Purification and characterization of L-mimosinesynthase from *Leucaena leucocephala*. *Phytochemistry* 23 (9): 1905-1908.
- PALOMINO, G., G. ROMO Y S. ZARATE. (En preparación). *Cytological studies on some taxa in Leucaena Benth. (Leguminosae)*.
- PAN, F.J. 1985. *Systematics and genetics of the Leucaena diversifolia* complex. Tesis Doctoral. University of Hawaii. Honolulu, Hawaii, E.U.A.: 244 p.
- PANTASTICO, J.B. Y J.P. BALDIA. 1980. Ipil-ipil leaf meal as supplemental feed for *Tilapia nilotica* in cages. *Fish Research Journal, Philippines*, 5(2): 63-68. Cit. in: Pound, B. y L. Martínez, 1983. *Leucaena: its cultivation and uses*. Overseas Development Administration. Londres, Inglaterra: 287 p.
- PEARSALL, D.M. 1989. Adaptation of prehistoric hunter-gatherers to the high Andes: the changing role of plant resources. In: Harris, D.R. y G.C. Hillman. (eds.). *Foraging and farming. The evolution of plant exploitation*. Unwin Hyman. Londres, Inglaterra: pp. 318-334.
- PENAFIEL, A. 1979 *Nombres geográficos de México*. Editorial Cosmos. México: 116 p.
- PEREZ, G.Z.H. 1979. *Leucaena. Leguminosa tropical mexicana. Usos y potencial*. Tesis Profesional. Universidad Autónoma de Chapingo, Chapingo, México. México: 185 p.
- PICKERSGILL, B. 1969. The domestication of the chilli peppers. In: Ucko, P.J. y G.W. Dimbley. (eds.). *The domestication and exploitation of plants and animals*. Duckworth. Londres, Inglaterra: pp. 443-450.

- PICKERSGILL, B. Y CH. B. HEISER. 1976. Cytogenetics and evolutionary change under domestication. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 279: 55-69.
- FOUND, B. Y L. MARTINEZ. 1983. *Leucaena. Its cultivation and uses.* Overseas Development Administration. Londres, Inglaterra: 287 p.
- REYNOLDS, R.G. 1986. An adaptive computer model for the evolution of plant collecting and early agriculture in the eastern valley of Oaxaca. In: Flannery, K.V. (ed.). *Guilá Naquitz.* Academic Press, New York. Capítulo 31: pp. 439-500.
- RHOADS, J.W. 1980. Through a glass darkly: present and past of Papuan sago palm users. Unpublished Ph.D. dissertation, Department of Prehistory, Research School of Pacific Studies, Australian National University, Canberra. Cit. in: Groube, L. 1983. The taming of the rainforest: a model for late Pleistocene forest exploitation in New Guinea. In: Harris, D.R. y G.C. Hillman. (eds.). *Foraging and farming. The evolution of plant exploitation.* Unwin Hyman. Londres, Inglaterra: pp. 292-304.
- RINDOS, D. 1984. *The origins of agriculture. An evolutionary perspective.* Academic Press Inc. Orlando, Florida, E.U.A.: 325 p.
- ROBSON, J.R.K. Y J.N. ELIAS. 1986. Nutritional significance of the Guilá Naquitz food remains. In: Flannery, K.V. (ed.). *Guilá Naquitz.* Capítulo 23. Academic Press. New York E.U.A.: pp.297-301.
- RODILES, H.R. 1991. *La acuacultura en la región de la Montaña de Guerrero.* Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México: 149 p.
- ROHLF, J. 1989 *Numerical Taxonomy and multivariate analysis system for the IBM PC microcomputer (and compatibles).* Applied Biostatistics Inc. Nueva York, E.U.A.: 37 p.
- SAUER, C.O. 1952. *Agricultural origins and dispersals.* MIT Press. Cambridge, Mass., E.U.A.: 235 p.
- SAHAGUN, B. DE. 1985. *Historia de las cosas de la Nueva España.* Editorial Porrúa, S.A. Colección "Sepan cuantos" No.300. México: 670 p.
- SANDERS, W.T. 1985. Tecnología agrícola, economía y política: una introducción. In: Rojas, T. y W.T. Sanders. (eds.). *Historia de la agricultura. Epoca prehispánica S. XVI.* I.N.A.H. México: pp. 9-52.

- SCHNEIDER, T.C. 1972. A land management system used by the Mesolithic communities of Southern England. Tesis de Maestría. Anthropology Department, Pennsylvania State University. University Park, Pennsylvania. Cit. in: Sanders, W.T. (1985). Tecnología agrícola, economía y política: una introducción. In: Rojas, T. y W.T. Sanders. (eds.). *Historia de la agricultura. Epoca prehispánica S. XVI*. I.N.A.H. México: pp. 9-52.
- SCHULTES, R.E. 1941. La Etnobotánica: su alcance y sus objetivos. *Caldasia* 3: 7-12.
- SCHWANITZ, F. 1966. *The origin of cultivated plants*. University Press. Cambridge, Mass. E.U.A.: 175 p.
- SHIPEK, F.C. 1989. An example of intensive plant husbandry: the Kumeyaay of southern California. In: Harris, D.R. y G.C. Hillman. (eds.). *Foraging and farming. The evolution of plant exploitation*. Unwin Hyman. Londres, Inglaterra: pp. 159-170.
- SILVERTOWN, J. 1983. Why are biennials sometimes not so few? *Am. Nat.* 121: 448-453.
- 1984. Death of the elusive biennial. *Nature* 310: 271.
- SIMEON, R. 1983. *Diccionario de la lengua náhuatl o mexicana*. Siglo Veintiuno Editores. México: 783 p.
- SMITH, C.E. 1967. Plant remains. In: Byers, D.S. (ed.). *The Prehistory of the Tehuacan Valley*. University of Texas Press. Capítulo 12. Texas, E.U.A.: pp. 220-255.
- 1979. Carbonized Botanical Remains from Quachilco, Cuayucatepec and La Coyotera. In: Drennan, R.D. (ed.). *Prehistoric social, political and economic development in the area of the Tehuacan Valley, some results of the Palo Blanco Project*. Technical Reports No.11 Museum of Anthropology, University of Michigan. Ann Arbor.
- SMOLENSKI, S.J.; A.D. KINGHORN Y M.F. BALANDRIN. 1981. Toxic constituents of legume forage plants. *Economic Botany* 35(3) pp. 321-355.
- SNEATH, P.H.A. Y R.R. SOKAL. 1973. *Numerical Taxonomy. The principles and practice of numerical classification*. Freeman. San Francisco, Ca., E.U.A.: 573 p.

- SORENSSON, C.T. 1989. Status and mechanisms of self-incompatibility and self-compatibility. *Plant Cell Incompatibility Newsletter*. 21(?)
- SORENSSON, C.T. Y J.L. BREWBAKER. (Mecanografiado). Interspecific hybridization in the genus *Leucaena*.
- SORENSSON, C.T.; F.J. PAN; J.L. BOOMAN Y J.L. BREWBAKER. 1984. Interspecific hybridization in the genus *Leucaena*. *Leucaena Research Reports*. 5: 94-95.
- SORENSEN, E.R. 1976. The edge of the forest. Smithsonian Institute Press. Washington, D.C., E.U.A. Cit. in: Groube, L. 1983. The taming of the rain forest: a model for late pleistocene forest exploitation in New Guinea. In: Harris, D.R. y G.C. Hillman. (Eds.). *Foraging and farming. The evolution of plant exploitation*. Unwin Hyman. Londres, Inglaterra: pp. 292-304.
- STEWART, J. 1938. Basin plateau aboriginal socio-political groups. Bureau of American Ethnology, Bulletin 12. Cit. in: Sanders, W.T. 1985. Tecnología agrícola, economía y política: una introducción. In: Rojas, R.T. y W.T. Sanders. (eds.). *Historia de la Agricultura, Epoca Prehispánica -S. XVI*. I.N.A.H. México: pp. 9-52.
- SUAREZ, J.A. 1983. *La lengua tlapaneca de Malinaltepec*. UNAM. México: 320 p.
- TERGAS, L.E. Y P.A. SANCHEZ. 1978. Producción de pastos en suelos ácidos de los trópicos. CIAT. Cali, Colombia. cit. in Pound, B. y L. Martínez. 1983. *Leucaena: its cultivation and uses*. Overseas Development Administration. Londres, Inglaterra: 287 p.
- UCKO, P.J. Y G.W. DIMBLEY. (editores). 1969. The domestication and exploitation of plants and animals. Aldine-Atherton Inc. Chicago, Ill., E.U.A.:
- VARGAS MENA Y AMEZCUA, A. 1991. *Sobrevivencia y crecimiento de leguminosas utilizadas en la reforestación de Selva Baja Caducifolia en la Montaña de Guerrero*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México: 74pp.
- VAVILOV, N.I. 1926. Studies on the origin of cultivated plants. *Bull. of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding* 16: 139-248.

- 1949-1950. The phytogeographic basis of plantbreeding. In: The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. Translated by K. S. Chester. Chronica Botanica, Waltham.
- VAZQUEZ, R.M.C. 1986. *El uso de plantas silvestres y semicultivadas en la alimentación tradicional en dos comunidades campesinas del sur de Puebla*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México: 104 p.
- 1991. *Tendencias en el proceso de domesticación del papaloquelite (Porophyllum ruderale (Jacq.) Cass. subsp. macrocephalum (D.C.) R.R. Johnson, Asteraceae)*. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM, México: 153 p.
- VAZQUEZ, R.M.C., A. CASAS Y J.L. VIVEROS. (En preparación). *Procesos activos de domesticación de plantas comestibles de México*.
- VILLA, J.A. 1991 *Las plantas utilizadas en forma tradicional en la alimentación en una comunidad nahua del este del estado de Hidalgo*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México: 130 p.
- VIVEROS, J.L. Y A. CASAS. 1985. *Etnobotánica mixteca: alimentación y subsistencia en la Montaña de Guerrero*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias, UNAM. México: 300 p.
- VIVEROS, J.L., A. CASAS Y J. CABALLERO. (en prensa). *Las plantas comestibles y la alimentación entre los mixtecos guerrerenses*. In: Leff, E. y J. Carabias. (coord.). *La dimensión cultural del desarrollo sustentable*. Centro de Investigaciones Interdisciplinarias en Humanidades, UNAM-Editorial Porrúa. México.
- WIJAZEK, S. Y S.P. PORAITUK. 1981. Sago subsistence of the Purari River delta. Port Moresby: Office of Environment and Conservation, Department of Minerals and Energy, Papua New Guinea Government. *Cit. in:* Groube, L. 1983. The taming of the rainforest: a model for late Pleistocene forest exploitation in New Guinea. In: Harris, D.R. y G.C. Hillman. (eds.). *Foraging and farming. The evolution of plan exploitation*. Unwin Hyman. Londres, Inglaterra: pp. 292-304.
- WILBUR, R.L. 1981. Genetic typification and article 10.1 with comments on the typification of the generic names *Diamorpha*, *Leucaena*, *Odontonema*, *Picrodendron* and *Pseudolatrix*. *Taxon* 30 (2): 449-456.

- WILKEN, G.C. 1987. *Good farmers: traditional agricultural resource management in Mexico and Central America*. University of California Press, California, E.U.A.: 302 p.
- WILLIAMS, D.E. 1985. *Tres arvenses solanáceas comestibles y su proceso de domesticación en el estado de Tlaxcala, México*. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. México: 173 p.
- ZARATE, A.A. 1987. *Cultivo del "epazote de zorrillo" (Chenopodium graveolens Willd.) una especie arvense medicinal*. Tesis de Maestría en Ciencias. Colegio de Posgraduados, Chapingo, México. México: 116 p.
- ZARATE, P.S. Y M. SOUSA. 1978. Variación geográfica de *Leucaena* en México. Resúmenes de los trabajos del VII Congreso Mexicano de Botánica. Resumen No. 22, pp. 12-13 México.
- 1981. Taxonomía de *Leucaena* (Mimosoideae) de Oaxaca. Resúmenes de los trabajos del VIII Congreso Mexicano de Botánica. Resumen No. 100, p.163 Morelia, Michoacán.
- ZARATE, P.S. 1982. *Las especies de Leucaena Benth. de Oaxaca, con notas para la sistemática del género para México*. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM. Mexico: 160 p.
- 1984. Taxonomic revision of the genus *Leucaena* Benth. from Mexico. *Bull. IGSM* 12: 24-34.
- ZIZUMBO, V.D. Y P. COLUNGA 1982. *Los Huaves. La apropiación de los recursos naturales*. Universidad Autónoma de Chapingo. Departamento de Sociología Rural. Chapingo, México: 277 p.



ANEXO No. 1

MATRIZ BASICA DE DATOS

VAR	M1	M2	M3	M4	M5	M6	M7	M8
1	1.012	0.934	0.972	0.877	0.881	0.757	0.868	0.884
2	0.892	0.701	0.810	0.696	0.651	0.643	0.736	0.765
3	0.196	0.237	0.243	0.207	0.177	0.220	0.240	0.220
4	0.967	0.712	0.978	0.798	0.712	0.669	0.910	0.805
5	1.286	1.197	1.685	1.558	1.193	1.087	1.199	1.326
6	18.990	12.310	18.310	15.550	11.590	12.220	13.020	17.120
7	1.738	1.605	2.268	2.040	1.665	1.570	1.592	1.790
8	0.447	0.433	0.385	0.454	0.352	0.380	0.410	0.429
9	1.446	0.988	1.354	1.164	1.321	1.145	0.863	1.003
10	15.700	14.000	14.000	15.600	12.100	14.200	10.400	16.100
11	0.068	0.083	0.140	0.117	0.096	0.141	0.111	0.136
12	0.226	0.180	0.240	0.209	0.160	0.172	0.164	0.212
13	14.100	11.500	9.700	13.900	9.100	11.700	8.900	15.500
14	1.600	2.400	4.300	1.700	3.000	2.500	1.500	0.700
15	13.500	11.200	2.700	10.000	7.500	8.900	8.300	15.000

VAR	M9	M10	M11	M12	M13	M14	M15	M16
1	1.044	0.841	0.826	0.882	0.863	0.976	0.894	0.882
2	0.657	0.677	0.770	0.848	0.663	0.850	0.695	0.719
3	0.214	0.197	0.204	0.203	0.182	0.199	0.185	0.244
4	0.698	0.723	0.730	0.959	0.712	0.949	0.751	0.698
5	1.724	1.272	0.850	1.236	1.348	1.207	1.722	1.118
6	14.990	15.540	11.690	19.300	14.779	16.290	19.880	11.050
7	2.445	1.704	1.377	1.838	1.971	1.836	2.376	1.580
8	0.435	0.363	0.365	0.438	0.339	0.301	0.340	0.448
9	1.337	1.701	1.082	1.240	1.294	1.065	1.774	1.374
10	17.100	15.800	11.000	16.600	15.111	13.400	20.500	12.300
11	0.142	0.136	0.164	0.315	0.169	0.141	0.227	0.176
12	0.230	0.206	0.226	0.278	0.274	0.218	0.296	0.210
13	13.900	13.600	8.200	14.700	13.000	10.800	18.500	9.900
14	3.200	2.400	3.100	1.900	2.222	2.600	2.000	2.400
15	4.200	2.400	6.000	12.700	3.222	0.900	5.200	7.800

VAR	M17	M18	M19	M20	S1	S2	S3	S4
1	0.849	1.017	0.793	0.825	0.843	0.907	0.856	0.741
2	0.728	0.743	0.673	0.702	0.694	0.662	0.742	0.620
3	0.195	0.237	0.219	0.217	0.214	0.225	0.241	0.241
4	0.850	0.610	0.718	0.688	0.793	0.677	0.787	0.891
5	1.047	1.556	1.257	1.175	1.388	1.249	1.537	1.079
6	16.140	11.744	12.700	14.610	18.170	17.980	19.660	15.790
7	1.628	2.053	1.894	1.723	1.930	1.791	2.064	1.582
8	0.324	0.471	0.397	0.409	0.381	0.462	0.533	0.444
9	1.154	0.950	0.962	1.385	1.049	0.927	1.090	1.010
10	13.700	14.444	12.700	16.100	16.600	21.100	18.100	13.200
11	0.254	0.211	0.200	0.176	0.212	0.121	0.180	0.155
12	0.248	0.277	0.256	0.288	0.200	0.209	0.167	0.186
13	11.800	11.556	12.000	11.900	14.300	16.700	16.300	12.800
14	1.900	2.889	0.600	4.200	2.300	4.400	1.200	0.400
15	5.300	3.556	6.100	0.000	6.600	0.700	15.600	2.300

VAR	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12
1	0.691	0.762	0.876	0.763	0.769	1.016	0.839	0.785
2	0.504	0.555	0.528	0.488	0.508	0.735	0.646	0.663
3	0.163	0.190	0.231	0.192	0.169	0.254	0.232	0.178
4	0.534	0.640	0.517	0.483	0.517	0.736	0.632	0.777
5	1.053	1.057	1.170	1.210	1.210	1.306	1.068	1.068
6	10.880	14.210	8.540	11.840	11.130	16.590	10.980	15.630
7	1.435	1.486	1.499	1.642	1.649	1.757	1.660	1.569
8	0.356	0.453	0.434	0.368	0.390	0.408	0.540	0.258
9	1.225	1.185	0.947	1.056	1.041	0.591	1.030	1.637
10	14.300	17.800	11.100	16.600	16.600	17.200	13.800	15.400
11	0.160	0.102	0.151	0.146	0.093	0.172	0.137	0.148
12	0.181	0.202	0.209	0.203	0.173	0.184	0.295	0.224
13	13.200	16.700	9.400	13.900	14.400	12.100	11.900	11.700
14	1.300	1.100	1.700	2.700	2.200	5.100	1.900	3.800
15	8.600	3.700	0.000	0.000	0.300	12.000	2.200	7.200

VAR	S13	S14	S15	S16	S17	S18	S19	S20
1	0.754	0.611	0.742	0.856	0.715	0.823	0.770	0.775
2	0.668	0.485	0.459	0.577	0.619	0.543	0.553	0.655
3	0.219	0.196	0.207	0.206	0.181	0.264	0.265	0.221
4	0.769	0.564	0.503	0.603	0.715	0.543	0.450	0.786
5	0.875	0.852	1.132	1.672	1.061	1.021	1.105	1.156
6	14.410	9.940	11.880	10.770	12.370	7.100	9.900	9.740
7	1.488	1.250	1.628	2.088	1.502	1.415	1.699	1.698
8	0.414	0.373	0.362	0.436	0.416	0.460	0.554	0.427
9	1.012	1.105	0.900	1.109	1.136	0.376	1.083	0.931
10	13.700	13.400	17.500	13.100	13.200	11.000	16.000	8.700
11	0.167	0.125	0.142	0.157	0.123	0.122	0.144	0.191
12	0.207	0.159	0.245	0.234	0.211	0.160	0.215	0.243
13	12.700	9.800	16.100	12.200	9.400	6.500	10.900	6.700
14	1.000	3.600	1.400	0.900	3.800	4.500	5.100	1.900
15	0.400	3.800	4.200	9.300	0.200	1.250	0.000	0.300

VAR	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8
1	0.966	0.673	0.989	0.870	0.865	0.844	0.825	0.928
2	0.819	0.454	0.738	0.538	0.708	0.717	0.672	0.752
3	0.200	0.130	0.215	0.179	0.231	0.227	0.193	0.203
4	1.228	0.616	0.954	0.613	0.838	0.912	0.750	1.006
5	1.431	0.772	1.709	1.015	0.978	1.101	0.911	1.136
6	29.620	8.438	21.650	14.170	14.790	17.970	12.520	20.830
7	1.820	1.175	2.290	1.590	1.590	1.540	1.440	1.770
8	0.322	0.320	0.270	0.276	0.392	0.429	0.376	0.388
9	1.687	1.200	1.953	1.144	1.121	1.096	1.579	1.468
10	19.100	10.500	17.900	20.600	13.400	15.000	12.500	16.800
11	0.170	0.130	0.139	0.112	0.098	0.093	0.128	0.107
12	0.131	0.110	0.101	0.113	0.150	0.105	0.115	0.120
13	13.500	7.875	15.000	17.900	12.600	13.800	11.600	16.000
14	5.600	2.625	2.900	2.700	0.800	0.600	0.900	0.800
15	0.000	0.000	0.000	0.000	2.700	0.300	3.900	4.500

ANEXO No. 2

SISTEMAS DE CLASIFICACION
DEL GENERO *Leucaena* Benth.

A) El Sistema de Brewbaker (1984).

1. *Leucaena collinsii* Britton & Rose.
Tipo: México, Chiapas, Tuxtla Gutiérrez. Collins y Doyle 157.
Sinónimos: ninguno
2. *Leucaena diversifolia* (Schlecht.) Benth.
Tipo: México, Veracruz, Jalapa. Schiede s.n.
Sinónimos: *L. brachycarpa* Urban
L. stenocarpa Urban
L. trichandra (Zucc.) Urban
L. guatemalensis Britton & Rose
L. pueblana Britton & Rose
L. revoluta Britton & Rose
L. standleyi Britton & Rose
L. molinae Standley & Williams
3. *Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé) Benth.
No existe ejemplar tipo de *A. esculenta*. Localidad tipo "Nueva España".
Sinónimos: *L. confusa* Britton & Rose
L. doyleii Britton & Rose
L. uléi Harms
4. *Leucaena lanceolata* S. Watson
Tipo: México, Suroeste de Chihuahua. E. Palmer 6
Sinónimos: *L. cruziana* Britton & Rose
L. palmerii Britton & Rose
L. pubescens Britton & Rose
L. purpusii Britton & Rose
L. sinaloensis Britton & Rose
L. sonorensis Britton & Rose
L. nitens Jones

5. *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit.
 Tipo: Lamarck Herb. (P) s.n.
 Subespecies: *L. leucocephala* subsp. *salvadorensis* (tipo salvadoreño).
L. leucocephala subsp. *glauca* (tipo hawaiano)
 Sinónimos: *Mimosa glauca* L.
M. leucocephala Lam.
Acacia glauca Willd.
Leucaena glauca Benth.
L. latisiliqua Gillis y Stearn
L. glabrata Rose
L. blancii Goyena
L. salvadorensis Standley
6. *Leucaena macrophylla* Benth.
 Tipo: México, Guerrero, Acapulco. *Hinds s.n.*
 Sinónimos: *L. macrocarpa* Rose
L. microcarpa Rose
L. brandegeei Britton & Rose
L. nelsonii Britton & Rose
L. rekoii Britton & Rose
7. *Leucaena pallida* Britton & Rose
 Tipo: México, Jalisco, Huejuquilla. *Rose 2569*
 Sinónimos: *L. dugesiana* Britton & Rose
L. oaxacana Britton & Rose
L. paniculata Britton & Rose
8. *Leucaena pulverulenta* (Schlecht.) Benth.
 Sintipos: *Schiede s.n.*, *Berlandier 288*
 Sinónimos: Ninguno.
9. *Leucaena retusa* Benth. ex Gray
 Tipo: Texas, Río Nueces C. *Wright 171*
 Sinónimos: *Caudoleucaena retusa* Britton & Rose
10. *Leucaena shannonii* Don. Smith.
 Tipo: El Salvador, Cojutepeque, Cuscatlán. *Sannon 5032*
 Sinónimos: Ninguno
11. *L. trichodes* (Jacq.) Benth.
 Tipo: Brasil Vienna Herb., 32049
 Sinónimos: *L. canescens* Benth.
L. pseudotrichodes (DC) Britton & Rose
L. bolivarensis Britton & Killip
L. colombiana Britton & Killip
L. multicapitulata Schery

Considera a *Leucaena greggii* S. Watson como una especie dudosa. De las 11 especies definidas, 10 se encuentran en México y solamente *L. trichodes* es de Sudamérica (Brasil, Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú, llegando hasta Panamá en altitudes de menos de 300 msnm).

B) *El Sistema de Zárate (1984)*

En este sistema de clasificación se distinguen dos secciones para el género *Leucaena*:

I. *Leucaena* sect. *Macrophylla* Zárate
Especie tipo: *Leucaena macrophylla* Benth.
Sinónimos: *Caudoleucaena* Britton & Rose

II. *Leucaena* sect. *Leucaena*
Especie tipo: *L. leucocephala* (Lam.) de Wit.
Sinónimos: *Ryncholeucaena* Britton & Rose

ESPECIES DE LA SECCION *Macrophylla* Zárate

1. *Leucaena macrophylla* Benth.
Tipo: México, Guerrero, Acapulco. *Hinds s.n.*
SUBESPECIES:
 - 1.1. *L. macrophylla* subsp. *macrophylla*
Sinónimos: *L. macrocarpa* Rose
L. houghii Britton & Rose
 - 1.2. *L. macrophylla* subsp. *nelsonii* (Britton & Rose) Zárate
Sinónimos: *L. nelsonii* Britton & Rose
2. *Leucaena lanceolata* S. Watson
Tipo: México, Chihuahua, Batopilas, Hda. Sn. Miguel. *Palmer 6*
SUBESPECIES:
 - 2.1. *L. lanceolata* subsp. *lanceolata*
Sinónimos: *L. brandegeei* Britton & Rose
L. rekoii Britton & Rose
L. sonorensis Britton & Rose
L. cruziana Britton & Rose
L. palmerii Britton & Rose
L. purpusii Britton & Rose
L. sinalcoensis Britton & Rose
L. nitens M. A. Jones
L. microcarpa Rose
 - 2.2. *L. lanceolata* subsp. *sousae* Zárate
Sinónimos: Ninguno.
3. *Leucaena retusa* Benth.
Tipo: E.U.A., Texas, Río Nueces. *Wright 171*
Sinónimos: *Acacia sabiana* Buckley
Caudoleucaena retusa Britton & Rose

4. *L. shannonii* J. D. SmithTipo: El Salvador, Cuscatlán, Cojutepeque. *Shannon 5032*Sinónimos: *L. salvadorensis* Standley ex Britton & RoseESPECIES DE LA SECCION *Leucaena*:5. *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit.

SUBESPECIES:

5.1. *L. leucocephala* subsp. *leucocephala*Sinónimos: *Mimosa glauca* L.*M. glauca* L.*Acacia glauca* (L.) Willd.*A. leucocephala* (Lam.) Link*L. glauca* (Willd.) Benth.5.2. *L. leucocephala* subsp. *glabrata* (Rose) ZárateSinónimos: *L. glabrata* Rose6. *Leucaena greggii* S. WatsonTipo: México, Coahuila, Rinconada, cerca de. *Gregg 1847*Sinónimos: *Rhyncoleucaena greggii* (S. Watson) Britton & Rose7. *Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex A.DC.) Benth.

SUBESPECIES:

7.1. *L. esculenta* subsp. *esculenta*Sinónimos: *Acacia esculenta* Moc. et Sessé ex A.DC.*Mimosa esculenta* Moc. et Sessé*L. confusa* Britton & Rose7.2. *L. esculenta* subsp. *paniculata* (Britton & Rose) ZárateSinónimos: *L. paniculata* Britton & Rose*L. pallida* Britton & Rose7.3. *L. esculenta* subsp. *matudae* Zárate7.4. *L. esculenta* subsp. *collinsii* (Britton & Rose) ZárateSinónimos: *L. collinsii* Britton & Rose

8. *Leucaena cuspidata* Standley

Tipo: México, S.L.P., Guascama Purpus 5183

SUBESPECIES:

8.1. *L. cuspidata* subsp. *cuspidata*

VARIEDADES:

8.1.1. *L. cuspidata* subsp. *cuspidata* var. *cuspidata*

Sinónimos: Ninguno.

8.1.2. *L. cuspidata* subsp. *cuspidata* var. *jacalensis* Zárate

Sinónimos: Ninguno.

8.2. *L. cuspidata* subsp. *compactiflora* Zárate

VARIEDADES:

8.2.1. *L. cuspidata* subsp. *compactiflora* var. *compactiflora*

Sinónimos: Ninguno.

8.2.2. *L. cuspidata* subsp. *compactiflora* var. *adenostriata* Zárate

Sinónimos: Ninguno.

9. *Leucaena diversifolia* (Schlecht.) Benth.

SUBESPECIES:

9.1. *L. diversifolia* subsp. *diversifolia*Sinónimos: *Acacia diversifolia* Schlecht.*A. trichandra* Zucc.*Leucaena trichandra* (Zucc.) Benth.*L. trichandra* (Zucc.) Urban9.2. *L. diversifolia* subsp. *stenocarpa* (Urban) ZárateSinónimos: *L. stenocarpa* Urban*L. pueblana* Britton & Rose*L. revoluta* Britton & Rose*L. guatemalensis* Britton & Rose*L. dugesiana* Britton & Rose*L. standley* Britton & Rose10. *Leucaena pulverulenta* (Schlecht.) Benth.

VARIEDADES:

10.1. *L. pulverulenta* var. *pulverulenta*Sinónimos: *Acacia pulverulenta* Schlecht.10.2. *L. pulverulenta* var. *brachycarpa* (Urban) ZárateSinónimos: *L. brachycarpa* Urban

ANEXO No. 3

VALORES DEL AGRUPAMIENTO
POR EL METODO UPGMA