

# ORIGEN, VARIACIÓN Y TENDENCIAS EVOLUTIVAS DEL HENEQUÉN (*AGAVE FOURCROYDES* LEM.)

PATRICIA COLUNGA-GARCÍA MARÍN

Unidad de Recursos Naturales, Centro de Investigación Científica de Yucatán, Apartado Postal 87 Cordemex, Mérida, Yucatán, 97310 México. Correo electrónico: pcolunga@cicy.cicy.mx.

**Resumen.** Domesticado por los mayas en la época prehispánica a partir de *A. angustifolia* Haw., el henequén sigue siendo una de las fibras naturales de mayor calidad e importancia mundial, además de ser altamente productivo en áreas ecológicas limitantes. En Yucatán, ha mantenido gran relevancia económica y cultural. Con base en evidencias etnobotánicas, morfológicas e isoenzimáticas, se discute el origen y evolución del henequén, la diversidad de su germoplasma disponible en Yucatán, y de las poblaciones silvestres ancestrales. Los resultados sugieren la ocurrencia de una drástica erosión de la diversidad genética mantenida por los mayas, como consecuencia de su cultivo en grandes plantaciones establecidas a fines del siglo pasado para la industria cordelera. Actualmente sólo se cultivan tres variedades: *Sak ki* (SK), *Yaax ki* (YK) y *Kitam ki* (KK), las dos últimas en poblaciones muy pequeñas. SK y YK se diferencian de las silvestres en cuatro síndromes de domesticación: gigantismo, mayor fibrosidad, menor espinosidad y menor capacidad reproductiva. KK es muy parecida a las silvestres. El análisis isoenzimático mostró que mientras las poblaciones silvestres tienen altos niveles de variación, no hay variación dentro de las variedades cultivadas. El análisis filogenético indicó dos linajes: 1] el de SK y YK, plantas cordeleras seleccionadas por su mayor cantidad de fibras, más largas y gruesas, cuyo grupo hermano es el ecotipo silvestre de la selva mediana subcaducifolia; y 2] el del resto de las variantes silvestres, en el cual está incluida KK, seleccionada por su fibra más fina, de uso textil, y casi extinta en Yucatán. Los resultados apoyan la hipótesis del origen yucateco de SK y YK a partir de poblaciones de selva mediana, así como la hipótesis de una introducción reciente de KK. Se discute la metodología seguida y las perspectivas de investigación en este tema.

**Palabras clave:** *Agave fourcroydes*, *Agave angustifolia*, domesticación, germoplasma, henequén.

**Abstract.** Henequen was domesticated by the Maya people, from *A. angustifolia*, since pre-Hispanic times. It is one of the most important natural hard fibers worldwide because of its good quality and adaptation to ecologically restricted agrohabitats. This cultivar has maintained great economic and cultural value in the state of Yucatan. Ethnobotanical, morphological, and isozyme evidence were compiled to discuss the origin and evolution of henequen by human selection, the germplasm diversity available in the cultivated populations and that of the wild populations from which it could have arisen. Results suggested the occurrence of a drastic erosion of the genetic diversity maintained by the Maya, as a consequence of its cultivation under large plantations established at the beginning of this century for the cordage industry. At present, only three varieties are cultivated: *Sak ki* (SK), *Yaax ki* (YK) and *Kitam ki* (KK), these last two in very small populations. SK and YK differ from wild populations in four syndromes of domestication: gigantism, greater fibrosity, less thorniness, and less reproductive capacity. KK is very similar to the wild types. Isozyme analysis indicated that wild populations have relatively high levels of variation, whereas all individuals of each henequen variety were identical. A parsimony analysis indicated two lineages: that of SK and YK, cultivated cordage plants selected for stronger and longer fibers, whose sister group is the tropical deciduous forest ecotype (SF); and that of all other wild populations, which also included KK, the cultivated textile plants selected for finer fibers, and nearly extinct in Yucatan. These results support the hypothesis of the yucatecan origin of SK and YK from the SF ecotype, as well as the recent introduction of KK. Methodology used is discussed as well as research perspectives in this theme.

**Key words:** *Agave fourcroydes*, *Agave angustifolia*, domestication, germplasm, sisal hemp.

El presente trabajo se enmarca dentro de la línea de investigación "Diversidad y evolución de recursos fitogenéticos" del Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY). Su objetivo principal es generar información básica necesaria para la conservación y aprovechamiento integral del germoplasma de especies útiles al hombre. Su trascendencia teórica se basa en la consideración de algunas de las preguntas biológicas más importantes en la Etnobotánica están relacionadas con el efecto que los humanos hemos provocado, a través del tiempo y en el contexto de diferentes ambientes y culturas, sobre la distribución, diversidad y evolución de las especies que utilizamos, así como sobre los ecosistemas en los que estas especies se desarrollan. El trabajo dentro de esta línea se ha centrado, hasta ahora, en dos modelos de estudio contrastantes: henequén (*Agave fourcroydes* Lem.) y coco (*Cocos nucifera* L., ver Zizumbo-Villarreal en este mismo número).

El henequén es un cultivo que históricamente ha tenido gran trascendencia económica y social en la Península de Yucatán, por lo que existe interés en conocer el germoplasma disponible y sus posibilidades de mejoramiento genético y uso múltiple. La importancia teórica y metodológica de este modelo radica en que nos ha permitido analizar la evolución de una especie en su centro de origen y diversidad, donde además aún persisten poblaciones abundantes del ancestro silvestre (*Agave angustifolia* Haw.) Nos ha permitido estudiar, por otra parte, a una especie que ha mantenido una área de distribución restringida prácticamente a la de origen, en la cual su cultivo y selección sufrieron cambios drásticos al pasar, a fines del siglo pasado, del seno de un sistema agrícola tradicional diversificado, a uno de plantación comercial basado en el monocultivo. Finalmente, tenemos que se trata de un modelo que nos ha permitido estudiar el origen, variación y tendencias evolutivas de una especie perenne de propagación vegetativa, sobre lo que existen escasos estudios (Colunga-GarcíaMarín *et al.*, 1986; Casas y Caballero, 1996; Casas *et al.*, 1997; Zárate, 1997).

La Península de Yucatán es asiento de una de las subáreas culturales más importantes de Mesoamérica. Debido a sus particularidades ecológicas, principalmente de tipo edáfico; en ella se desarrollaron razas y variedades específicas de las principales especies cultivadas en Mesoamérica, como son el maíz, los frijoles, las calabazas y los chiles. Ahí fueron domesticadas plantas de importancia mundial como el henequén y el cacao, y de gran valor potencial como la chaya. Actualmente es una de las áreas mesoamericanas con mayor continuidad cultural y mayor persistencia de agricultura tradicional, en el seno de la

cual puede encontrarse una gran variedad de especies cultivadas tanto de origen americano como de otros continentes (Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1992).

El henequén es una especie cultivada conocida mundialmente por su fibra. Las evidencias etnohistóricas indican que fue domesticada por los mayas desde tiempos prehispánicos, a partir de la especie silvestre *A. angustifolia* Haw. Castorena-Sánchez *et al.* (1991) describen el cariotipo de estas especies en Yucatán como poliploides: henequén con un número cromosómico de  $5x = 150$  y *A. angustifolia* con  $6x = 180$ . Dentro del género, *A. angustifolia* es la especie con distribución más amplia. Se le encuentra desde Sonora hasta Costa Rica por la costa del océano Pacífico y desde ahí a Tamaulipas por la costa del Atlántico, en alturas que van desde el nivel del mar hasta los 1500 m. A lo largo de su distribución pueden encontrarse tanto poblaciones silvestres como cultivadas, usadas principalmente por su fibra, como alimento, y para la elaboración de bebidas alcohólicas (García-Mendoza *et al.*, 1993). Dentro de la Península de Yucatán, presenta un rango de variación morfológica asociado a su distribución geográfica (Orellana *et al.*, 1985), desde pequeñas plantas asociadas a las dunas costeras, hasta las plantas más grandes asociadas a la selva mediana subcaducifolia.

Desde el periodo prehispánico, la producción de henequén ha tenido gran importancia en la Península de Yucatán, no sólo a nivel de autoconsumo. Aparentemente, desde ese periodo existía una producción de excedentes de fibra destinada a la elaboración de implementos para actividades sociales de gran escala, como la navegación, la construcción de obras monumentales y el comercio. Incluso, fue posiblemente un producto de exportación a otros pueblos mesoamericanos (Ruz, 1981).

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

Posteriormente, la competencia en el mercado mundial con la fibra de sisal (*A. sisalana* Perrine, especie extraída en 1836 de México y cultivada exitosamente

en las colonias alemanas e inglesas de África y en Brasil), el inicio de la producción de fibras sintéticas, y problemas político-económicos en los ejidos henequeneros establecidos después de la Revolución Mexicana, llevaron a un gran retroceso del cultivo (García y de Sicilia, 1984), el cual sólo recientemente ha comenzado a recuperarse, aunque de forma limitada.

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

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

Dentro de este contexto, el trabajo que aquí se presenta ha tenido los siguientes objetivos generales: 1] aportar evidencias en torno al origen y evolución del henequén bajo el proceso de selección del hombre, 2] caracterizar la diversidad del germoplasma disponible de este cultivo y de las poblaciones silvestres de las que pudo originarse y 3] aportar información básica para una estrategia de conservación y aprovechamiento integral del germoplasma silvestre y cultivado.

Las hipótesis planteadas al inicio de la investigación fueron: 1] existe en la Península de Yucatán una diferenciación, a nivel de ecotipos, de las poblaciones actuales del ancestro silvestre, 2] las variantes de henequén presentan a la fecha diversos grados de diferenciación genética del silvestre, y 3] las diferen-

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

### Metodología

El enfoque metodológico seguido, se basa en el concepto de que la "evolución por medio de la selección del hombre" de las plantas aprovechadas por él, es el proceso de cambio de la frecuencia génica de las poblaciones que las constituyen. De forma análoga a la "evolución por medio de la selección natural", los factores que le dan su dinámica al proceso son la producción de variabilidad genética y la selección de ésta, a través de su expresión fenotípica, dentro del contexto de un medio cambiante (Schwanitz, 1966; Dobzhansky, 1975).

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

1. Que la producción de variabilidad esté influida fuertemente por las modificaciones que el hombre hace al medio en que se desarrollan las plantas y en sus patrones de dispersión.
2. Que las presiones de selección que se ejercen sobre la variación sean, fundamentalmente, las presiones selectivas del hombre, de tal forma que su orientación, intensidad y racionalidad estén determinadas por diversos factores económicos, tecnológicos y culturales, fundamentalmente, la importancia económica y cultural de la especie para la sociedad que se la apropia, los procesos de transformación y consumo de los que es objeto y el destino de los productos obtenidos de ella.
3. Que las presiones de selección natural, a las cuales también están sujetas estas plantas, ocurran en el seno de un ambiente modificado por el hombre.

Tenemos por tanto que para comprender la dinámica de la evolución por medio de la selección del hombre, es necesario analizar el contexto de la relación hombre-planta en que se produce el fenómeno, y cómo este contexto influye en la producción de variabilidad y en la selección de la variación (Hernández-Xolocotzi, 1970).

Una planta domesticada, según Harlan (1975), es aquella que "ha sido alterada genéticamente de su estado silvestre y ha llegado a estar en el mismo ámbito que el hombre. Puesto que la domesticación es un

proceso evolutivo, se encontrarán todos los grados de asociación animal o vegetal con el hombre, y un intervalo de diferenciación morfológica que va, desde las formas idénticas a las razas silvestres, a las razas totalmente domesticadas. Una planta o animal totalmente domesticado es completamente dependiente del hombre para sobrevivir. Por lo tanto, la domesticación implica un cambio en la adaptación ecológica, y ésta usualmente se encuentra asociada a la diferenciación morfológica”.

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

Las tendencias evolutivas ocurridas en el proceso de evolución de una especie por medio de la selección del hombre, pueden entenderse a través del estudio actual de su diferenciación morfológica, fisiológica y ecológica con respecto al ancestro silvestre. Sus relaciones filogenéticas pueden ser estimadas a partir de las evidencias morfológicas, especialmente si se han eliminado los efectos ambientales. Sin embargo, la estimación de las relaciones evolutivas a través del análisis de características genéticas presenta muchas ventajas. De acuerdo con Doebley (1989), el valor más significativo de los marcadores bioquímicos y moleculares como las isoenzimas, para desentrañar la evolución de las plantas manejadas por el hombre es que no se encuentran bajo selección humana directa y, por lo tanto, nos dan una medida de su relación con los ancestros silvestres que no ha sido severamente alterada por el proceso de selección humana. Estos marcadores proporcionan una medida de esta relación que es independiente de la morfología. Esto es crítico porque en particular las especies domesticadas tienen desviaciones típicamente tan grandes de sus parientes silvestres, que la morfología puede ser una medida incierta de la afinidad evolutiva. Debido a que la domesticación es un evento relativamente reciente (los últimos 10 000 años), se espera que las plantas domesticadas muestren poca diferenciación genética de sus progenitores. Esto es verdad a pesar de las diferencias a menudo tan grandes en la morfología gruesa entre la planta domesticada y su progenitor, debido a que la selección artificial es posible que actúe fundamentalmente en un pequeño conjunto de genes que, en algunas especies, se ha encontrado que controlan las características morfológicas de interés antropocéntrico, dejando la mayor parte del

genoma restante a un ritmo de evolución mucho más lento (Doebley, 1992).

Con base en estas ideas, se siguió una metodología que abarcó la recopilación de tres tipos de evidencia: la etnobotánica, la morfológica y la isoenzimática. A continuación se describe la metodología seguida en términos generales, más detalles pueden verse en Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1993; Colunga-GarcíaMarín *et al.*, 1993; Colunga-GarcíaMarín *et al.*, 1996; Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1997, y Colunga-GarcíaMarín *et al.*, en prensa.

#### *Evidencia etnobotánica*

Esta fase se basó en la metodología propuesta por Hernández-Xolocotzi (1970). Se consultaron las fuentes etnohistóricas y los trabajos relacionados con ellas, así como manuales y estadísticas agronómicas de fines del siglo pasado y principios de éste. Se revisaron los trabajos taxonómicos sobre el género *Agave*, los Índices Gray y Kewensis, los herbarios MEXU, XAL y CICY, así como las colecciones de germoplasma de CORDEMEX e INIFAP en Yucatán. Se visitaron repetidamente durante dos años 32 localidades, la mayoría dentro del área de producción henequenera, pero también otras en donde los campesinos recolectan hojas de las poblaciones silvestres para la elaboración de artesanías (figura 1). En estas localidades se realizaron entrevistas abiertas a ejidatarios, pequeños productores, artesanos y amas de casa, en sus hogares y campos de cultivo. Se recolectaron alrededor de 300 especímenes de herbario que fueron depositados en el herbario CICY. La información etnobotánica del uso alimenticio del pedúnculo floral fue analizada a mayor profundidad a través de un análisis bromatológico y la determinación de carbohidratos totales siguiendo las técnicas descritas en Meloan y Pomezan (1980).

#### *Evidencia morfológica in situ y ex situ*

La evidencia morfológica bajo condiciones naturales de crecimiento, se recopiló en un total de 261 individuos en edad reproductiva pertenecientes a 32 poblaciones de las nueve variantes encontradas a través de la exploración etnobotánica: 3 cultivadas y 6 silvestres (figura 1). Especímenes de todas las plantas fueron depositadas en el herbario CICY. Se evaluaron 54 caracteres morfológicos que incluyeron caracteres de tallo, hoja, inflorescencia, flor y fruto (Colunga-GarcíaMarín *et al.*, 1996). Los caracteres seleccionados fueron, por un lado, aquellos que han sido utilizados en las descripciones taxonómicas de las especies de *Agave*, suponiendo que están relaciona-



das con su proceso de evolución natural, y por otro, aquellos que pudieran indicar tendencias de domesticación, por estar relacionados con los intereses antropocéntricos encontrados como relevantes en la fase de investigación etnobotánica.

El análisis numérico y estadístico se realizó con procedimientos del Sistema de Análisis Estadístico (SAS) en su versión 6.04 (SAS, 1985). De acuerdo con los objetivos principales del análisis, se siguieron los siguientes procedimientos: 1] para analizar el patrón de agrupamiento y las discontinuidades en la variación morfológica total, se utilizó Análisis de Componentes Principales (PCA), Análisis de Varianza (ANOVA), Análisis de Conglomerados Jerárquicos (UPGMA) y Análisis de Varianza Multivariado de una vía (MANOVA); 2] para detectar las características que diferencian entre variantes o grupos de variantes y las tendencias de domesticación, se utilizó ANOVA, la comparación de los Coeficientes de Variación (*cv*), Análisis Discriminante Canónico (CANDISC), Análisis Discriminante por Pasos inteligentes (STEPDISC) y Regresión Lineal (REG).

Para recopilar la evidencia morfológica en condiciones homogéneas de crecimiento, se tomaron muestras de las nueve variantes evaluadas *in situ* y se establecieron en una colección de germoplasma dentro del Jardín Botánico Regional del CICY (JBR) (figura 1). Se evaluaron 136 plantas pertenecientes a 24 poblaciones. Los datos morfológicos y las técnicas para obtenerlos y analizarlos, fueron las mismas que en el estudio bajo condiciones naturales de crecimiento. Puesto que las plantas cultivadas aún no completan su ciclo de vida, en esta fase sólo se incluyeron sus caracteres vegetativos.

Para el análisis filogenético se usó el programa PAUP en su versión 3.1.1 (Swofford, 1993). Se realizó una búsqueda exhaustiva del árbol más corto, basándose en una matriz de 66 caracteres (Colunga-GarcíaMarín, 1996). Esta matriz se obtuvo transformando los valores de los 55 caracteres morfológicos cuantitativos, obtenidos *ex situ*, en valores cualitativos. Para ello se siguieron las ideas de Thorpe (1984) y Stevens (1991) para producir estadios discretos de caracteres con variación continua. Se incluyeron además 11 ca-

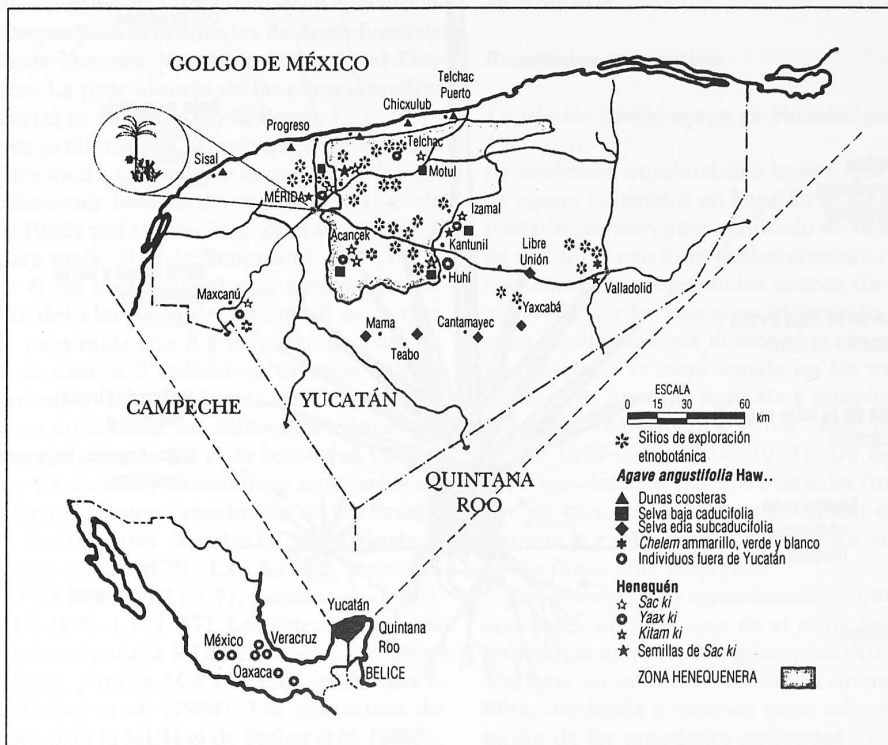


Figura 1. Sitios de exploración etnobotánica, de evaluación morfológica *in situ*, y de procedencia de las plantas cultivadas y evaluadas morfológica e isoenzimáticamente bajo las condiciones homogéneas del Jardín Botánico Regional del CICY.

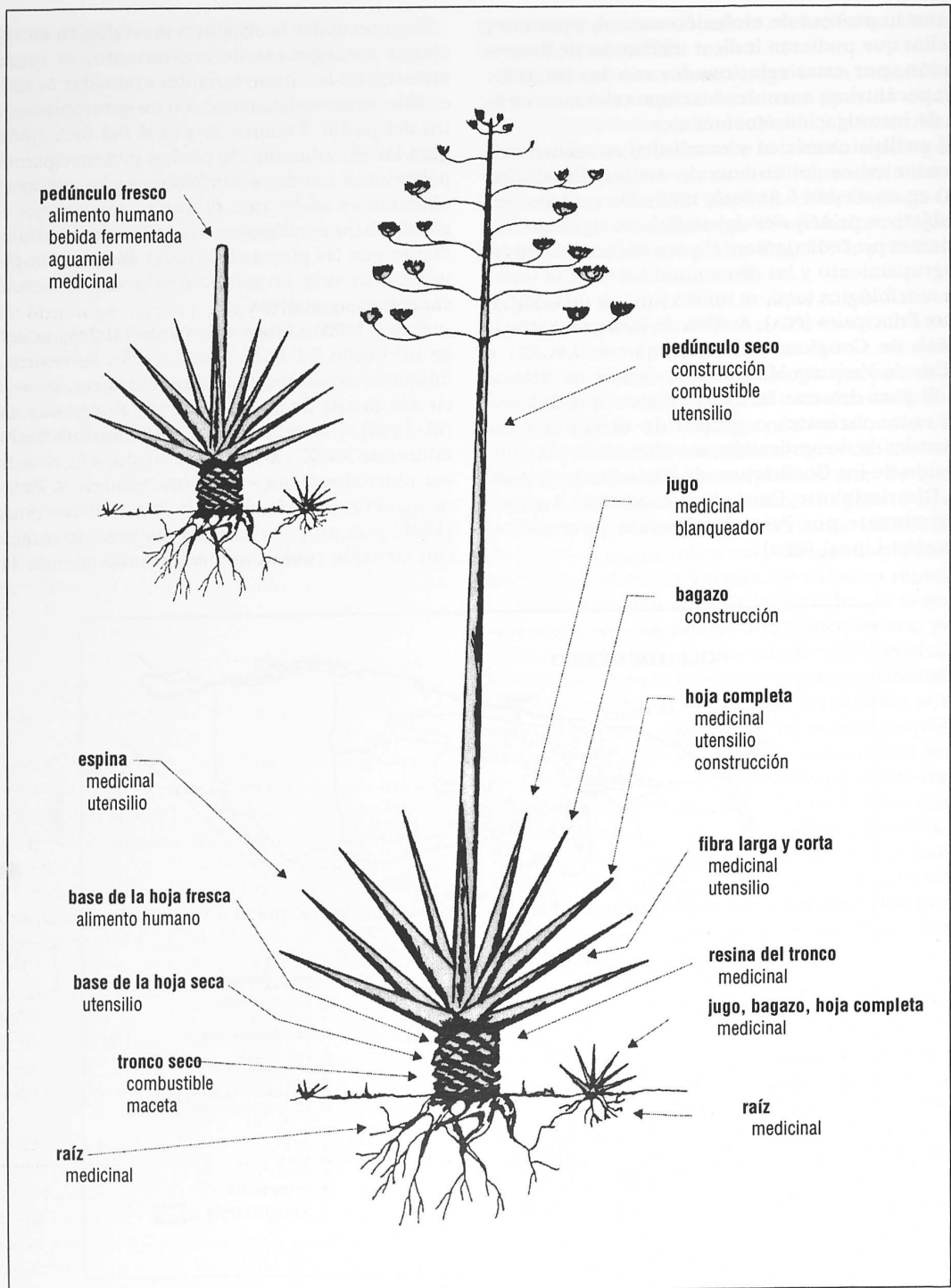


Figura 2. Usos tradicionales actuales de *A. angustifolia* y *A. fourcroydes* en Yucatán, México (modificada de Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1993).

racteres cualitativos. Del total de 66 caracteres, 44 fueron declarados ordenados, basándose en los resultados del análisis morfométrico de los síndromes de domesticación. El estadio del carácter ancestral fue declarado cero. Los caracteres usados, sus estadios y orden pueden consultarse en Colunga-GarcíaMarín (1996). La variante silvestre que crece en la zona de dunas costeras fue considerada como el grupo externo, ya que posiblemente sus poblaciones son las más antiguas dentro de la Península. Los resultados fueron evaluados con un análisis de remuestreo (*Boots-trap*) usando 100 réplicas. Con el fin de detectar las apomorfias, los caracteres fueron mapeados sobre el árbol más parsimonioso usando el programa Mac Clade, versión 3.0 (Maddison y Maddison, 1992).

#### *Evidencia isoenzimática*

El material analizado para esta fase fue: 1] 146 individuos crecidos en la colección de germoplasma del JBR cuyas madres pertenecían a 17 poblaciones de las nueve variantes evaluadas morfológicamente, 2] 54 individuos de la variedad cultivada Sak Ki, nacidos de semillas colectadas en dos poblaciones, y 3] 8 individuos de *A. angustifolia* procedentes de áreas fuera de la Península de Yucatán: Veracruz, Oaxaca y el Estado de México. La procedencia de las plantas madres de este material se presenta en la figura 1.

En ensayos preliminares, se probaron 24 sistemas isoenzimáticos en 11 sistemas de corrida (cuadro 1), usando 4 diferentes buffers de extracción: 1] el de Soltis *et al.* (1983) para helechos, 2] el de Stuber *et al.* (1988) para maíz, 3] el de Bennaceur *et al.* (1991) para dátil, y 4] un buffer preparado mezclando 100 ml del buffer del electrodo del sistema B de Stuber *et al.* (1988) para maíz con 3 g de sacarosa. Para estos ensayos, se usaron 3 individuos de cada una de las nueve variantes de la Península de Yucatán, con 5 repeticiones colectadas en diferentes épocas. El mejor buffer de extracción fue el de Soltis *et al.* (1983). Sólo 3 de los 24 sistemas enzimáticos mostraron actividad satisfactoria, buena resolución de las bandas y resultados consistentes (cuadro 1). Estos sistemas fueron: fosfatasa ácida (ACP) (E.C. 3.1.3.2), peroxidasa catódica (PRX) (E.C. 1.11.1.7), y malato deshidrogenasa (MDH) (E.C. 1.1.1.37). Los sistemas óptimos de corrida fueron: para la MDH el sistema D de Stuber *et al.*, (1988), para la ACP y la PRX, el sistema A también de Stuber *et al.* (1988). Los protocolos de tinción fueron: para la MDH el de Stuber *et al.* (1988), para la ACP y la PRX, los de Wendel y Weeden (1989) modificados por Colunga-GarcíaMarín *et al.* (en prensa).

Debido a la poliploidía, las bandas de actividad no pudieron asociarse a loci específicos, por lo que solo

se registró la presencia-ausencia de cada una de ellas. Para los individuos de la Península de Yucatán, se reconocieron 54 patrones diferentes de presencia-ausencia del conjunto de las 27 bandas encontradas. A cada uno de estos patrones o electrofenotipos isoenzimáticos se le asignó un número, y fue registrada su frecuencia para: 1] cada una de las variantes analizadas, 2] el grupo de las variantes silvestres y 3] el grupo de las cultivadas. A partir de estas frecuencias, se calculó el Índice de Shannon-Weaver ( $H'$ ) (1949) como un estimador de la diversidad genética de acuerdo con Chakraborty y Rao (1991). Siguiendo a Hutcheson (1970), citado por Poole (1974), se calculó el valor esperado de  $H'$ , su varianza y error estándar. A partir de estos cálculos se elaboraron las pruebas de t para comparar la diversidad de algunas de las variantes. Una vez obtenidos los índices de Shannon-Weaver, se partió la variación total a diferentes niveles usando un procedimiento del tipo  $F_{st}$  (Wright, 1978). Con el fin de analizar gráficamente la similitud de los patrones isoenzimáticos de las variantes, se realizó un análisis de UPGMA a partir de la matriz de ausencia/presencia de cada una de las bandas encontradas.

#### **Resultados y discusión**

##### *La relación hombre-agaves en Yucatán: pasado y presente*

La evidencia etnobotánica indicó que la diversidad de agaves cultivados en Yucatán se ha ido perdiendo paulatinamente como resultado de la intensificación de su cultivo con fines exclusivamente cordeleros. No contamos con referencias acerca de la diversidad generada por los mayas en el periodo prehispánico, pero suponemos que al menos era la misma, sino es que mayor, a la mencionada en los manuales agronómicos de fines del siglo XIX y principios del XX (de Echánove 1814; Regil y Peón, 1853; Espinosa 1860; Barba 1895-1896; Bolio 1914). De ocho variantes cultivadas descritas en estos manuales (una ya entonces apenas conocida), sólo se pudieron encontrar tres durante la exploración etnobotánica, una de ellas en poblaciones muy pequeñas.

Las descripciones agronómicas encontradas en estos manuales, sugieren que en el seno de la agricultura tradicional maya fueron generadas distintas variantes con base en una selección hacia diferentes tipos de fibra, destinada a diversos usos, así como a la adaptación de las variedades cultivadas a diferentes condiciones de suelo y precipitación. Esta selección redundó en variedades con características diferenciales agronómicas, morfológicas y del ciclo de vida. A partir de fines del siglo pasado, la lógica de producción in-

tensiva con fines únicamente cordeleros, desarrollada para atender las necesidades del mercado norteamericano, favoreció sólo a la variedad *Sak ki*, la cual produce mejor en los suelos pedregosos del noroeste del estado de Yucatán. Hacia 1915, durante el mayor auge henequenero, 300 000 ha del estado estaban cubiertas de henequén (López y Fuentes, 1984) lo cual representaba unos 900 millones de plantas de la misma variedad. Esta circunstancia canceló prácticamente las líneas evolutivas dirigidas a características de fibra y adaptaciones ecológicas que no fueran la de fibra para cordel, y los suelos pedregosos del noroeste de Yucatán.

Actualmente sólo pueden encontrarse tres variedades: *Sac ki* (SK), *Yaax ki* (YK) y una variedad a la que hemos llamado *Kitam ki* (KK). SK es la variedad de uso preferido para cordelería por su mayor producción de fibras, más largas y más gruesas. YK es considerada menos productiva pero con una fibra ligeramente más suave. KK es una variedad con muy poca fibra y más corta, pero más suave. YK es una variedad fácil de confundir con SK y por ello muchas veces se le puede encontrar en los planteles. Su cultivo intencional y el de KK sólo ocurre con fines artesanales en poblaciones muy pequeñas. KK es poco conocida entre los agricultores y, aunque se le encuen-

**Cuadro 1.** Sistemas isoenzimáticos probados para actividad y resolución de las bandas en tres variedades de henequén y seis variantes silvestres de *A. angustifolia* con 11 sistemas de corrida.

Abreviatura	Sistema enzimático	E.C. <sup>2</sup>	Actividad enzimática/resolución de las bandas <sup>1</sup>									
			Sistema A <sup>3</sup>	Sistema B <sup>3</sup>	Sistema C <sup>3</sup>	Sistema D <sup>3</sup>	Sistema 7 <sup>4</sup>	Sistema 8 <sup>4</sup>	Sistema R <sup>5</sup>	Sistema Histidina	Sistema Poulik <sup>6</sup>	Sistema PC <sup>7</sup>
ACP	Fosfatasa ácida	3.1.3.2	B/B	B/M	-	B/M	N/N	B/R	B/M	B/M	-	-
ALP	Fosfatasa alcalina	3.1.3.1	-	N/N	-	-	-	-	N/N	-	-	-
ADH	Alcohol deshidrogenasa	1.1.1.1	-	-	N/N	-	-	-	N/N	-	N/N	-
ADK	Adelinato quinasa	2.7.4.3	P/M	N/N	B/M	B/M	-	-	B/M	-	B/M	-
AMP	Aminopectidasa	3.4.11.1	-	P/M	N/N	-	-	B/R	N/N	-	N/N	-
AMY	Amilasa	3.2.1.1	-	N/N	-	-	-	-	-	-	-	-
CAT	Catalasa	1.11.1.6	N/N	-	-	-	-	-	-	-	-	-
DIA	Diaforasa	1.6.2.2	N/N	-	-	N/N	-	-	-	-	-	-
END	Endopeptidasa	3.4.	N/N	N/N	-	-	-	-	N/N	-	-	-
EST	Esterasa	3.1.1.1	B/M	R/R	P/M	-	-	-	R/R	-	N/N	-
FBA	Fructosa-bifosfato aldolasa	4.1.2.13	P/M	-	-	P/M	-	-	N/N	-	-	-
GDH	Glutamato deshidrogenasa	1.4.1.2	N/N	N/N	P/M	P/M	-	P/M	N/N	-	P/M	-
GOT	Glutamato oxaloacetato transaminasa	2.6.1.1	B/M	R/M	B/M	-	-	P/M	N/N	-	B/M	-
G6PDH	Glucosa 6-fosfato deshidrogenasa	1.1.1.49	N/N	-	B/M	N/N	-	-	N/N	-	B/M	-
GS	Glutamino sintetasa	6.3.1.2	N/N	-	-	-	-	N/N	-	-	-	-
HEX	Hexoquinasa	2.7.1.1	N/N	N/N	N/N	N/N	-	-	N/N	-	-	-
IDH	Isocitrato deshidrogenasa	1.1.1.42	N/N	P/M	N/N	B/M	-	-	N/N	N/N	-	-
MDH	Malato deshidrogenasa	1.1.1.37	B/R	B/R	B/R	B/B	B/M	B/R	B/M	B/B	-	-
PGI	Fosfoglucoisomerasa	5.3.1.9	-	R/M	B/M	B/R	B/M	R/M	B/M	-	B/M	-
PGM	Fosfoglucomutasa	5.4.2.2	N/N	N/N	N/N	B/R	-	-	N/N	N/N	-	-
PPO	Polifenol oxidasa	1.10.3.2	-	N/N	-	-	-	-	-	-	-	-
PRX	Peroxidasa anódica	1.11.1.7	N/N	B/R	B/M	B/R	-	B/R	N/N	-	N/N	B/R
PRX	Peroxidasa catódica	1.11.1.7	B/B	B/R	R/M	B/R	N/N	B/R	-	-	N/N	-
RBC	Ribulosa-bifosfato carboxilasa	4.1.1.39	N/N	-	-	-	-	-	B/R	-	B/M	-
SKD	Shikimato deshidrogenasa	1.1.1.25	N/N	N/N	N/N	B/R	-	-	N/N	-	-	-

<sup>1</sup>B = buena, R = regular, P = poca, M = mala, N = ninguna

<sup>2</sup>Número de la comisión de enzimas

<sup>3</sup>Stuber *et al.*, 1988

<sup>4</sup>Soltis *et al.*, 1983

<sup>5</sup>May, 1992

<sup>6</sup>Hakim-Elahi, 1981

<sup>7</sup>Buffer del electrodo: 0.065 mol/L de L-Histidina ajustando a pH = 8 con LiOH. Buffer del gel: una parte de buffer del electrodo y tres de agua.



tra exclusivamente de forma cultivada, muchos la confunden con el silvestre. El SK se corresponde claramente con la diagnosis de *A. fourcroydes* Lem. de Gentry (1982), pero aún hace falta ubicar taxonómicamente a YK y KK.

En cuanto al ancestro silvestre, *A. angustifolia*, los resultados de la exploración etnobotánica sugirieron que sus poblaciones podían agruparse en tres variantes: dunas costeras (D), selva baja caducifolia (SB) y selva mediana subcaducifolia (SM). Dentro de las poblaciones de la selva mediana, los artesanos que trabajan la fibra reconocen tres variantes de acuerdo a su calidad. En orden de mayor a menor calidad: *Chelem* blanco (CHB), *Chelem* verde (CHV) y *Chelem* amarillo (CHA). El CHB es considerado el más semejante al SK y el CHV al YK. Las evidencias etnohistóricas sugieren que estas variantes podrían representar clones en desuso de la época en que se cultivó el silvestre con fines textiles.

La exploración etnobotánica indicó, por otra parte, que el uso especializado de un solo producto del henequén, la fibra, es un esquema de aprovechamiento de la agroindustria henequenera y no de su utilización tradicional. Este uso especializado ha favorecido la fuerte crisis del cultivo al desplomarse la demanda cordelera. Bajo agricultura tradicional, se encontraron 41 modos de utilización, siendo el uso medicinal el que tiene más variedad de formas de uso (figura 2). Aún cuando actualmente el uso de la fibra es definitivamente el central en el cultivo del henequén, otros usos como el de combustible, material de construcción y medicinal, son de gran im-

portancia en la economía campesina. Uno de los usos más interesantes encontrados, es el aprovechamiento del tronco y el pedúnculo floral como alimento humano en épocas de escasez. Este uso pudo haber jugado un papel importante en los inicios del cultivo y domesticación de la especie, como es el caso de otros agaves mesoamericanos. El pedúnculo floral del silvestre presenta características semejantes a las del cultivado, lo cual, junto con el interés por la fibra, pudo ser otra motivación para iniciar su cultivo y selección. La posterior prevalencia de especies anuales en la agricultura de la región, posiblemente dejó atrás la importancia de henequén en la dieta del área, por lo que no se detectan diferencias significativas entre el domesticado y el silvestre en relación a su valor bromatológico y azúcares totales (cuadro 2).

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

#### Variación morfológica y tendencias de domesticación

El análisis de la variación morfológica, tanto en condiciones naturales como en condiciones homogéneas de crecimiento, indicó que las tres variantes silvestres encontradas en la exploración etnobotánica podrían ser clasificadas en dos ecotipos: el que incluye a D y SB, y el que incluye a las poblaciones SM. El ecotipo SM, y particularmente el CHB, es el que presenta las

**Cuadro 2.** Análisis bromatológico y de carbohidratos totales<sup>1</sup> de los pedúnculos de 0.60 m de longitud, de las inflorescencias de *A. fourcroydes* y *A. angustifolia* en dos localidades de Yucatán, México (modificado de Colunga-GarcíaMarín et al., 1993).

Localidad	Masa seca <sup>2</sup>	Carbohidratos totales <sup>2</sup>	Proteína <sup>3</sup>	Lípidos <sup>3</sup>	Fibra <sup>3</sup>	Ceniza <sup>3</sup>
<i>A. fourcroydes</i>						
Dzodzil	12.75	58.51	9.76	9.32	2.56	4.13
Telchac	13.37	56.41	8.92	8.67	1.71	4.4
Promedio	13.06	57.46	9.34	9	2.14	4.27
<i>A. angustifolia</i>						
Dzodzil	12.32	48.76	12.81	9.03	0.98	5.65
Telchac	13.05	52.62	11.29	8.44	2.77	7.77
Promedio	12.69	50.69	12.05	8.74	1.88	6.71

<sup>1</sup>Todos los datos presentados como porcentaje de masa seca.

<sup>2</sup>Los datos son el promedio de dos réplicas tomadas de la misma muestra de una planta.

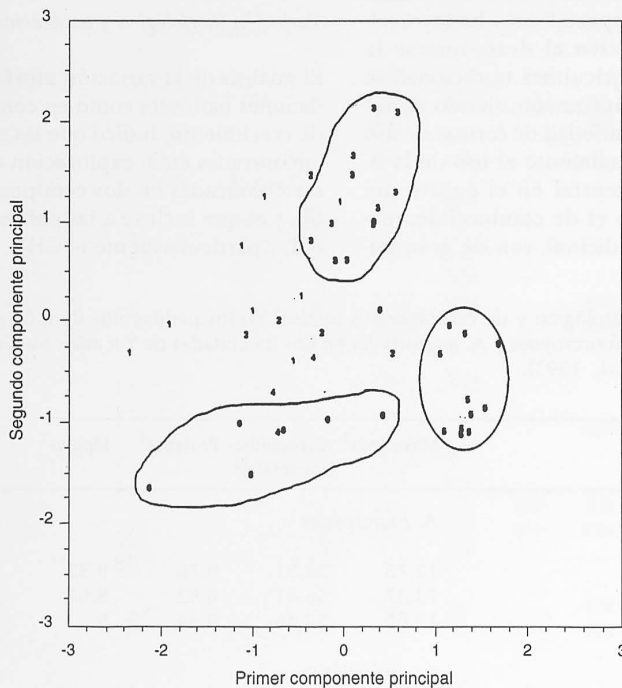
<sup>3</sup>Los datos son el promedio de tres plantas por localidad, con dos réplicas por planta.

características morfológicas más parecidas a los domesticados (fibras más largas y en mayor cantidad, e inflorescencias más grandes), mientras que el CHA es el más semejante a los silvestres. Estos resultados coinciden con la apreciación de los artesanos. En la figura 3 se muestra la relación entre todas las variantes silvestres en el espacio de los primeros dos componentes principales, en donde se pueden apreciar cuatro grupos: el de la variante CHB en la esquina inferior izquierda, el de SM en la esquina superior derecha, el del CHV en la parte baja de la gráfica, y el formado por los individuos de D, SB y CHA. Los caracteres con más peso en el primer componente son: largo de la hoja (0.29), número de dientes (0.25), perímetro de la base del pedúnculo (0.24), proporción entre el largo de los dientes y el largo de la hoja (-0.24), masa seca de la fibra (0.23), proporción entre el largo y ancho de los dientes (0.23). Los que tienen más peso en el segundo componente principal son: proporción entre el número de dientes y el largo de la hoja (-0.26), largo de la cápsula (0.23), número de semillas nor-

males (0.23) y proporción entre el número de semillas normales y el número de óvulos (0.23).

En las características indicadoras de domesticación, se observa una tendencia de mayor a menor en el sentido SK = YK > KK. Las dos primeras se diferencian de las silvestres en una dirección y magnitud similar que puede resumirse en cuatro síndromes de domesticación (por síndrome de domesticación nos referimos a una combinación de caracteres que resultan en una característica de interés antropocéntrico o relacionada al proceso de selección artificial): gigantismo, mayor fibrosidad, menor espinosidad y menor capacidad reproductiva (cuadro 3). Existe una correspondencia obvia entre estos síndromes y los intereses antropocéntricos que han guiado el proceso de selección artificial, por lo menos, durante el último siglo.

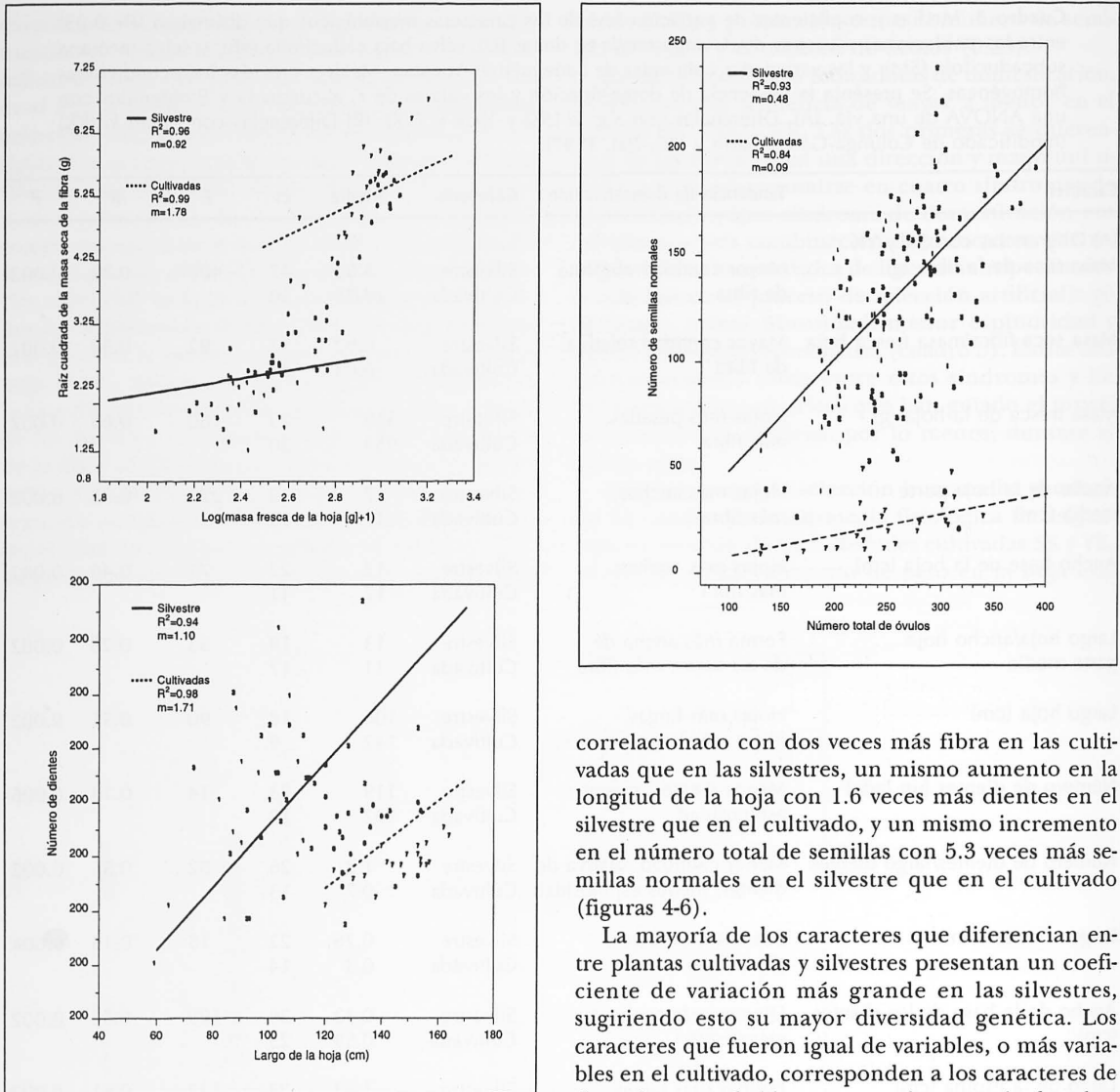
Aparentemente, la selección humana ha producido un cambio en la estrategia fisiológica de asignación de recursos de las variedades cultivadas SK y YK, ya que un mismo aumento de peso en la hoja está



**Figura 3.** Gráfica de los resultados del primero y segundo componente principal, del análisis de 46 individuos pertenecientes a todas las variantes silvestres de *A. angustifolia* en Yucatán, México, usando 55 caracteres vegetativos, de la inflorescencia, la flor y el fruto. El primero y segundo componente principal explican el 18% y el 14% de la variación total estandarizada. 1 = Dunas costeras (D), 2 = Selva baja caducifolia (SB), 3 = Selva mediana subcaducifolia (SM), 4 = *Chelem* amarillo (CHA), 5 = *Chelem* blanco (CHB), 6 = *Chelem* verde (CHV) (modificada de Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1997.).

**Cuadro 3.** Medias y coeficientes de variación (cv) de los caracteres morfológicos que distinguen ( $P < 0.05$ ) entre las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* en dunas (D), selva baja caducifolia (SB), y selva mediana subcaducifolia (SM); y las variedades cultivadas de henequén en Yucatan, Mexico, crecidas bajo condiciones homogéneas. Se presenta la tendencia de domesticación y los valores de  $F$ ,  $R$ -cuadrada y  $P$  obtenidos con una ANOVA de una vía. (A). Diferencias con *Sac ki* (SK) y *Yaax ki* (YK). (B) Diferencias con *Kitam ki* (KK) (modificado de Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1997).

Carácter	Tendencia de domesticación	Categoría	Media	cv	F	R <sup>2</sup>	P
(A) Diferencias con SK y YK							
Masa seca de la fibra (g)	Mayor cantidad absoluta de fibra	Silvestre	5.53	47	400	0.82	0.002
		Cultivada	28.23	30			
Masa seca fibra/masa fresca hoja	Mayor cantidad relativa de fibra	Silvestre	0.02	37	92	0.52	0.002
		Cultivada	0.03	21			
Masa fresca de la hoja (g)	Hojas más pesadas, más fibra	Silvestre	348	29	160	0.65	0.002
		Cultivada	954	30			
Ancho de la hoja parte media (cm)	Hojas más anchas, más fibra	Silvestre	7	18	223	0.72	0.002
		Cultivada	13	15			
Ancho base de la hoja (cm)	Hojas más anchas, más fibra	Silvestre	12	22	71	0.46	0.002
		Cultivada	17	11			
Largo hoja/ancho hoja parte media	Forma más ancha de de las hojas, más fibra	Silvestre	13	19	33	0.28	0.002
		Cultivada	11	17			
Largo hoja (cm)	Hojas más largas, fibras más largas	Silvestre	106	18	90	0.51	0.002
		Cultivada	142	9			
Número de dientes (un lado)	Menos dientes, menor espinosidad	Silvestre	119	23	14	0.14	0.006
		Cultivada	102	10			
Número de dientes/largo dientes	Menor cantidad relativa de dientes, menos espinosidad	Silvestre	1.2	26	82	0.5	0.002
		Cultivada	0.7	13			
Largo dientes (cm)	Dientes más largos, gigantismo	Silvestre	0.26	22	15	0.15	0.004
		Cultivada	0.3	14			
Ancho de la base de los dientes (cm)	Dientes más anchos, gigantismo	Silvestre	0.32	29	109	0.56	0.002
		Cultivada	0.59	23			
Largo de la espina (cm)	Espinas más largas, gigantismo	Silvestre	1.83	23	132	0.61	0.002
		Cultivada	2.84	13			
Ancho de la base de la espina (cm)	Espinas más anchas, gigantismo	Silvestre	0.35	14	370	0.81	0.002
		Cultivada	0.58	11			
Ancho base hoja/ ancho hoja parte media	Hojas con bases más angostas	Silvestre	1.6	21	26	0.23	0.002
		Cultivada	1.3	16			
Largo/ancho dientes	Forma más ancha de los dientes	Silvestre	0.83	26	63	0.43	0.0021
		Cultivada	0.52	21			
(B) Diferencias con KK							
Masa seca fibra/masa fresca hoja	Mayor cantidad relativa de fibra	Silvestre	0.02	37	19	0.24	0.002
		Cultivada	0.03	27			
Largo hoja/largo hoja parte media	Forma más ancha de la hoja, más fibra	Silvestre	14	19	12	0.16	0.002
		Cultivada	11	11			



**Figura 4-6.** Principales diferencias morfológicas entre las poblaciones cultivadas y las silvestres de *Agave* en Yucatán, México. *A. angustifolia* (silvestres): 1 = Dunas costeras (D), 2 = Selva baja caducifolia (SB), 3 = Selva mediana subcaducifolia (SM). Henequén (cultivadas): 7 = *Sak ki* (SK), 8 = *Yaax ki* (YK), 9 = *Kitam ki* (KK). 4. Índice de fibrosidad, i.e., masa seca de la fibra en función de la masa fresca de la hoja (modificada de Colunga-GarcíaMarín y May-Pat,1997.) 5. Índice de espinosidad, i.e., número de dientes en función del largo de la hoja (modificada de Colunga-GarcíaMarín y May-Pat,1997.) 6. Índice de capacidad reproductiva, i.e., número de semillas normales en función del número total de óvulos (modificada de Colunga-GarcíaMarín et al. 1996.).

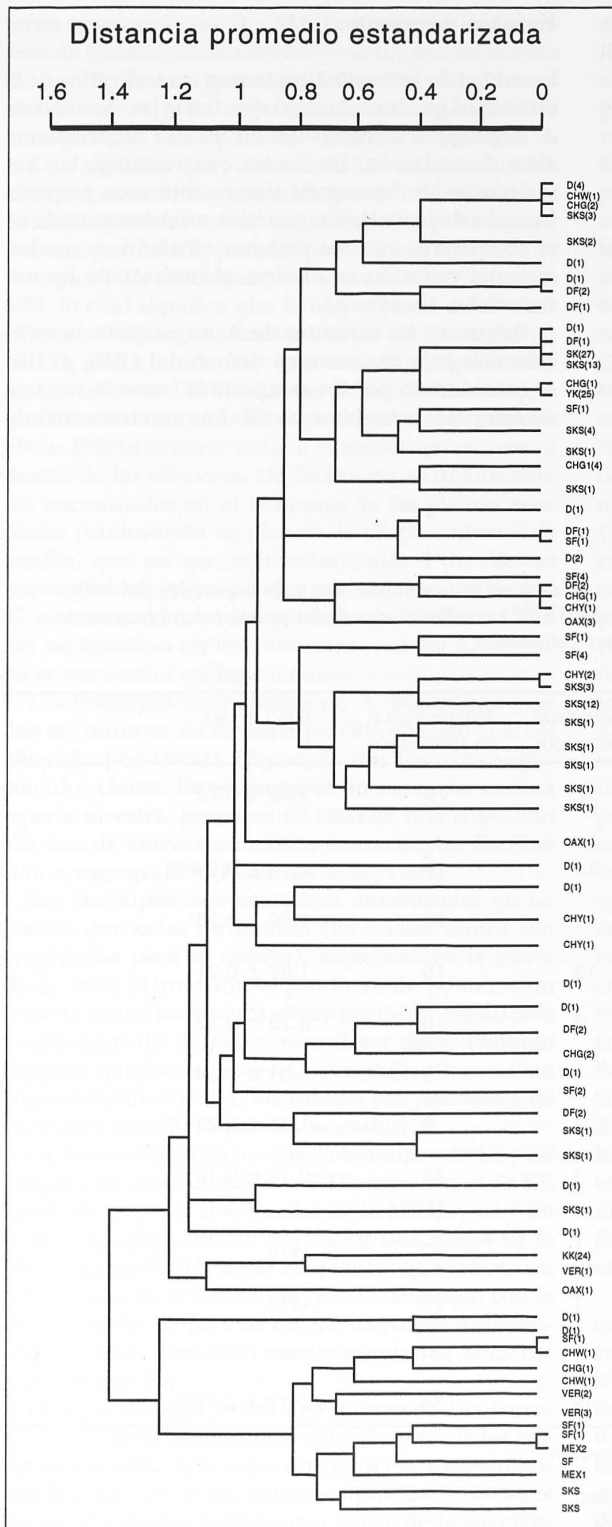
correlacionado con dos veces más fibra en las cultivadas que en las silvestres, un mismo aumento en la longitud de la hoja con 1.6 veces más dientes en el silvestre que en el cultivado, y un mismo incremento en el número total de semillas con 5.3 veces más semillas normales en el silvestre que en el cultivado (figuras 4-6).

La mayoría de los caracteres que diferencian entre plantas cultivadas y silvestres presentan un coeficiente de variación más grande en las silvestres, sugiriendo esto su mayor diversidad genética. Los caracteres que fueron igual de variables, o más variables en el cultivado, corresponden a los caracteres de flor y fruto, probablemente por la ausencia de selección artificial sobre ellos. La variante cultivada SK presentó un coeficiente de variación mayor en el peso de la fibra que en el largo de la hoja (cuadro 3), lo cual puede estar asociado al hecho de que la desfibración mecanizada ha impuesto un patrón muy estrecho en esta característica.

KK es la variedad cultivada más parecida a las silvestres. La información etnobotánica, y el tipo de diferencias morfológicas que tiene con ellas, sugieren un proceso de selección con dirección e intensidad distinta al de las otras variantes cultivadas.

Las mejores condiciones de crecimiento en el JBR repercutieron, para todas las variantes, en un decremento del coeficiente de variación promedio de to-





**Figura 7.** Dendrograma construido por un análisis de conglomerados jerárquicos (UPGMA) de una matriz de similitud calculada a partir de una matriz de presencia o ausencia de 27 bandas isoenzimáticas en 146 individuos pertenecientes a las variedades actuales de henequén, las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* en la Península de Yucatán, y 10 individuos silvestres de *A. angustifolia* externos a la Península: D = Dunas costeras, SB = Selva baja caducifolia, SM = Selva mediana subcaducifolia, CHA = *Chelem* amarillo, CHB = *Chelem* blanco (CHB), CHV = *Chelem* verde, SK = *Sak ki*, YK = *Yaax ki*, KK = *Kitam ki*. Los números entre paréntesis indican el número de individuos que son idénticos en ese grupo.

dos los caracteres morfológicos estudiados, un incremento en talla (especialmente en el largo de las hojas), una mayor cantidad de fibra y una menor espinosidad (ver cuadro 4 de Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1997). Esta respuesta positiva al cultivo pudo haber sido de gran importancia en las fases iniciales de la domesticación del henequén, ya que si por un lado existían poblaciones con características deseables para el hombre (en este caso las poblaciones SM), y por otro lado los caracteres deseables (menor espinosidad, hojas más largas y mayor cantidad de fibra) presentaban alta plasticidad y respuesta positiva al cultivo, entonces la selección de estas variantes y su cultivo, pudo ser el camino seguido por los antiguos mayas para la obtención del SK y el YK.

#### Variación isoenzimática

La evidencia isoenzimática, como un indicador de la diversidad genética, mostró que todas las variantes de *A. angustifolia* silvestres tienen niveles relativamente altos de variación. De forma contrastante, las tres variedades de henequén tienen una muy pequeña fracción de la variación genética total encontrada en el complejo y, con los sistemas enzimáticos usados, ninguna variación se observa al interior de las tres variedades (cuadro 4).

Dentro de las variantes de *A. angustifolia*, la variación más baja se encontró dentro del CHB, el cual es considerado por los campesinos como la variante silvestre más semejante al SK. Las variantes más di-

**Cuadro 4.** Número de fenotipos isoenzimáticos encontrados en cada variante y valores esperados del Índice de Shannon-Weaver  $E(H')$  calculados según Hutcheson (1970)  $\pm$  e.s. Resultados de las pruebas de t (de acuerdo a Hutcheson, 1970) para la comparación de algunas variantes.

Variante	Número total de fenotipos	Número total de individuos	$E(H') \pm$ e.s
<i>A. angustifolia</i> (todas las silvestres)	37	70	$3.06 \pm 0.12^1$
Dunas costeras (D)	14	19	$2.16 \pm 0.19^{2,3}$
Selva baja (SB)	6	10	$1.50 \pm 0.18^3$
Selva mediana (SM)	12	18	$1.97 \pm 0.21$
Chelem blanco (CHB)	2	10	$0.28 \pm 0.22$
Chelem amarillo (CHA)	4	5	$1.03 \pm 0.29$
Chelem verde (CHV)	6	8	$1.42 \pm 0.23$
Henequén (todas las cultivadas)	3	76	$0.16 \pm 0.10$
Sak ki (SK)	1	27	cero
Yaax ki (YK)	1	25	cero
Kitam ki (KK)	1	24	cero
Sac ki de semilla (SKs)	19	54	$2.17 \pm 0.18^4$

<sup>1</sup>Significativamente mayor ( $P < 0.001$ ) a la diversidad del henequén

<sup>2</sup>Significativamente mayor ( $P < 0.02$ ) a la diversidad de SB

<sup>3</sup>No significativamente diferente ( $P > 0.05$ ) a la diversidad de SM

<sup>4</sup>No significativamente diferente ( $P > 0.05$ ) a la diversidad de D

versas resultaron ser D y SM. La partición de los niveles de variación isoenzimática con un procedimiento del tipo  $F_{st}$  mostró que al no haber diversidad isoenzimática dentro de cada una de las variedades de henequén, su valor para las variedades cultivadas es 1. Esto significa que, estimando la variación genética con los sistemas isoenzimáticos usados, toda la variación genética se encuentra entre las poblaciones. Por otra parte, la  $F_{st}$  para las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* (excluyendo a las variantes *Chelem*) es 0.39, lo cual significa que la mayor parte de la variación genética se encuentra dentro de las variantes (61%), aún cuando hay una variación significativa entre variantes (39%). La partición de la variación genética total entre silvestres y cultivadas es demasiado obvia. Prácticamente toda la variación se encuentra dentro de las silvestres. De 38 fenotipos isoenzimáticos encontrados en el conjunto de las plantas estudiadas (excluyendo las plantas de SK procedentes de semilla, que no son cultivadas), sólo 3 de ellos se encuentran en las variedades cultivadas, mientras que 37 se encuentran en las poblaciones silvestres. Sólo hay un fenotipo en las cultivadas —el del KK— que no se encuentra en las silvestres.

Los fenotipos individuales de *A. angustifolia* pueden encontrarse de forma esparcida en todo el árbol obtenido por UPGMA (figura 7), sin formar conglomerados claros. Estos, como es de esperarse en una especie silvestre, perenne, de ciclo de vida largo, con alta tasa de entrecruzamiento y una amplia distribución ecogeográfica (Hamrick *et al.*, 1992).

Los fenotipos isoenzimáticos encontrados en las plantas derivadas de semilla (las cuales nunca son propiciadas para su cultivo), sugieren que la mayoría de estas plantas son el producto de polinización cruzada entre individuos silvestres de *A. angustifolia* y cultivados de *A. fourcroydes*. Estos datos también sugieren que las variantes *Chelem* pudieran tener un origen híbrido entre *A. angustifolia* y *A. fourcroydes*, tal y como es percibido por los artesanos.

La diferencia entre los electrofenotipos de SK y YK está sólo en una banda de la PRX, mientras el de KK difiere de estos en dos bandas de la MDH, y en 4 de la ACP. También difiere del YK en una banda de la PRX. Para la MDH, todas las plantas que crecen en la Península tienen el mismo electrofenotipo, con la excepción de las plantas de KK, cuyo electrofenotipo también se encontró en dos plantas de Veracruz y dos de Oaxaca.

El hecho de que exista una diferenciación isoenzimática a nivel poblacional entre las variedades cultivadas y las silvestres, pero no en los electrofenotipos de SK y YK con el de algunos individuos silvestres (figura 7), parece explicarse a partir de la sugerencia

de Harlan (1975) de que las diferencias morfológicas entre las plantas cultivadas y las silvestres son a menudo controladas por un pequeño número de genes.

La ausencia de variación isoenzimática dentro de las variedades cultivadas era de esperarse en una especie que siempre es propagada vegetativamente. La fracción extremadamente pequeña de la variación isoenzimática total contenida dentro de las variedades cultivadas es, sin embargo, el hallazgo principal de esta fase de la investigación. La pérdida de variación genética es común en las especies domesticadas (Doebley, 1989), pero en ninguno de los casos reportados tal reducción ha sido tan severa en relación al ancestro silvestre, tanto al interior como entre las variedades estudiadas. La pérdida de variación genética del henequén es, hasta cierto punto, una consecuencia natural del proceso de domesticación. Como Doebley (1992) ha señalado, parece ser una suposición razonable el que los primeros agricultores experimentaron sólo con un pequeña fracción de la variación presente dentro de las especies progenitoras de los cultivos actuales. Sin embargo, la reducción de la diversidad genética en henequén, ha sido llevada al extremo por el favorecimiento de una sola variante a través de métodos de propagación vegetativa. Esta reducción genética no ha podido compensarse con fuerzas tales como la introgresión a partir de los parientes silvestres, la hibridación de variedades cercanas, y el entrecruzamiento dentro de una misma variedad, fuerzas que suelen favorecerse dentro de la agricultura tradicional mesoamericana, y que no se sabe si fueron favorecidas en el pasado por los agricultores mayas, pero que ciertamente no se favorecen actualmente en el cultivo del henequén. En otras especies cultivadas propagadas vegetativamente, tales como *Opuntia*, el cultivo ocasional de plantas procedentes de semilla ha sido observado en sistemas agrícolas tradicionales (Colunga-GarcíaMarín *et al.*, 1986). Bajo las condiciones de cultivo que han imperado por lo menos durante el último siglo, la única fuente de variación genética del henequén tendría que haber sido el de las mutaciones somáticas. El papel de esta fuente de variación en la evolución de este cultivo, es un aspecto central que tendrá que dilucidarse.

La ausencia de variación genética en otras especies cultivadas de propagación vegetativa como manzana y plátano ya ha sido reportada, incluso usando técnicas como *DNA oligonucleotide fingerprinting*, las cuales reconocen la diversidad genética a un nivel muy fino (Nybom *et al.*, 1990; Kaemer *et al.*, 1992). Sin embargo, aún cuando en estos cultivos no se encontró variación dentro de los clones que conforman las distintas variedades, se trata de especies cultivadas para

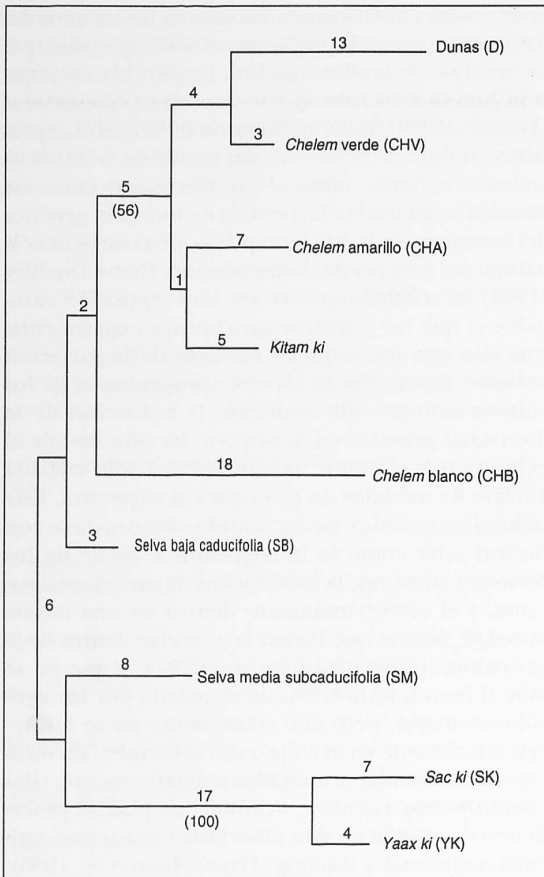
las cuales existen muchas variedades. Este no es el caso del henequén, para el cual el número de variedades cultivadas se redujo en este siglo de siete a tres, con dos de ellas casi extintas.

El caso del henequén parece ser un caso extremo de pérdida de variación genética de un cultivo tradi-

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

#### Relaciones filogenéticas

Las relaciones evolutivas entre las variantes silvestres y cultivadas que crecen dentro de la Península de Yucatán, inferidas tanto de la evidencia morfológica como isoenzimática, son consistentes con los datos etnobotánicos y de variación morfológica. Dos tendencias de domesticación en las variedades actuales de henequén pueden observarse en el análisis cladístico basado en datos morfológicos (figura 8): la del SK y YK, seleccionadas por sus fibras más gruesas, largas y abundantes, y por tanto más adecuadas para la industria cordelera, cuyo grupo hermano es la variante silvestre de SM, y la de KK, la cual está prácticamente extinta en Yucatán, seleccionada por sus fibras más suaves y más adecuadas a usos textiles. Dentro de esta tendencia de domesticación, el CHB fue probablemente incluido a principios de este siglo, siendo abandonado su cultivo más tarde. Aún cuando KK es una variedad cultivada en Yucatán, y no puede encontrarse en ambientes naturales, se agrupa con las variantes silvestres cuando se analizan sus caracteres morfológicos. Esto puede deberse a la selección de caracteres silvestres en esta variante (por ejemplo fibras más suaves). Sin embargo, el hecho de que KK tenga un electrofenotipo de la MDH diferente a todas las plantas silvestres y cultivadas de Yucatán, y similar al de algunas plantas silvestres de Oaxaca y Veracruz, podría apoyar la hipótesis de que KK es una variante silvestre introducida recientemente a la Península para su cultivo. El hecho de que SK y YK tengan el mismo electrofenotipo que algunas plantas silvestres de la Península apoya la hipótesis de su origen a partir de estas poblaciones. El agrupamiento de las poblaciones de SM como su grupo hermano, por su parte, apoya la hipótesis de su origen a partir de esta variante. El mapeo de los caracteres indicó que las apomorfias (no indicadas en la figura), son precisamente aquellos caracteres que forman parte de los síndromes de domesticación encontrados en los análisis de la variación morfológica. El bajo soporte del análisis de remuestreo (*bootstrap*) de la mayoría de las ramas sugiere una cantidad importante de homoplasia en los datos.



**Figura 8.** Relaciones filogenéticas de las variedades actuales de henequén y las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* en la Península de Yucatán, basadas en 66 caracteres morfológicos. Único árbol más parsimonioso encontrado con una búsqueda exhaustiva. Árbol enraizado con la técnica del punto medio. Longitud del árbol = 112 pasos; Índice de Consistencia (IC) = 0.804 (IC = 0.716 excluyendo caracteres no informativos); Índice de Homoplasia (IH) = 0.295 (IH = 0.314 excluyendo caracteres no informativos); Índice de Retención (IR) = 0.639. La longitud se muestra arriba de las ramas. Los valores del análisis de remuestreo (*Bootstrap*) basado en 100 réplicas y por arriba de 50 %, se muestran entre paréntesis abajo de las ramas.



Los resultados obtenidos en este estudio concuerdan con las predicciones que, según Doebley (1989), se puede hacer en un estudio isoenzimático de variación genética, si la forma silvestre estudiada es ancestral al cultivo: 1] el cultivo cae dentro del intervalo de variación de su supuesto progenitor (en este estudio los electrofenotipos de SK y YK son los mismos que los de algunas plantas silvestres de Yucatán), 2] el cultivo posee un subconjunto de la diversidad alélica encontrada dentro de su progenitor (en nuestro caso sólo un fenotipo por cultivar), y 3] además de que el cultivo tiene menos variación que el progenitor, dicha variación está distribuida de forma diferente. Para el caso de las plantas cultivadas hay más variación entre variedades que dentro de las variedades, mientras que en el caso de las silvestres ocurre lo contrario.

### Perspectivas

La escasa variación encontrada dentro de las variedades cultivadas, con los sistemas enzimáticos analizados, pone en relieve la necesidad de mantener una colección viva de este germoplasma para preservar la poca diversidad aún existente, así como la de las variantes silvestres recolectadas por su fibra por los artesanos. Esta colección es actualmente mantenida en el Jardín Botánico Regional del CICY.

La búsqueda de variación genética dentro de las variedades de henequén cultivadas actualmente, será un aspecto de gran relevancia para el futuro mejoramiento del cultivo, así como para dilucidar el papel que han tenido las mutaciones somáticas en la evolución de esta especie, ya que bajo las estrategias de cultivo utilizadas, por lo menos durante el último siglo, ésta ha sido la única fuente posible de variación. Detectar variación genética dentro de estas variedades parece sin embargo difícil, ya que posiblemente el tiempo transcurrido desde que apareció el cuello de botella podría ser demasiado corto para permitir una acumulación detectable de mutaciones somáticas. Actualmente se está llevando a cabo una investigación de su variación genética con la técnica de "Polimorfismo en el Largo de Fragmentos Amplificados" (AFLP - *Amplified Fragment Length Polymorphism*), en colaboración con investigadores de la Unidad de Biotecnología del CICY.

Otro aspecto importante para buscar la conservación del acervo genético de las variedades cultivadas será el fomento de un esquema más amplio de aprovechamientos, y no sólo el cordelero, de modo que se propicie la utilización de todas las variedades, e incluso se impulse el desarrollo de más diversidad genética. Bajo la lógica de la agricultura tradicional maya, la selección y mantenimiento de diversas varie-

dades de henequén estaba probablemente ligada al aprovechamiento integral que hacían de él, así como a su cultivo dentro de una área geográfica mayor a la actual. Las características diferenciales de las variedades cultivadas aún existentes, en cuanto a calidad de fibra, características biológicas, y adaptación al medio, nos indican que es necesario evaluar este material en relación a su potencial en mejoramiento genético y utilización en nuevos productos que pudieran ser de interés para la agroindustria henequenera. La variedad favorecida en el último siglo para la producción de hilo agrícola, no es necesariamente la más adecuada para otros usos potenciales, como la producción de otros materiales derivados de la fibra, celulosa química, alcohol, papel, saponinas u otros productos químicos naturales.

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

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

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

Las diferencias en las propiedades físicas de la fibra entre las variedades domesticadas y las poblaciones silvestres, es un aspecto de gran interés para el entendimiento de las tendencias evolutivas de este cultivo y sus usos potenciales. Este trabajo se encuentra actualmente en curso en una colaboración con la Unidad de Materiales del CICY. La gran variedad de usos tradicionales del henequén nos sugiere la posibilidad de emular esta manera integral de aprovechamiento del henequén bajo nuevos desarrollos tecnológicos. Su amplia gama de usos medicinales nos indican la posibilidad de encontrar otros principios activos de interés para la industria farmacéutica, además de las sapogeninas como fuente de esteroides. Los contenidos de azúcares y de fibra del tronco y del pedúnculo floral, abren perspectivas de utilización de estas estructuras actualmente desaprovechadas, que se pudren o son quemadas cuando termina el aprovechamiento de las hojas de la planta, y que podrían destinarse, por ejemplo, a la industria del alcohol y el papel.

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

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

Relacionado con la problemática anterior, tenemos el hecho de que otros tres cultivos de importancia económica como bebidas alcohólicas, como son el tequila,

el mezcal y el bacanora, parecen haberse derivado del mismo complejo genético que el henequén, es decir, del gran complejo de poblaciones incluidas en la especie *A. angustifolia*. En el mismo caso se encuentran otros cuatro cultivos de fibra: *A. angustifolia* var. *letonae* (Taylor) Gentry, *Agave angustifolia* var. *nivea* (Trel.) Gentry, *A. angustifolia* var. *deweyana* (Trel.) Gentry y *A. sisalana* Perrine, así como la especie ornamental *A. angustifolia* var. *marginata* Hort. La metodología aplicada para el caso de henequén podría usarse para dilucidar el proceso evolutivo de estos cultivos y su relación con el complejo *A. angustifolia*, ilustrándose así un caso de domesticación múltiple en una área continua. Como producto de esta investigación, podrá hacerse una reestructuración taxonómica formal del complejo silvestre-cultivado, que refleje las relaciones evolutivas encontradas, y que abarcará buena parte de la Sección Rigidæ del género *Agave*. Este proyecto se está iniciando.

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

Finalmente, tenemos que el entendimiento de la evolución y diversificación de los cultivos perennes podrá enriquecerse con la comprensión de los procesos evolutivos involucrados en esta especie, ya que a la fecha este tipo de modelos han sido poco estudiados.

#### Agradecimientos

Diferentes personas enriquecieron esta investigación con sus ideas y opiniones críticas: Daniel Zizumbo, Efraím Hernández-Xolocotzi, Daniel Piñero, Luis Eguiarte, Robert Bye, Roger Orellana, Roger Ashburner, Ezequiel Ezcurra, Lawrence Kaplan, Karl Niklas, Neil O. Anderson, Karen H. Clary, David Bogler, Germán Carnevalli, Valeria Souza, Ken Oyama, Marlene de la Cruz, Victor Chávez, Rolando Cardena, Mario Sumano y los árbitros anónimos de los artículos publicados. Conté con el eficiente apoyo técnico de Filogonio May, Enrique Estrada, Lamberto Sulub, Julián Coello, Lida Espejo, Lilia Fuente y Rossana Marrufo. Nidia Pérez me entrenó en la técnica de zimografía en geles de almidón. Algunas fases del proyecto fueron apoyadas con financiamiento de la Comisión Nacional de Biodiversidad (CONABIO), el Jardín Botánico de Nueva York-Programa PREBELAC, la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM)-Programa PADEP, y del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACY)-Programa de Cátedras Patronales de Apoyo al Doctorado.

## Literatura citada

- Barba R. 1895-1896. El henequén en Yucatán. *Boletín de la Sociedad Agrícola Mexicana*. Num. 19 y 20.
- Bennaceur M., Lanaud M. C., Chevallier H. y Bounaga N. 1991. Genetic diversity of the date palm (*Phoenix dactylifera* L.) from Algeria revealed by enzyme markers. *Plant Breeding* **107**: 56-69.
- Bolio A.J.A. 1914. *Manual práctico del henequén, su cultivo y explotación*. Empresa Editorial Católica, S.A. Mérida, Yucatán.
- Casas A. y Caballero J. 1996. Traditional management and morphological variation in *Leucaena esculenta* (Fabaceae: Mimosoideae) in the Mixtec Region of Guerrero, Mexico. *Economic Botany* **50**: 167-181.
- Casas A., Pickersgill B., Caballero J. y Valiente-Banuet A. 1997. Ethnobotany and domestication in Xoconochtlí, *Stenocereus stellatus* (Cactaceae) in the Tehuacán Valley and La Mixteca Baja, México. *Economic Botany* **51**: 279-292.
- Cazaurang M.N., Peraza S.R., y Cruz C.A. 1990. Dissolving-grade pulps from Henequen fibers. *Cellulose Chemistry Technology*. **24**: 629-638.
- Castorena-Sánchez I., Escobedo R.M., y Quiroz A. 1991. New cytotaxonomical determinants recognized in six taxa of *Agave* in the sections *Rigidae* and *Sisalanae*. *Canadian Journal of Botany*. **69**: 1257-1264.
- Colunga-GarcíaMarín P. 1996. Origen, variación y tendencias evolutivas del henequén (*Agave fourcroydes* Lem.). Tesis para obtener el grado de Doctora en Ecología. Instituto de Ecología-UACPyP/CCH. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Colunga-GarcíaMarín P., Coello-Coello J., Eguiarte L.E., y Piñero D. Isozymatic variation and phylogenetic relations between henequén *Agave fourcroydes* Lem. and its wild ancestor *A. angustifolia* Haw. *American Journal of Botany*. En prensa.
- Colunga-GarcíaMarín P., Espejo-Peniche L., y Fuente-Moreno L. 1993. Agave studies in Yucatan, Mexico II. Nutritional value of the inflorescence peduncle and incipient domestication. *Economic Botany* **47**: 328-334.
- Colunga-GarcíaMarín P., Estrada-Loera E. y May-Pat F. 1996. Patterns of morphological variation, diversity, and domestication of wild and cultivated populations of *Agave* in Yucatan, Mexico. *American Journal of Botany* **83**: 126-140.
- Colunga-GarcíaMarín P., Hernández-Xolocotzi E., y Castillo-Morales A. 1986. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío Guanajuatense. *Agrociencia* **65**: 7-49.
- Colunga-GarcíaMarín P., y May-Pat F. 1992. El sistema milpero y sus recursos genéticos. En: Zizumbo-Villarreal D., Ramussen Ch., Arias-Reyes L.M., y Terán-Contreras S. Edrs. *La modernización de la milpa en Yucatán: utopía o realidad*. CICY-DANIDA. Mérida, Yucatán, 97-134.
- Colunga-GarcíaMarín P., y May-Pat F. 1993. Agave studies in Yucatan, Mexico. I. Past and present germplasm diversity and uses. *Economic Botany* **47**: 312-327.
- Colunga-GarcíaMarín P., y May-Pat F. 1997. Morphological variation of henequen germplasm and its wild ancestor under uniform growth conditions: diversity and domestication. *American Journal of Botany*. **84** (11): 1449-1465.
- Cruz C., Orellana R. y Robert M.L. 1985. Agave research progress in Yucatan. *Desert Plants* **7**: 71-73, 80, 89-92.
- Chakraborty R. y Rao C.R. 1991. Measurements of genetic variation for evolutionary studies. En: Rao C.R. y Chakraborty R. Edrs. *Handbook of statistics*. Elsevier Science Publishers B.V, **8**: 271-316.
- de Echánove P.A. 1814. Cuadro estadístico de Yucatán en 1814. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística*: 40-79.
- Dharamshaktu N.S. y Menon P.K. M. 1983. Larvicidal property of three species of genus *Agave* (Fam: Amaryllidaceae). *Journal of Communicable Diseases* **15**:135-137.
- Dharmshaktu N.S., Prabhakaran P.K., y Menon P.K.M. 1978. Laboratory study on the mosquito larvicidal properties of leaf and seed extract of the plant *Agave americana*. *Journal of Tropical Medicine and Hygiene* **90**: 79-82.
- Darwin Ch. 1859. *El origen de las especies*. Tomo I. Universidad Nacional Autónoma de México. México. (1969).
- Doebley J. 1989. Isozymic evidence and the evolution of crop plants. En: Soltis D.E. y Soltis P.S. Edrs. *Isozymes in Plant Biology*. Advances in Plant Sciences Series. Dioscorides Press, Portland, OR, **4**: 165-191.
- Doebley J. 1992. Molecular Systematics and Crop Evolution. En: Soltis P.S., Soltis D.E. y Doyle J. Edrs. *Molecular Systematics of Plants*. Chapman and Hall. New York, NY, 202-222.
- Dobzhansky T. 1975. *Genética del proceso evolutivo*. Editorial Extemporáneos. México.
- Espinosa J.D. 1860. *Manual de mayordomos de las fincas rústicas de Yucatán*. Imprenta del autor. Mérida, Yucatán.
- García de F. A. y A. de Sicilia. 1984. *El mercado mundial de las fibras duras*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán.
- García-Mendoza A., Colunga-GarcíaMarín P. y Bye R. 1993. Los usos de *Agave angustifolia* Haw., ancestro silvestre del henequén, en toda su área de distribución geográfica. En: Peniche-Rivero P. y Santamaría-Basulto F. Edrs. Memorias de la Conferencia Nacional sobre el Henequén y la Zona Henequenera de Yucatán. Gob. del Edo. de Yucatán-CONACYT-UADY-INIFAP. Mérida, Yucatán, 92-112.
- Gentry H. S. 1982. *Agaves of continental North America*. University of Arizona Press, Tucson, AZ.
- Hakim-Elahi A. 1981. Temporal changes in the population structure of the slender wild oat (*Avena barbata*) as measured by allozyme polymorphism. Ph.D. Thesis. University of California, Davis, CA.

- Harlan J.R. 1975. *Crops and man*. Crop Science Society of America, Madison, WI.
- Hasson L. 1984. El desarrollo de la producción de fibras duras. En: García de F. A. y de Sicilia A. (Edrs). *El mercado mundial de las fibras duras*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, 11-20.
- Hernández-Xolocotzi E. 1970. *Exploración etnobotánica y su metodología*. Colegio de Postgraduados, Escuela Nacional de Agricultura. Chapingo, Estado de México.
- Hutcheson K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon Formula. *Journal of Theoretical Biology* **29**: 151-154.
- Kaemer, D., Afza R., Wiesing K., Kahal G., y Novak F.J. 1992. Oligonucleotide and amplification fingerprinting of wild species and cultivars of banana (*Musa* spp.) *Bio/technology* **10**: 1030-1035.
- Krishna-Reddy V. y Reddy S.M. 1987. Screening of indigenous plants for their antifungal principle. *Pesticides* **21**:17-18.
- López-Huebe R. y A. García de F. 1984. *Manual de información básica de la región henequenera de Yucatán*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán.
- Maddison, W.P. y Maddison D.R. 1992. Mac Clade, version 3.0. Sinauer, Sunderland, MA.
- May B. 1992. Starch gel electrophoresis of allozymes. En: Hoelzel A.R. Ed. *Molecular genetic analysis of populations*. Oxford University Press, New York, NY: 1-28.
- Meloan C.E. y Pomeranz Y. 1980. Food analysis laboratory experiments. The AVI Publishing Company Inc., Westport, CT.
- Nybom H., Rogstad S.H. y Schaal B.A. 1990. Genetic variation detected by use of the M13 "DNA fingerprint" probe in *Malus*, *Prunus* and *Rubus* (Rosaceae). *Theoretical and Applied Genetics* **79**: 153-156.
- Orellana R., Villers L., Franco V., y Ojeda L.. 1985. Algunos aspectos ecológicos de los Agaves de la Península de Yucatán. En: Cruz C., del Castillo L., Robert M.L., y Ondarza R.N. Edrs. *Biología y aprovechamiento integral del Henequén y otros Agaves*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán, 39-54.
- Poole R. W. 1974. *An Introduction to Quantitative Ecology*. McGraw-Hill Series in Population Biology. New York, NY.
- Regil J.M. y Peón A.M. 1853. Estadística de Yucatán. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística* **3**: 237-338.
- Ruz A. 1981. *El Pueblo Maya*. Salvat Editores. México.
- SAS. 1988. SAS/STAT user's guide, release 6.03 edition. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Schwanitz F. 1966. *The origin of cultivated plants*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Shannon C.E. y Weaver W. 1949. *The mathematical theory of communication*. The University of Illinois, Urbana, Chicago, London.
- Shoeb H.A., Hassan A.A., y El-Askalany M.A. 1984. The molluscicidal properties of some Agavaceae, *Agave kochovii* and *Agave angustifolia* (sabbar afrangi) on *Lymnaea* snails. *Assiut Veterinary Medical Journal* **13**:349-354.
- Soltis D.E., Haufler C., Darrow D., y Gastony G. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. *American Fern Journal* **73**: 9-26.
- Stevens, P. F. 1991. Character states, morphological variation, and phylogenetic analysis: a review. *Systematic Botany* **16**: 553-583.
- Stuber C.W., Wendel J.F., Goodman M.M., y Smith J.S.C. 1988. Techniques and scoring procedures for starch gel electrophoresis of enzymes from maize (*Zea mays* L.). Technical Bulletin 286, North Carolina State University, Raleigh, NC.
- Swofford D.L. 1993. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, version 3.1. Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign, IL.
- Thorpe, R. S. 1984. Coding morphometric characters for constructing distance Wagner networks. *Evolution* **38**: 224-255.
- Wendel J.F. y Weeden N. F. 1989. Visualization and interpretation of plant isozymes. En: Soltis D.E. y Soltis P.S. Edrs. *Isozymes in plant biology*. Advances in Plant Sciences Series. Dioscorides Press, Portland, OR, **4**: 5-45.
- Wright S. 1978. *Variability within and among natural populations*. *Evolution and the genetics of populations*. Volumen 4. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- Zárate S. 1997. Domestication of cultivated *Leucaena* (Leguminosae) in Mexico: the sixteenth century documents. *Economic Botany* **51**: 238-250.