LA DOMESTICACIÓN DE *LEUCAENA* (FABACEAE, MIMOSOIDEAE) EN MÉXICO

SERGIO ZÁRATE PEDROCHE

Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 95-3, Morelia Michoacán, 58089, México. email: szarate@miranda.ecologia.unam.mx

Resumen. Se analiza el proceso de domesticación de algunas especies de *Leucaena* (Fabaceae, Mimosoideae) en México integrando evidencia taxonómica, fitogeográfica, arqueobotánica, etnohistórica, etnobotánica y genética (isoenzimas). Se propone un modelo del proceso de domesticación para estos árboles y arbustos. El modelo intenta explicar cómo avanzó este proceso mediante la propagación por semillas, tomando en cuenta la longitud del ciclo de vida y la polinización abierta. Estas características coinciden en la mayoría de los árboles frutales domesticados en Mesoamérica pero contrasta con la propagación vegetativa de los primeros árboles domesticados en el Medio Oriente. Los resultados de esta investigación sugieren que, si bien el favorecimiento *in situ* y el cultivo conducen a mantener a cierto nivel la calidad de los productos deseados en las condiciones locales (aunque a un paso lento), sólo mediante la difusión es posible mejorar dicha calidad. Esta difusión sería responsable de la fundación de cultivos, y debe continuarse o se corre el riesgo de perder la calidad, la productividad, o ambas. Los cultígenos se obtienen mediante un extenso muestreo selectivo de poblaciones naturales y manejadas. A escala local, la difusión y el manejo generan variantes.

Palabras clave: domesticación de árboles, *Leucaena*

Abstract. This paper reviews multidisciplinary information about the domestication process of some species of *Leucaena* (Fabaceae, Mimosoideae) in Mexico. Taxonomical, phytogeographical, archaeobotanical, ethnohistorical, ethnobotanical and genetical (isoenzymes) information was integrated in a model of the domestication process of these trees and shrubs. The model is directed to answer how domestication was achieved by means of seed propagation, given the length of the life cycle and predominant open pollination. Most early domesticated trees in Mesoamerica present these characteristics, in contrast with vegetative propagation which was typical of early domesticated trees in the Middle East. Results of this research suggest that, while *in situ* tolerance and cultivation lead to the maintenance of desired product quality (although at a slow rate), only by diffusion is it possible to enhance such quality. Diffusion would result in the establishing of cultivation, and it must prevail in order to avoid loss of quality, productivity, or both. Cultigens are obtained through an extensive selective sampling; locally, diffusion and management generate variants.

Key words: tree domestication, *Leucaena*

Leucaena Benth. es un género de árboles y arbustos perteneciente a la subfamilia Mimosoideae, familia Fabaceae, con dos secciones: *Macrophylla* (Benth.) Zárate (1994) y *Leucaena*. Las poblaciones nativas de ambas secciones se distribuyen en América, en las regiones subtropical (sur de Estados Unidos de América, norte de México) y tropical (México, Centroamérica, y el noroeste de Sudamérica). En Colombia, Ecuador, Perú y Argentina sólo existen especies nativas de la sección *Macrophylla*. La máxima diversi-

dad del género se distribuye en el centro y sur de México, donde el estado con más especies es Oaxaca (Zárate, 1982, 1994). En el Caribe insular, y mundialmente en el trópico, hay poblaciones naturalizadas de varias especies de *Leucaena*. El género continúa siendo objeto de estudios taxonómicos (Zárate, 1994; Hughes, 1998).

En México se encuentran algunos taxa de *Leucaena* que han sido objeto de manejo y selección humana por un tiempo prolongado. Los *guajes* —del náhuatl, *uaxin* (Siméon, 1984), árbol y vaina de *Leu-*

caena— son recolectados y cultivados y se usan como alimento y en otras formas. Su domesticación tradicional presenta un interés especial en el contexto de los cultígenos de origen mesoamericano. Por ser un árbol propagado por semillas, su selección artificial enfrenta el prolongado desarrollo necesario para que la planta alcance su expresión plena, además de la polinización abierta. Se ha planteado que en Medio Oriente la propagación vegetativa fue esencial para la domesticación de las plantas leñosas (i.e., olivo, vid, granada, etc.), las cuales aparecen en el registro arqueológico después de los cereales y legumbres anuales. También se sostiene que hasta la llegada de las técnicas de injerto desde el oriente, probablemente de China, no fue posible lograr con éxito la selección en cultivo de árboles propagados por semillas como la manzana (Zohary y Spiegel-Roy, 1975; Spiegel-Roy, 1985; Zohary y Hopf, 1988).

La propagación por semilla es común en muchos de los árboles frutales domesticados en Mesoamérica. La pregunta crucial es entonces ¿cómo lograron los pueblos mesoamericanos la domesticación de frutos propagados por semillas? Aquí se intenta responder a esta pregunta analizando los casos de las especies cultivadas de *Leucaena*.

La domesticación como proceso evolutivo

Se ha definido a la domesticación como un estado de las plantas en el cual les es imposible dispersarse sin la ayuda del cultivador. Mientras que una planta es *cultivada* en forma instantánea, el ser *doméstica* requiere un largo periodo de selección (Heiser, 1969). Otras definiciones ven a la domesticación como un proceso gradual, que no difiere de la evolución de las plantas según el modelo neodarwiniano (Harlan, 1975). Para otros autores es importante la intensidad de la relación en cuanto a la percepción de la planta (Kimber, 1978; Bye, 1979; Davis, y Bye, 1982). Esta tendencia ha llevado a ampliar el concepto de *domesticación* más allá del de *cultivo*, insertándolo así en el concepto todavía más amplio de *manejo* (Ford, 1985; Casas *et al.*, 1997; Colunga y Zizumbo, 1993). Algunos consideran que el proceso sólo se inicia con el cultivo, y después de un número de generaciones, las plantas llegan a depender de la gente para su dispersión (Harlan, 1975; Blumler y Byrne, 1991; Hammer, 1988). Otros también investigan la posibilidad de su inicio a partir de cambios genéticos inducidos por formas de manejo, previo al cultivo (Ford, 1985; Blumler y Byrne, 1991; Casas *et al.*, 1997). En este trabajo se adopta la definición de domesticación como un proceso evolutivo análogo al que ocurre en las poblaciones naturales, pero activado por el manejo humano. El manejo, en

sentido amplio, activa procesos evolutivos al modificar el ambiente (físico y biótico) y al seleccionar y tomar muestras a distintos niveles del ciclo de vida (propágulos, plántulas, individuos reproductivos, cosecha, etc.). Dicho proceso está determinado por la variabilidad inicial y capacidad de respuesta genética de las plantas; la extensión espacial y temporal (selección extensiva, selección local) e intensidad (formas de selección *in situ*) del muestreo de la variación natural originaria; el número de individuos por unidad de tiempo que pueden ser manejados (el número de generaciones que es posible manejar). La selección artificial dirige la fijación de características útiles, pero es limitada por la variación presente y su efectividad depende de factores genéticos de las plantas, incluyendo las formas de reproducción, el tipo de herencia de los caracteres, y las interacciones génicas. La selección de los productos de consumo o uso es dirigida por factores culturales y productivos, relacionados con el contexto social en que se da el aprovechamiento de los recursos (Colunga y Zizumbo, 1993). También, el manejo induce la acción de selección natural sobre las plantas, la cual está determinada por factores físicos, fisiológicos, ecológicos y genéticos (Harlan, 1975). Es decir, hay yuxtaposición de fuerzas selectivas naturales y artificiales.

Genética del proceso de domesticación

El proceso de domesticación se caracteriza por la pérdida de variación genética en los cultivos respecto a la población silvestre originaria, como es evidente en las estimaciones de la heterocigocidad, el número de genes polimórficos y el número de alelos por locus de isoenzimas (Dobley, 1989). Esto se explica considerando la deriva, la endogamia y la selección implícitas en la propagación de poblaciones finitas provenientes de una muestra de la población silvestre originaria. Al mismo tiempo, mediante selección artificial, el cultivador fija características fisiológicas y morfológicas que le son favorables, en ocasiones ampliando enormemente el ámbito de variación respecto a las formas silvestres (Gepts, 1993). En este proceso, uno de los puntos críticos es la depresión endogámica, es decir, la pérdida de viabilidad, la disminución de la tasa de crecimiento y la baja en productividad debida a que muchos individuos son homocigos para un número alto de loci (Mitton, 1989). Opuestos a la depresión endogámica están la heterosis, i.e., la selección en favor de los individuos con el mayor número de genes heterocigos, y los mecanismos que ayudan a mantener la variabilidad restringiendo el cruzamiento. En otros términos, el proceso de selección artificial es limitado por la can-

tividad de variación genética que se pierde y se gana, y esto dependerá en gran medida de las características de las historias de vida, i.e., del sistema de cruzamiento, de los mecanismos de dispersión de polen y propágulos, de la longitud del ciclo de vida, etc. (Hamrick, 1989). El mantenimiento o pérdida de la adecuación puede deberse a poligenes adaptativos o a la heterocigosidad. Es decir, pueden existir poligenes que confieran ventajas en cierto ambiente, o puede haber selección por individuos con mayor número de loci heterocigos (heterosis). Ante esta perspectiva, la simple hibridación para intentar aumentar la adecuación puede tener resultados contrarios debido a la ruptura por recombinación de tales poligenes (Fenster *et al.*, 1997).

La genética de poblaciones —aquella parte de la genética cuantitativa que se encarga de estudiar el comportamiento de los genes en una población a lo largo del tiempo y según múltiples restricciones específicas (Falconer, 1981)— es importante como herramienta heurística al estudiar el proceso de domesticación. Ello por dos razones: permite predecir formalmente dicho cambio, y permite analizar empíricamente las hipótesis históricas (Blumler, 1992; Hormaza *et al.*, 1994). Para ello, se utilizan marcadores neutrales (i.e., en teoría al menos, no sujetos a selección natural), para conocer las relaciones entre poblaciones cultivadas y silvestres, la estructura de la población y el sistema de cruzamiento. Sin embargo, debido a que la correlación entre la variación de las isoenzimas y las características fisiológicas y morfológicas puede ser positiva o no —lo cual, en parte depende del sistema de cruzamiento (Hamrick, 1989)— existe incertidumbre al intentar atribuir a la selección artificial determinada medida de diferenciación genética observada mediante marcadores teóricamente neutrales. A pesar de estas limitaciones, las isoenzimas son valiosas para conocer la distribución de la variación entre poblaciones, i.e., la estructura genética y el sistema de cruzamiento.

En el caso de los árboles, la capacidad de seleccionar lo deseado en pocas generaciones disminuye considerablemente respecto al mismo proceso en las plantas herbáceas. En las poblaciones de plantas leñosas de desarrollo lento actúan más fácilmente la endogamia, la migración tiene mayores efectos y la segregación retrasa considerablemente la selección de propágulos sexuales (Spiegel-Roy, 1985; Zohary y Hopf, 1988). En muchos árboles es evidente la correlación entre el vigor y el crecimiento con la heterocigosidad de las proteínas (Mitton, 1989). El proceso de domesticación de árboles entonces, estará determinado por la cantidad de variación que puede mantenerse sin perder las características favorecidas.

Objetivos e hipótesis

El presente estudio del proceso de domesticación de taxa de *Leucaena* en México busca explorar los aspectos intrínsecos e históricos del manejo de estos árboles. El objetivo es entender el proceso de domesticación de las especies cultivadas del género con base en el análisis de evidencia taxonómica, fitogeográfica, arqueobotánica, etnohistórica, etnobotánica y genética. Este análisis busca también proponer un modelo del proceso sustentado en la evidencia disponible para los casos de *L. esculenta* (Moc. et Sessé ex A. DC.) Bent y *L. leucocephala* (Lam.) de Wit. Estos objetivos generales requieren de alcanzar objetivos particulares para cada tipo de evidencia.

El estudio taxonómico del género *Leucaena* de Zárate (1994) fue la base para identificar los cultígenos, así como para conocer la distribución e identidad de las poblaciones naturales del género conocidas en México. Este trabajo también se usó como base en el análisis de las características reproductivas y ecológicas de las plantas y sus consecuencias para la evolución del género (Zárate, 1994). La compilación del conocimiento, usos y manejo de los taxa de *Leucaena* en México tuvo como objetivo proporcionar un panorama general de la importancia actual de cada taxon, especialmente de aquellos en proceso de domesticación (Zárate, 1982, 1994).

El examen de los restos arqueobotánicos de *Leucaena*, depositados en el Departamento de Prehistoria del Instituto Nacional de Antropología e Historia en la ciudad de México, tuvo como objetivo principal revisar las identificaciones previas (MacNeish, 1958; Smith, 1967; Smith, 1986), dado que estas contradecían hipótesis acerca de la distribución de los taxa mencionados. Otro objetivo fue buscar evidencia para la hipótesis de que las semillas y legumbres de *Leucaena* integraban parte de la dieta junto con una serie de otros árboles de fabáceas, y por lo tanto, de que existió un proceso de selección entre estas plantas alimenticias del cual surgió la preferencia por los guajes, misma que condujo a su manejo intensivo y posteriormente a su cultivo (Zárate, 1998). Se analizó también la información etnohistórica mejor conocida para responder algunas preguntas específicas: ¿qué efecto tuvo la conquista en la situación cultural de *Leucaena*?, ¿en qué situación se encontraba el conocimiento y uso del género antes del contacto?, ¿cuáles taxa eran cultivados entonces?, y ¿cómo eran manejados éstos? y por último, ¿qué efecto tuvo la conquista sobre la importancia, uso, difusión y manejo de los guajes? (Zárate, 1997).

El aspecto evolutivo se abordó en estudios de caso de poblaciones bajo manejo tradicional conocido,

mediante interpretación genética de los zimogramas observados en muestras de estas poblaciones (Zárate *et al.*, 1998). Su objetivo fue obtener descripciones de la variabilidad genética y estructura de las poblaciones, e información acerca de la biología reproductiva.

Materiales y Métodos

Arqueobotánica

Se reexaminaron 113 muestras (66 de Tehuacán, 45 de Oaxaca y 2 de Tamaulipas) de macrorrestos arqueológicos asignados a *Leucaena*. Se hizo un examen comparativo (respecto a muestras de herbario), macro y microscópico, usando microscopía electrónica de barrido (MEB) (Zárate, 1998).

Etnohistoria

Se analizó la información acerca de los guajes contenida en los principales documentos históricos del siglo XVI: El Códice Florentino, las Relaciones Geográficas del siglo XVI y la obra de Francisco Hernández. Dicha información fue integrada y comparada con la evidencia sincrónica disponible (Zárate, 1997).

Genética de poblaciones y biología reproductiva

Mediante electroforesis de isoenzimas en geles de almidón, se obtuvieron marcadores genéticos (aloenzimas) en dos estudios de caso: *L. esculenta* (Moc. et Sessé ex A.D.C.) Benth. subsp. *esculenta* (Zárate, 1994) toleradas y silvestres en La Montaña, Guerrero y *L. leucocephala* (Lam.) de Wit (Zárate, 1987), en Papantla, Veracruz. Se analizaron tres loci de aconitasa EC. 4.2.1.3 (ACO), dos loci de fosfoglucoisomerasa EC. 5.3.1.9 (PGI), y tres loci de fosfoglucomutasa EC. 2.7.5.1 (PGM). Estos estudios de caso contaban con antecedentes etnobotánicos (Casas y Caballero, 1996; Kelly y Palerm, 1952; Medellín, 1990). En el caso de La Montaña de Guerrero, las progenies (semillas) provinieron de árboles estudiados morfológicamente por Casas y Caballero (1996). Mediante el programa BIOSYS-1 (Swafford y Selander, 1989) se estimó la variación genética, las identidades genéticas entre subpoblaciones o muestras, y la estructura de la población. Se estimaron las tasas de entrecruzamiento mediante el programa de Ritland (1990). En el caso de la región de Papantla el análisis se limitó a la interpretación genética (Zárate *et al.*, 1998).

Resultados

En general, los árboles cultivados no presentan problemas de identificación en el sistema de clasificación

adoptado (Zárate, 1994), la única excepción fue la del *liliake* manejado por los totonacas de Papantla, Veracruz, región donde se encuentran poblaciones de afinidad incierta. Algunas de estas plantas se asemejan a la subespecie *leucocephala*, y otras son más parecidas a la subespecie *glabrata* (Rose) Zárate (1987). La razón de tal variación no se comprende del todo aún. Una de las posibles causas de ello que se investigan es la hibridación con poblaciones silvestres de *L. pulverulenta* (Schlecht.) Benth. que crecen en los acahuales contiguos a las milpas (Zárate, 1994).

Los árboles de *Leucaena* son barócoros, polinizados por viento e insectos. En general, tienen distribuciones alopatricas, y forman híbridos interespecíficos con facilidad. Su evolución parece seguir ciclos de dispersión, diferenciación, e hibridación, en gran medida influenciados por la historia biogeográfica y el ambiente (Zárate, 1994). Lo anterior sugiere que las poblaciones de *Leucaena* requieren de mecanismos equilibradores de la variación durante los periodos de aislamiento relativo (i.e., incompatibilidad, cruzamiento selectivo, heterosis), y la diferenciación resultaría de un nuevo ciclo de hibridación.

Etnobotánica de Leucaena

La mayoría de los taxa de *Leucaena* son utilizados como medicina y alimento por grupos indígenas y por las poblaciones mestizas del país, quienes las recolectan y cultivan para su consumo y venta. Algunos taxa, además de ser recolectados, son sometidos a varias formas de manejo, y la producción de guajes se da en sistemas muy diversos. El manejo varía en su intencionalidad y alcances incluyendo la tolerancia selectiva de los árboles *in situ* (Casas y Caballero, 1996), el favorecimiento y selección de voluntarios en cultivo, la siembra directa, y la siembra *ex situ* seguida de trasplante (Zárate, 1994).

Los factores climáticos, edáficos y el tipo de vegetación son determinantes en cuanto a los taxa cultivados, influyendo también la tradición cultural. Algunos de los tipos principales de estos sistemas manejados son: sistemas de rotación y roza-tumba-quema (acahuales manejados, vainillares, milpas, e.g., *L. l. glabrata*); bordos mixtos permanentes, con o sin irrigación, (tlacolol, calmiles o solares, e.g., ambas subespecies de *L. esculenta*, *L. confertiflora* subsp. *adenotheloidea*, *L. leucocephala*); y sistemas permanentes de monocultivo (huertos puros y de densidad elevada; e.g., *L. esculenta* subsp. *esculenta*, *L. leucocephala* subsp. *glabrata*).

A partir del interés que despertó *Leucaena* entre los agrónomos del mundo se originó el cultivo de algunas especies del género —en forma notable el de *L.*

leucocephala subsp. *glabrata* y en menor medida el de *L. pulverulenta*; *guaje*, *liliakiwi*— en sistemas de producción de forraje y plantaciones forestales (Dijkman, 1950; Anónimo, 1974; Hughes, 1993). Más recientemente se ha promovido el uso de especies de *Leucaena*, y de otras leguminosas arbóreas, como *Gliricidia* y otras, en sistemas agrosilvícolas (Siaw *et al.*, 1991).

Leucaena esculenta, es la especie más importante para los indígenas del centro de México. Son cultivadas dos subespecies, ambas conocidas como *guaje rojo* o *guaje colorado*: *L. esculenta* subsp. *esculenta* y *L. esculenta* subsp. *paniculata* (Britton *et Rose*) Zárate (1994); también se recolectan en varios tipos de vegetación, tanto silvestre como manejada. Sus semillas secadas al sol con la adición de cenizas o sal son almacenadas para consumirse tostadas, preparación llamada *guajesquite* (cuenca del río Balsas y región de La Montaña, Guerrero). Preparadas en una pasta a partir de las semillas frescas son formadas en panecillos y secadas al sol para ser almacenadas y consumidas en guisos. Las semillas son vendidas frescas (dentro de las legumbres) en los mercados, sobre todo en primavera (*L. esculenta* subsp. *esculenta*) así como en el tiempo de lluvias (*L. esculenta* subsp. *paniculata*). También son usadas las hojas tiernas de *L. e.* subsp. *esculenta* como verdura (*guaxquilil*) y las agallas formadas en los ovarios por acción de insectos (*bolochocos* o *polochocos*). El área de origen de los cultígenos más importantes (todos éstos de *L. esculenta* subsp. *esculenta*) parece estar en las partes altas de la depresión del Balsas, desde Michoacán hasta Morelos. Se ha difundido a muchas partes, sobre todo, a Oaxaca (Zárate, 1982, 1994; Casas y Caballero, 1996).

El cultivo de *Leucaena leucocephala* subsp. *glabrata*, *guaje verde* o *guaje blanco*, está muy difundido. En general, ocupa la zona tropical húmeda (zona en la cual se encuentra restringida la subespecie *leucocephala*), pero la subespecie *glabrata* tiene un amplio ámbito ecológico como planta cultivada. La subespecie *leucocephala* no se conoce en cultivo. Las poblaciones de esta especie en el municipio de Papantla, Veracruz, son manejadas mediante siembra y tolerancia por los totonacas de la costa en milpas de roza-tumba-que-ma, donde es llamado *liliake*.

Leucaena confertiflora Zárate subsp. *adenotheloidea* Zárate (1994), el *guaje zacatzin*, es recolectada en la Sierra de Zongolica, en donde es endémica. En Chapulco, Puebla es cultivada en solares (calmiles) en bordos que dividen las milpas, sobre todo en los sitios que cuentan con irrigación. Su cultivo en esta zona templada subhúmeda a seca a más de 2 000 msnm, se inició a principios del presente siglo (Zárate, 1994).

Leucaena lanceolata S. Watson, incluye a dos subespecies: *lanceolata* y *sousae* Zárate (1994). Es cultivada

en San Mateo del Mar por los Huaves (quienes le nombran *napajteam*) en cercos vivos destinados al ramoneo y para corte de forraje para animales domésticos (Zizumbo y Colunga, 1982). Su tolerancia a la salinidad la hace potencialmente útil en sitios salobres y cálidos. La antigüedad de su cultivo es desconocida. Los cultígenos parecen ser de origen local.

Leucaena cuspidata Standley, cuyo nombre otomí es *efe* es un arbusto que habita en las zonas áridas de San Luis Potosí, Querétaro e Hidalgo (Zárate, 1994). Es recolectada por los otomíes. Sus vainas son vendidas en los mercados de Ixmiquilpan como alimento humano. Hughes (1993) la encontró cultivada en algunas localidades de la zona; cultivo quizás reciente y en expansión local.

Leucaena collinsii Britton *et Rose* subsp. *collinsii* (llamado, *chijlip* en tojolabal, *guash*, *guash de monte*, y de otras formas) es cultivada en cercas vivas en Chiapas, como también lo es *L. shannonii* Donn. Sm. subsp. *shannonii*, *guaje* (Zárate, 1994; Hughes, 1993). La antigüedad de estos cultivos es desconocida.

Arqueobotánica

La identificación de los restos arqueológicos, y la verificación del contexto arqueológico (i.e., el que las muestras examinadas correspondieran a lo publicado respecto a su sitio, número de colecta, ubicación estratigráfica, etc.), se enfrentaron con las dificultades comunes a este tipo de estudio de colecciones de museo. Una de ellas es la modificación de algunos restos por acción de factores físicos y porque algunos se encuentran masticados o muy fragmentados. Otro problema se deriva de que en el museo no siempre puede conocerse toda la información original puesto que las muestras a veces han sido etiquetadas varias veces (i.e., originalmente durante la excavación y posteriormente en el museo). Por estas causas, se anotaron las inconsistencias o dudas para cada muestra examinada. Por ejemplo, algunos restos mencionados para algunos sitios y estratos no se localizaron en la colección. A pesar de estas limitaciones, fue posible identificar con certeza algunas muestras y llegar a algunas conclusiones.

Las dos muestras de Tamaulipas (MacNeish, 1958) se identificaron como *L. pulverulenta*, nativa de la Sierra Madre Oriental y muy posiblemente recolectada. En Tehuacán se comprobó la presencia de *L. esculenta*, aun cuando no fue posible asignar todas las muestras a una u otra subespecie. Algunos de los restos más antiguos registrados por Smith (1967) no se encontraron en la colección; tal es el caso de las fases El Riego y Coxcatlán en las cuevas Coxcatlán y Purrón, en las cuales no se encontró *Leucaena* entre los res-

tos examinados en el museo (Zárate, 1998). La muestra más antigua asignada a esta especie es de la cueva de San Marcos (sitio designado por los arqueólogos como Tc254) y se ubicó en la fase Coxcatlán (4150 ± 200 a.C.). Sin embargo, estas muestras (número de catálogo Tc254 1-1j) son de identidad dudosa ya que presentan un alto grado de modificación, aparentemente por masticación. Esta fecha sería más tardía que la aceptada como Smith (1966, 1967, 1969) para el cultivo del aguacate en Tehuacán. La siguiente muestra más antigua, identificada como *L. esculenta*, es también de la cueva San Marcos (Tc254 16-3j) ubicada en la fase Ajalpan (1025 ± 200 a.C.), fecha para la cual se supone que ya existía agricultura de maíz en el valle de Tehuacán. En muestras más recientes y de otros sitios del valle de Tehuacán (San Marcos, Coxcatlán, Purrón y El Riego) se identifica a *L. esculenta* desde la fase Santa María (ca. 300-100 a.C.) en adelante. En Coxcatlán, se identifica con certeza a la subespecie *esculenta* en muestras excepcionalmente bien conservadas de las fases menos antiguas (cuadro 1).

Se identificó a *L. l. glabrata* la cual no fue registrada previamente por Smith (1967). Se la encontró entre los restos de la parte sur del valle (cuevas de Coxcatlán y Purrón), donde aparece entre las fases Santa María y Palo Blanco (ca. 300 a.C.-780 d.C.) (cuadro 1). Estas fechas coinciden con un supuesto periodo de transición política y cultural. Hacia el final de la fase Santa María se nota una disminución de los contactos con la costa del Golfo de México y se incrementa la relación con el valle de Oaxaca, coincidiendo también con el predominio de la agricultura de irrigación en lugar de la de roza-tumba-quema (MacNeish *et al.*, 1970). Esto sugeriría que *L. l. glabrata*, además de haber sido introducida como planta cultivada, se asoció a la irrigación, hecho reforzado por la información etnobotánica y etnohistórica.

Otra especie de *Leucaena* que se presenta entre los restos del valle de Tehuacán es *L. diversifolia* subsp. *stenocarpa*. Esta especie fue también identificada por Smith (1967) utilizando el sinónimo *L. pueblana*

Cuadro 1. Ubicación cronológica de muestras de *Leucaena* spp. identificadas en este estudio

Fase/Sitio	Guilá Naquitz	San Marcos	Coxcatlán	Purrón	El Riego
Venta Salada (Tehuacán)	—	—	<i>L. esculenta esculenta</i> <i>L. e. paniculata</i> <i>L. leucocephala glabrata</i>	—	<i>L. esculenta</i>
Palo Blanco (Tehuacán)	—	<i>L. esculenta</i>	<i>L. esculenta</i> <i>L. l. glabrata</i>	<i>L. esculenta</i> <i>L. l. glabrata</i>	—
Santa María (Tehuacán)	—	—	<i>L. esculenta</i> <i>L. l. glabrata</i>	—	—
Ajalpan (Tehuacán)	—	aff. <i>L. esculenta</i>	—	—	—
Coxcatlán (Tehuacán)	<i>L. diversifolia stenocarpa</i>	aff. <i>L. esculenta</i>	—	—	—
Jícaras (Guilá Naquitz)					
Naquitz (Guilá Naquitz)	<i>L. d. stenocarpa</i>	—	—	—	—

Notas: Fases basadas en MacNeish (1967 ed.) y Flannery (1986). Debido a: no encontrarse en la colección, no poderse ubicar cronológicamente, o ser de otros géneros, no se incluyen en la tabla los siguientes restos de *L. esculenta* previamente registrados (Smith, 1967, 1986; MacNeish, 1967; Fowler y MacNeish, 1972; MacNeish y Cook, 1972a, b): En San Marcos, fase Palo Blanco, zonas F y C; en Coxcatlán, fases Coxcatlán zona XIII, y El Riego zona XVI; en Purrón, fases Coxcatlán zona F, y Ajalpan zona C; en El Riego, fases Palo Blanco zonas E, D y F, y Venta Salada zona C. Smith (1967) no identificó a *L. leucocephala* subsp. *glabrata*.

Britton et Rose (Zárate, 1994). Esta especie es considerada comestible en la actualidad, pero siempre es recolectada y de importancia secundaria.

En la cueva de Guilá Naquitz en Oaxaca, se descartó sin duda alguna la presencia de *L. esculenta* registrada por Smith (Flannery, 1986), ya que el examen mostró que los restos de *Conzattia multiflora*, fueron confundidos con *L. esculenta*. Esto aporta evidencia de que el guaje rojo fue introducido al valle de Oaxaca en una etapa posterior a las fases representadas en Guilá Naquitz. En otro sitio del valle de Oaxaca, la Cueva de los Afligidos (Oc47), se identificó un resto de *L. esculenta* asignado a la fase Monte Albán IV contemporánea con la fase Venta Salada tardía en el valle de Tehuacán.

Entre las muestras analizadas se encuentran varias pertenecientes a otros géneros de Fabaceae, entre los que destacan *Acacia sericea*, *C. multiflora*, *Albizia*, *Lysiloma divaricata*, *Senna polyantha*, *Mimosa*, *Cesalpinia*, y otras no identificadas por este estudio. Esta observación sustenta la hipótesis de que existió un amplio repertorio de legumbres, supuestamente utilizadas como alimento, entre éstas las de *Leucaena*. Además, el que no se conozcan procesos de domesticación para todas estas especies sugiere que hubo un proceso de selección del cual surgió la preferencia por el manejo y difusión de algunas especies de *Leucaena*.

Algunas de las legumbres examinadas fueron consumidas inmaduras, ya que sólo así es factible su masticación, forma de consumo evidente entre los restos. Las legumbres masticadas y después escupidas en el piso de las cuevas en Tehuacán son principalmente las de *A. sericea* y en menor medida las de *L. esculenta*. Otras legumbres se presentan sin evidencia de masticación, caso de las numerosas legumbres de *C. multiflora*. Esto último coincide con la interpretación de Flannery (1986) respecto a que lo que se consumió fueron las semillas, aunque dicho autor consideró que éstas eran las de *L. esculenta*.

Manejo y orígenes. Tanto Smith (1967) como MacNeish (1967) admiten, en distinta medida, la posibilidad del cultivo de los guajes en Tehuacán. Sin embargo, MacNeish argumenta que si bien esta posibilidad debe admitirse, el caso es poco robusto ya que no se encuentran las modificaciones en el tamaño de los frutos que se observan en el caso del aguacate y otros frutos. La evidencia más importante del cultivo de *L. esculenta* y *L. l. glabrata* en Tehuacán es su presencia entre los restos arqueológicos, no obstante que ambas son exóticas al valle de Tehuacán. En el caso del valle de Oaxaca, los resultados son claros a este respecto: *L. esculenta* no aparece en fechas del periodo precerámico.

Evidencia etnohistórica

El análisis efectuado (Zárate, 1997) revela la importancia que tuvo *L. e. esculenta* en el centro de México, seguida de *L. l. glabrata*. Asimismo, es aparente que los guajes no fueron favorecidos por el gusto de los conquistadores, quienes en gran medida los ignoraron. Además, parece que los guajes tampoco fueron considerados como excesivamente nocivos —a pesar de su bien ganada reputación de depilatorio equino— o contrarias a la religión de los españoles (como sugiere el caso de *Amaranthus*). En consecuencia, el conocimiento, usos y formas de manejo de los guajes permanecieron casi sin alteración. Sin embargo, cierta medida de rechazo pudo haber ocurrido debido a la toxicidad de estos árboles para el ganado. Por otro lado, la introducción del ganado y la palatabilidad de los guajes debieron ocasionar la reducción o destrucción de algunas poblaciones nativas. No obstante, los indígenas y mestizos continuaron empleando el guaje, manteniéndose con ello los conocimientos, usos, manejo y rutas de difusión tradicionales: es decir, hubo escasa aculturación —i.e., el proceso de ajuste cultural que siguió al contacto en el cual mediante los valores, gustos, conveniencia y coerción se llega a la aceptación, el rechazo pasivo o activo, la sincretización o la reinterpretación selectiva por uno o ambos grupos culturales (Aguirre-Beltrán, 1992). En contraste, la difusión fuera de México de *L. l. leucocephala* y posteriormente la de *L. l. glabrata*, trajo cambios en la distribución con algunas posibles consecuencias genéticas, tales como la reintroducción a áreas donde había ya germoplasma nativo, o la facilitación de hibridación donde se ponían en contacto especies de *Leucaena* fuera de su ámbito nativo. El uso moderno de *Leucaena* refleja, otra vez, la indiferencia de los occidentales por el uso alimenticio de esta planta: su principal utilidad a nivel internacional es como forraje y recientemente como árboles de uso múltiple en sistemas agrosilvícolas (Zárate, 1997).

Isoenzimas, herencia y estructura poblacional

Interpretación genética de zimogramas. Se observó duplicación en todos los sistemas enzimáticos analizados, consistente con el nivel de ploidía del género (Weeden y Wendel, 1989; Zárate, 1994). Se encontraron también alelos en proceso de silenciamiento —i.e., de alelos llamados nulos debido a su carencia o menor grado de actividad— (Hamrick, 1989). La herencia observada es disómica, sugiriendo alopoliploidía (Weeden y Wendel, 1989).

Las especies tetraploides del género —incluyendo ambas subespecies de *L. leucocephala*— muestran el

mismo número de loci que las especies diploides, sugiriendo control genético. Asimismo, estas especies no muestran segregación en las progenies, es decir, toda la progenie es idéntica a la madre cualquiera que sea su genotipo —i.e., homocigo o heterocigo—. Las posibles explicaciones son la heterocigosidad fija, i.e., la aparente heterocigosidad causada por un origen alotetraploide (Crawford, 1989), y la agamosperma, i.e., la formación de semillas sin el concurso de la fertilización sexual. La evidencia a favor de uno y otro proceso será publicada en otra parte.

Análisis genético. En *L. esculenta* subsp. *esculenta* se observó segregación mendeliana de las aloenzimas identificadas. La variación encontrada es alta y comparable en poblaciones silvestres y manejadas ($P = 80-95\%$; $N = 2.4-2.8$). Estas estimaciones son altas respecto a los registros conocidos (Hamrick, 1989), debido a que no se incluyeron enzimas monomórficas. Todas las muestras analizadas tienen índices de fijación promedio para todos los loci (F) de signo positivo, es decir hay un exceso de heterocigos (de 0.058 a 0.273). Esta medida de la variabilidad es menos sensible al muestreo, y coincide con el promedio para 100 especies dado por Hamrick (1989) de 0.141. En contraste, el índice de fijación promedio inferido para los progenitores en las poblaciones silvestres y manejada son negativos (-0.226 para la población manejada, -0.254 para la silvestre), es decir hay un exceso de heterocigos. Esto sugiere heterosis y alto grado de endogamia, similar a lo encontrado en *Bertholettia excelsa* (O'Malley *et al.*, 1988). Algunos loci en algunas muestras tienen índices de fijación negativos, lo cual sugiere que puede haber selección natural sobre ellos, es decir, que algunos alelos no son neutrales.

La estructura de la población es significativa, pero moderada ($F_{IS} 0.304$, $F_{IT} 0.402$, $F_{ST} 0.142$). El signo de las F de Wright sugiere exceso de homocigos. La diferenciación observada aquí está de acuerdo con las estimaciones en plantas de vida larga en estadios de sucesión tardíos (Loveless y Hamrick, 1984; Hamrick, 1989). La dispersión humana de los árboles puede ocasionar una menor estructuración que la esperada, como en el caso de *B. excelsa* (Buckley *et al.*, 1988).

Aun cuando las plantas son biológicamente autoincompatibles (cf., Zárate, 1994), las tasas de entrecruzamiento sugieren entrecruzamiento mixto en ambas subpoblaciones manejada y silvestre ($tm = 0.644-0.645$; $ts = 0.523-0.576$, respectivamente), similar en silvestres y cultivadas. Sin embargo, hay desviaciones del modelo mixto: aparente selección en algunos loci (revelada por los índices de fijación por locus), y diferencias en las frecuencias alélicas de polen y óvulos (Brown *et al.*, 1989). La endogamia en *L. e. esculenta*

parece entonces ser biparental y no debida a la autopolinización, según lo sugieren la diferencia entre las tasas de entrecruzamiento multiloci (tm) y de un solo locus (ts), y los estadísticos de Wright.

La población manejada se diferencia de la silvestre, así como de las muestras de referencia $I = 0.874-0.934$ (Nei, 1978). La mayor diferenciación se observa entre las poblaciones manejada y silvestre ($I = 0.874$). Estas diferencias son similares a las reportadas para otros cultivos respecto a sus poblaciones silvestres correspondientes (Doebley, 1989). Las identidades de Nei (1978) calculadas para las progenies (agrupando los individuos por familia) indica dos grupos distintos, uno formado por todas las familias de la población manejada y una familia silvestre, y otro con el resto de las familias silvestres, mismo grupo donde anida la muestra de referencia (figura 1). Este resultado es similar al obtenido por Casas y Caballero (1996) analizando la morfología. Debido a que no se espera que los marcadores moleculares sean objeto de selección, esta diferenciación puede deberse a diferenciación ecotípica, migración, o a selección prolongada mediante tolerancia selectiva.

La estructura poblacional observada es similar a la de *Pithecellobium pedicellare* (O'Malley y Bawa, 1987) y *B. excelsa* (O'Malley *et al.*, 1988). Estos árboles tienen poblaciones de cruzamiento abierto, baja densidad, alta variabilidad genética y marcada estructura, principalmente debida a la endogamia. Esta endogamia pudiera ser compensada por mecanismos de autoincompatibilidad (Zárate, 1994), dispersión, mecanismos de entrecruzamiento selectivo y heterosis.

Quizás el efecto más dramático del manejo de la vegetación en este caso sea el cambio en la densidad. La densidad en la población silvestre en San José Laguna es de 15 individuos por hectárea, mientras que ésta es de 0.8 individuos por hectárea en la población manejada en Alcozauca, lo cual en sí puede ocasionar diferencias en las tasas de cruzamiento consanguíneo en cada población (Hamrick, 1989). El hecho de que las tasas de entrecruzamiento en ambos casos son similares indicaría que existen mecanismos independientes de la densidad que determinan la endogamia, es decir, control genético del entrecruzamiento.

Discusión

La historia y las huellas visibles del proceso

La evidencia etnográfica, arqueológica e histórica disponible permite esbozar la evolución en México de la relación *Leucaena*-cultura. También, sugiere áreas de origen y posibles direcciones de migración de los

principales taxa en cultivo tradicional. En este proceso se observan etapas o acontecimientos que, si bien debieron tener un punto de inicio, pueden en cierta medida continuar en forma vestigial, aportando evidencia del proceso. El cuadro 2 resume estos acontecimientos junto a la evidencia vestigial y las posibles consecuencias evolutivas correspondientes.

En la etapa inicial, la de la recolección, la selección intergenérica y el inicio del manejo, se distinguen cuatro procesos o fases.

1. Proceso de selección entré varios géneros de leguminosas arbóreas por los cazadores-recolectores. Este proceso debió ser dirigido por variables tales como: calidad alimenticia, disponibilidad, abundancia y predecibilidad; su escenario geográfico sería el de la distribución natural del género. La evidencia vestigial de esta fase está en los restos arqueobotánicos y en el conocimiento tradicional de las leguminosas arbóreas distintas a *Leucaena*. En esta fase se daría la selección de los ecosistemas más propicios para la recolección de productos de ár-

boles, y los árboles con legumbres habrían sido favorecidos (cuadro 2).

2. Esta fase culminaría con la selección de *Leucaena* spp. como alimento importante, particularmente en zonas donde coincidirían la dominancia del árbol en la vegetación así como el conocimiento y la preferencia por parte de la gente. Quedó como vestigio la preferencia actual de las especies de *Leucaena* como alimento y, en especial, la subsistencia de la recolección masiva de productos almacenables elaborados con las semillas de *L. esculenta*. En esta etapa debió iniciarse la selección tanto de formas de vegetación como de poblaciones de *Leucaena* (cuadro 2).
3. Etapa de intensificación del manejo, en especial dentro de esta área, conduciendo a la selección *in situ* de varios taxa, y extensiva de cultígenos, así como al cultivo mismo. Esta fase debió ser influida por factores tales como el aumento de la población y la perturbación de áreas cada vez mayores. Sus vestigios son la existencia de una serie de cultígenos locales y de diversas intensidades de ma-

Figura 1. Cladograma UPGMA de familias de *L. e. esculenta* manejadas y silvestres, calculado mediante distancia genética ajustada para muestras pequeñas de Nei (1978). Los números de las familias corresponden a los de los individuos estudiados por Casas y Caballero (1996), excepto donde se anota.

nejo. En esta fase la selección *in situ* debió intensificarse, iniciándose la siembra (cuadro 2).

4. Dispersión, tanto de la práctica del cultivo como de los cultígenos. Esta etapa sería concomitante con la adaptación de cultígenos —y prácticas de manejo— a las condiciones locales. Tanto la difusión como la hibridación tendrían un papel que conduciría a la diferenciación de cultígenos locales. En esta fase influyen los factores sociales y económicos como migraciones y expansiones políticas y comerciales. La evidencia vestigial de esta etapa se ve en la distribución actual de cultígenos, la continuación de su difusión y la existencia de cultígenos en los que se aprecia el efecto de la hibridación (cuadro 2).

Esta fase habría culminado antes de la conquista de México, a la cual siguió otra serie de procesos relacionados con los cambios culturales: la colonización de México y el extensionismo moderno.

5. Los conquistadores ignoraron en gran medida a los guajes, jamás los adoptaron como alimento, sin embargo, los árboles no fueron vistos como un mal, por lo cual no fueron rechazados ni eliminados (Zárate, 1997). Esto se manifiesta vestigialmente en la restricción de la venta y consumo de los guajes a los grupos étnicos y —en menor medida a los mestizos—, así como a la escasa distribución de los usos culinarios más elaborados. También, en la no incorporación del guaje a la corriente dominante de la “cocina mexicana” (cuadro 2).

Cuadro 2. Posibles vestigios y consecuencias del proceso de evolución cultural de la domesticación de *Leucaena* spp.

Acontecimientos propuestos	Posibles vestigios	Procesos evolutivos
1. Selección intergenérica	Conocimiento de usos; recolección de otros géneros de árboles de leguminosas comestibles	Selección de ecosistemas; favorecimiento de los árboles con legumbres
2. Máxima importancia alimenticia	Recolección masiva y almacenamiento; guajesquite, «tortitas de guaje»	Selección de vegetación con los guajes más favorables
3. Manejo intensificado y selección de cultígenos	Cultígenos locales de calidad variable	Selección <i>in situ</i> de árboles mediante preferencia o tolerancia; siembra
4. Dispersión del cultivo y de los cultígenos	Difusión continuada; híbridos cultivados	Diferenciación génica por deriva y endogamia; selección artificial de cultígenos; reducción de la variación génica en los cultivos; hibridación
5. Discriminación cultural	Consumo y venta restringidos a grupos étnicos; escasa difusión de usos culinarios elaborados; no incorporación del guaje a la «cocina mexicana» convencional	Ausencia de programas de mejoramiento o selección sistemática con fines productivos
6. Retención del conocimiento, usos, manejo y difusión	Recolección, venta, usos medicinales y rituales cultivo tradicional; difusión de cultígenos	Conservación en aislamiento relativo de los cultígenos tradicionales; diferenciación creciente de cultígenos locales
7. Dispersión del género e internacionalización de su utilización	Programas de extensión ahistóricos; ausencia de mejoramiento genético como alimento humano; reintroducción como forraje de cultivares de origen nativo	Difusión de cultivares “modernos”; hibridación entre especies exóticas; domesticación sistemática
8. Continuación de la innovación de usos tradicionales	Procesos de domesticación incipiente; adaptación a sistemas agrícolas novedosos	Procesos de domesticación tradicional novedosos

6. Los indígenas sujetos a la ley colonial, así como la población mestiza, retienen los usos, el manejo y las rutas de migración de los guajes (Zárate, 1997); ello tuvo un efecto conservacionista, tanto cultural como genético. Esta retención de usos se aprecia en la evidencia etnobotánica indicando la subsistencia de la recolección de productos silvestres de guaje, la venta de guajes, su uso como alimento, como medicina, en rituales y otros, el cultivo tradicional y la difusión de cultígenos (Cuadro 2).
7. La dispersión de *L. leucocephala* fuera de las fronteras de la Nueva España (Zárate, 1997), tuvo el efecto de generar interés internacional en la especie (más adelante en el género mismo), aunque excluyó el uso más común en su lugar de origen: el de alimento humano. Este acontecimiento se ve reflejado en la existencia de programas extensionistas de carácter ahistórico, la ausencia de programas de mejoramiento genético del guaje como alimento humano y la reintroducción a México de cultivares forrajeros cuyo origen fue el propio país (cuadro 2).
8. En México continúan generándose cultígenos mediante procesos de domesticación incipiente. Esto ocurre paralelo —e independiente— al extensionismo transnacional modernizador, y a una velocidad mayor que los alcances de éste. Es decir, los usos preconizados por los investigadores internacionales —en gran medida, ignorantes de la tradición etnobotánica de los guajes en México— no encuentran muchos adeptos entre sus clientes, igualmente ignorantes de dicha tradición, pero los campesinos que sí tienen conocimiento empírico de estas plantas las utilizan en formas novedosas. Este hecho se manifiesta en la existencia de procesos de domesticación incipiente (Zárate, 1994) (cuadro 2).

Áreas de origen y difusión

El escenario de los acontecimientos descritos debió ser extenso, pero es muy probable que el área donde *Leucaena* cobró mayor importancia, tanto económica como cultural, coincidiera con aquella en la cual se den los siguientes factores: que existan taxa nativos y que sean árboles dominantes, donde haya diversidad de cultígenos, y donde se den las formas de uso más variadas e importantes. En la actualidad, la cuenca del Balsas (en particular en los estados de México, Morelos y Guerrero) reúne estas condiciones. La zona donde se observa la preparación, uso y venta del guaje rojo como *guajesquite* y la preparación de tortitas —descrita por Casas y Caballero (1996)— apuntan al centro del área de máxima importancia histórica y cultural de la especie. Reforzando esta im-

portancia geográfica y cultural está la observación de que entre los mixtecos de la región de La Montaña los únicos recursos vegetales silvestres comestibles que se almacenan son, precisamente, las preparaciones de las semillas de *L. e. esculenta* mencionadas (Casas y Caballero, 1996).

Los taxa más importantes son, sin duda, *L. e. esculenta*, árbol nativo en la cuenca del Balsas y en segundo lugar *L. l. glabrata*. Ya que aún no conocemos con exactitud el área de origen de los cultígenos “superiores” de *L. e. esculenta*, puede ser que, en el pasado, el área de distribución de este taxon fuera más amplia que en el presente, abarcando regiones más al norte, en particular en el estado de Jalisco. Sin embargo, casi no hay duda de que en la cuenca del Balsas se originara el cultivo de *L. e. esculenta*, al menos de algunos de los cultígenos y es muy probable que los cultígenos más importantes de este taxon se originaron en las partes altas de esa región, aun cuando no puede excluirse un origen más septentrional de poblaciones nativas hoy extintas. Quizás la evidencia de ello se encuentre en sitios arqueológicos hoy inexplorados.

En el caso de *L. l. glabrata*, lo más probable es que el área de distribución nativa de este taxon sea la costa sur del Pacífico, sobre todo a lo largo de los ríos que drenan en este litoral. Tal región podría abarcar desde Jalisco hasta Oaxaca. Los datos arqueológicos sugieren que este taxon no provino del Golfo de México, y que pudo ser introducido cultivado de algún lugar dentro de esta zona probable de origen y en tiempos relativamente tardíos.

Existe una zona centroamericana de cultivo de *Leucaena*, de menor importancia, coincidiendo con el área de manejo de taxa distribuidos desde Quintana Roo y Chiapas a Guatemala. En la porción septentrional de esta zona se cultivan las subespecies mexicanas de *L. collinsii* y *L. shannonii*, ambas en cercos vivos. Estas subespecies son disyuntas de las centroamericanas, las cuales también son sujetas a manejo diverso (Hughes, 1993). Esta disyunción es tal vez causada por factores edáficos, pero también puede ser el producto de difusión. La tradición de manejo en estas dos subáreas parece ser independiente de la del centro de México y la costa del Golfo de México, aun cuando la historia de migraciones y expansión cultural de los Pipil Nicarao pudo jugar un papel, de lo cual hay evidencia lingüística (Campbell, 1985). El hecho es que *L. esculenta* no se encuentra difundida en esta área; pero sí el conocimiento de los guajes locales.

Genética y selección artificial

El proceso de domesticación propuesto está basado en: la selección de taxa y cultígenos en un ámbito

extenso, tanto en el tiempo como en el espacio; la selección de poblaciones locales; y la difusión de los cultígenos fuera del área de origen. Estas inferencias se sustentan en la fitogeografía y la distribución de cultígenos (Zárate, 1994); la arqueobotánica (Zárate, 1998); la etnohistoria (Zárate, 1997)—; la etnobotánica (Zárate, 1994); y la genética (Zárate *et al.*, 1998).

Biología reproductiva y formas de selección de cultígenos

Como se mencionó, en el Viejo Mundo la domesticación de árboles se basó en la propagación vegetativa (p. ej., olivo, vid, higos, dátil y granada) la cual permitió avanzar en la selección intensiva, lo que no hubiera sido posible en árboles con propagación sexual (Zohary y Spiegel-Roy, 1975; Spiegel-Roy, 1985; Zohary y Hopf, 1988). En contraste, en el Nuevo Mundo parece que la mayor parte de los árboles frutales domesticados son propagados sexualmente (p. ej., aguacate, tejocote, capulín, zapotes, anonas, guamúchil, ingas, etc.) (Smith, 1966, 1968, 1969).

Es posible explicar la fijación de características deseadas a partir del modelo propuesto aquí: la selección mediante el manejo *in situ*, la selección extensiva de las poblaciones manejadas y la difusión de los cultígenos así obtenidos. En términos simples, cuando se siembra, reditúa más la difusión de árboles de muy alta calidad. Y, si ya existe una población —ya sea ésta silvestre, plantada o naturalizada— es más fácil eliminar aquellos árboles que no son de la calidad deseada. Debe considerarse que en el caso de *Leucaena* la propagación vegetativa nunca se practica, debido al muy bajo éxito de este método.

Este argumento se apoya en la biología reproductiva de *Leucaena* (Zárate, 1994), en la distribución de la variabilidad génica de las poblaciones de *L. e. esculenta*, y en el estudio comparativo de diversas formas de manejo (Casas y Caballero, 1996). En el caso de *L. leucocephala* se ha encontrado fijación de genotipos debido a un mecanismo genético no determinado aún. Esta fijación, ha facilitado la obtención de cultivares de *L. l.* subsp. *glabrata* (Zárate, 1987; Hughes, 1993).

En el caso de *Leucaena*, existieron dos modos básicos de obtener cultígenos, ambos mediante la selección *in situ* y la difusión, como se describió arriba. Pero en un caso, la segregación debida a la polinización abierta obliga a una selección prolongada, mientras que en el otro, la fijación de características deseadas es casi instantánea: precisamente debido a la ausencia de la segregación génica. En el primer caso está *L. e. esculenta*, en el segundo, *L. l. glabrata* (así como *L. e. paniculata* y *L. confertiflora*). En cierto modo, esta dicotomía en el proceso de domesticación es

análoga a la existente entre la semicultura y la vegeticultura, pero en ambos casos la propagación es por medio de semillas.

Perspectivas

Si bien la interpretación genética de marcadores moleculares neutrales, aunada a lo que se sabe acerca de la biología reproductiva del género, nos da una visión general de los posibles procesos que actúan sobre la estructura genética de las poblaciones, la postulación de un modelo genético de selección artificial está lejos de haberse alcanzado. La razón de ello es que, a pesar de que en algunos casos de manejo se conocen las directrices de la selección (i.e., los caracteres buscados por quienes los utilizan), desconocemos las bases genéticas de estos caracteres, que en su mayoría probablemente muestran herencia poligénica. El enfoque genético cuantitativo ofrece amplias perspectivas para el estudio de la domesticación, como para el de la evolución biológica en general (Núñez, 1995; Fenster *et al.*, 1997), al tiempo que presenta considerables dificultades en su realización. Una forma de lograrlo es comparar mediante isoenzimas las estimaciones de la estructura genética de las poblaciones de plantas sometidas a formas contrastantes de manejo (estadísticos F de Wright), con la estructura genética estimada mediante el componente aditivo de la varianza genética (Falconer, 1981). Con ello, se pueden medir los efectos de la selección (Podolsky y Holtsford, 1995; Yang *et al.*, 1996). Otra forma es a través del análisis de poligenes y su relación con características adaptativas a nivel poblacional (Fenster *et al.*, 1997).

Conservación

No podemos demostrar que a partir de la conquista haya habido pérdidas importantes de germoplasma cultivado de *Leucaena*. En parte, ello se debería al relativo desinterés de la cultura occidental por las plantas (Zárate, 1997). Sin embargo, pudo haber habido pérdida de recursos genéticos por las modificaciones de la vegetación y del uso del suelo. Si estas pérdidas ocurrieron en el pasado, también existen riesgos futuros, mismos que se acentúan por la creciente velocidad a la que ocurren los cambios en el uso del suelo y en las prácticas tradicionales de manejo. En algunos casos puede verse ya esa posibilidad a mediano plazo. Como ejemplo, en las márgenes del río Jalcomulco, en las inmediaciones del poblado del mismo nombre en Veracruz, hace algunos años el cultivo del guaje verde era común. Pero en los años recientes esta práctica se ha reducido debido al uso

del río para actividades recreativas "ecoturísticas". En la región de Papantla se observa también una tendencia a la modificación del uso del suelo que supondría la reducción de las áreas bajo manejo tradicional y por lo tanto implicaría pérdida de cultígenos; en general, las milpas y vainillales ceden su lugar a los pastizales —en los terrenos planos— y a los naranjales —sobre todo en donde la topografía es más accidentada—. Ambas formas de manejo conducirían a un cambio en gran medida irreversible. Así, el panorama de la conservación —tanto del uso como de los recursos mismos— no parece catastrófico, pero tampoco es halagador.

Las acciones más evidentes en el sentido de conservar el uso y manejo de las especies de guaje comestibles en nuestro país son la continuación del registro de tales usos y formas de manejo, y el tomar medidas para conservar el manejo tradicional en las áreas donde se practica y existen poblaciones de guajes. Los guajes son un recurso genético valorado por los agrónomos y silvicultores del mundo tropical: es decir, tienen un valor como recurso genético, lo cual significa posibilidades académico-empresariales para el país con mayor diversidad de *Leucaena*. Entre estas posibilidades está la del mejoramiento genético dirigido tanto a los usos tradicionales (alimento humano, leña, construcción de casas, etc.) como a los novedosos (forraje, papel, etc.).

Agradecimientos

Esta investigación forma parte de la tesis doctoral del autor en la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), quien contó con el soporte parcial de CONACYT (reg. 49993). Agradezco el apoyo recibido en aspectos particulares del trabajo de Mario Sousa, Robert Bye (Instituto de Biología, UNAM), Daniel Piñero, Luis Eguiarte (Instituto de Ecología, UNAM) y Fernando Sánchez (Instituto Nacional de Antropología e Historia, Departamento de Prehistoria). Asimismo, mi reconocimiento a Charles Heiser por su valioso estímulo y a Gerald Gastony, (Indiana University, Bloomington), por facilitarme su experiencia técnica y laboratorio.

Literatura Citada

- Aguirre-Beltrán G. 1992. *Obra antropológica. VI. El proceso de aculturación y el cambio socio-cultural en México*. Universidad Veracruzana. INI. Gobierno del Estado de Veracruz. Fondo de Cultura Económica. México.
- Anónimo. 1974. *Leucaena: Promising forage and tree crop for the tropics*. National Academy of Sciences. Washington, D.C. 100 p.
- Blumler M. A. 1992. Independent inventionism and recent genetic evidence on plant domestication. *Economic Botany* 46(1):98-111.
- Blumler M. A. y Byrne, R. 1991. The ecological genetics of domestication and the origins of agriculture. *Current Anthropology* 32:23-54.
- Brown A. H. D., Burdon J. J. y Jarosz A. M. 1989. Isozyme analysis of plant mating system. En: Soltis D. E. y Soltis P. S. Edrs. *Isozymes in plant biology*. Advances in Plant Science Series, vol. 4. Dioscorides. Portland. pp.73-86.
- Buckley D. P., O'Malley D. M., Apsit V., Prance G. T. y Bawa K. S. 1988. Genetics of Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl.: Lecythidaceae). 1. Genetic variation in natural populations. *Theoretical and Applied Genetics* 76:923-928.
- Bye R. 1979. Incipient domestication of mustards in north-west Mexico. *Kiva* 44:237-256.
- Campbell L. 1985. *The Pipil language of El Salvador*. Mouton Publishers. N.Y.
- 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., Caballero J., Mapes C. y Zárate S. 1997. Manejo de la vegetación, domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 61: 31-47.
- Colunga P. y Zizumbo D. 1993. Evolución bajo agricultura tradicional y desarrollo sustentable. En: Leff, E. y Carabias, J. Edrs. *Cultura y manejo sustentable de recursos naturales*. CIIH, UNAM. Porrúa. México.
- Crawford D. J. 1989. Enzyme electrophoresis and plant speciation. En: Soltis D. E. y Soltis P. S. Edrs. *Isozymes in plant biology*. Advances in Plant Science Series, vol. 4. Dioscorides. Portland. pp.146-164.
- Davis T. y Bye R. 1982. Ethnobotany and progressive domestication of *Jaltomata* (Solanaceae) in Mexico and Central America. *Economic Botany* 36(2):225-241.
- Dijkman M. 1950. *Leucaena* a promising soil erosion control plant. *Economic Botany* 4:337-349.
- Dobley 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 Science Series, vol. 4. Dioscorides. Portland. pp.165-191.
- Falconer D.S. 1981. *Introduction to quantitative genetics*. Longman, N. Y.
- Fenster C. B., Galloway L. F. y Chao L. 1997. Epistasis and its consequences for the evolution of natural populations. *Trends in Ecology and Evolution* 12(7):282-286.
- Flannery K.V. 1986. Wild food resources of the Mitla caves: Productivity, seasonality, and annual variation. En: Flannery, K. V. Edr. *Guila Naquitz*. Academic Press. Nueva York. pp. 255-264.
- Ford R. 1985. *Prehistoric food production in North America*.

- Anthropological Papers. Museum of Anthropology. Univ. of Michigan. Ann Arbor.
- Fowler M. L. y MacNeish R. S. 1972. Excavations in the Coxcatlán locality in the alluvial slopes. En: Byers D. Edr. *Environment and subsistence*, pp. 219-340. The Prehistory of the Tehuacán Valley, vol. 1. University of Texas Press.
- Gepts P. 1993. The use of Molecular and Biochemical Markers in Crop Evolution Studies. En: Hecht M. K. Edr. *Evolutionary Biology*, vol 27. Plenum. Nueva York. pp. 51-94.
- Hammer K. 1988. Präadaptationen und die Domestikation von Kulturpflanzen und Unkräutern. *Biologisches Zentralblatt* 107:(6):631-636.
- Hamrick J. L. 1989. Isozymes and the analysis of genetic structure in plant populations. En: Soltis D. E. y Soltis P. S. Edrs. *Isozymes in plant biology*. Advances in Plant Science Series, vol. 4. Dioscorides. Portland. pp. 87-105.
- Hancock J. F. 1992. *Plant evolution and the origin of crop species*. Prentice Hall. Englewood Cliffs.
- Harlan J. R. 1975. *Crops and man*. Amer. Soc. of Agron. Madison.
- Heiser C., Jr. 1969. Some considerations of early plant domestication. *Bio Science* 19:228-231.
- Hernández F. (1959-) 1960a. *Obras Completas. Tomo II. Historia natural de Nueva España*, vol. I. UNAM. México. pp. 128, 129, 131.
- Hernández F. (1959-) 1960b. *Obras Completas. Tomo III. Historia natural de Nueva España*, vol. II. UNAM. México. pp. 21.
- Hormaza J. Y., Dollo L. y Polito V. S. 1994. Determination of relatedness and geographical movements of *Pistachia vera* (Pistachio; Anacardiaceae) germplasm by RAPD analysis. *Economic Botany* 48(4):349-358.
- Hughes C. E. 1993. *Leucaena* genetic resources. The OFI *Leucaena* seed collection and a synopsis of species characteristics. Oxford Forestry Institute.
- Hughes C.E. 1998. Monograph of *Leucaena* (Leguminosae-Mimosoideae). *Systematic Botany Monographs* en prensa
- Kelly I. y Palerm A.. 1952. *The Tajín Totonac*. Inst. of Social Anthropol. (Publ. núm. 13).
- Kimber C. 1978. A folk context for plant domestication: Or the dooryard garden revisited. *Anthropological Journal of Canada* 16(4):2-11.
- Loveless M. D. y Hamrick J. L.. 1984. Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:65-95.
- MacNeish R. S. 1958. Preliminary archaeological investigations in the Sierra de Tamaulipas, Mexico. *Trans. Am. Philos. Soc.* 48 (6):1-209.
- MacNeish R. S. 1967. A summary of the subsistence. En: Byers D. Edr. *Environment and subsistence*. The Prehistory of the Tehuacan Valley, vol. 1. University of Texas Press. pp. 290-309.
- MacNeish R. S., Paterson F. A. y Flannery K. V. 1970. *Ceramics*. The Prehistory of the Tehuacan Valley, vol. 3. University of Texas Press, Austin.
- MacNeish R. S. y Cook A. G. 1972a. Excavations in the locality of the El Riego oasis. En: MacNeish R. S. *et al.* Edrs. *Excavations and reconnaissance*. The Prehistory of the Tehuacán Valley, vol. 5. University of Texas Press. pp. 14-65.
- MacNeish R. S. y Cook A. G. 1972b. Excavations in the Lencho Diego locality in the dissected alluvial slopes. En: MacNeish R. S. *et al.* Edrs. *Excavations and reconnaissance*. The Prehistory of the Tehuacán Valley, vol. 5. University of Texas Press. pp. 66-136.
- Medellín M. S. 1990. Manejo agrosilvícola tradicional en una comunidad totonaca de la costa de Veracruz, México. En: Possey D. *et al.* Edrs. *Ethnobiology: Implications and applications*. Proceedings of the First International Congress of Ethnobiology. Belém, 1988, vol.2. pp. 11-26.
- Mitton J. B. 1989. Physiological and demographic variation associated with allozyme markers. En: Soltis D. E. y Soltis P. S. Edrs. *Isozymes in plant biology*. Advances in Plant Science Series, vol. 4. Dioscorides. Portland. pp.127-145.
- Nei M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* 89:583-590.
- Núñez-Farfán J. 1995. Ecología evolutiva de *Datura stramonium* (toloache) en México. *Ciencia* 46:197-214.
- O'Malley D. M. y Bawa K. S. 1987. Mating system of a tropical rain forest tree species. *American Journal of Botany* 74(8):1143-1149.
- O'Malley D. M., Buckley D. P., Prance G. T. y Bawa K. S.. 1988. Genetics of Brazil nut (*Bertholletia excelsa* Humb. & Bonpl.: Lecythidaceae). 2. Mating system. *Theoretical and Applied Genetics* 76:929-932.
- Podolsky R. H. y Holtsford T. P. 1995. Population structure of morphological traits in *Clarkia dudleyana* I. Comparison of F_{ST} between allozymes and morphological traits. *Genetics* 140:733-744.
- Ritland K. 1990. A series of FORTRAN computer programs for estimating plant mating systems. *Journal of Heredity* 81:235-237.
- Siaw D.E.K.A., Kang B.T. y Okali D.U.U. 1991. Alley cropping with *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit and *Acioa barberi* (Hook f.) Engl. *Agroforestry Systems* 14 (3):219-232.
- Siméon R. 1984. *Diccionario de la lengua náhuatl o mexicana*. 4ª edición en español. Siglo XXI. México. 783 p.
- Smith C. E., Jr. 1966. Archaeological evidence for selection in avocado. *Economic Botany* 20:169-175.
- Smith C.E. Jr. 1967. Plant Remains. En: Byers D.S. Edr. *Environment and subsistence*. The prehistory of the Tehuacán Valley, vol. 1. Univ. of Texas Press. Austin. Capítulo 12. pp. 220-255.
- Smith C. E., Jr. 1968. Archaeological evidence for selection of chupandilla and cosahuico under cultivation in Mexico. *Economic Botany* 22:140-148.

- Smith C. E. Jr. 1969. Additional notes on Pre-Conquest avocados in Mexico. *Economic Botany* **23**:135-140.
- Smith C.E. Jr. 1986. Preceramic plant remains. En: Flannery, K.V. Edr. *Guilá Naquitz*. Academic Press. Nueva York. pp.268, 269.
- Spiegel-Roy P. 1985. Domestication of fruit trees. En: Barigozzi C. Edr. *The origin and domestication of cultivated plants*. Developments in agricultural and managed-forest ecology. 16. Elsevier. Nueva York. pp. 201-211.
- Swafford D. L. y Selander R. B.. 1989. BIOSYS-1 a FORTRAN program for the comprehensive analysis of electrophoretic data in population genetics and systematics. *Journal of Heredity* **72**:281-283.
- Weeden N. F. y Wendel, J. F. 1989. Genetics of plant isozymes. En: Soltis D. E. y Soltis P. S. Edrs. *Isozymes in plant biology*. Disocorides. Portland.
- Yang R.-C., Yeh, F. C. y Yanchuk A.D.. 1996. A comparison of isozyme and quantitative genetic variation in *Pinus contorta* ssp. *latifolia* by F_{ST} . *Genetics* **142**:1045-1052.
- Zárate S., 1982. Las especies de *Leucaena* Benth. de Oaxaca con notas sobre la sistemática del género para México. Tesis de licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM. México, xi + 167 p.
- Zárate S. 1987. Taxonomic identity of *Leucaena leucocephala* (Lam.) De Wit, with a new combination. *Phytologia* **63** (4): 304-306.
- Zárate S. 1994. Revisión del género *Leucaena* Benth. de México. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica* **65** (2):83-162.
- Zárate S. 1997. Domestication of the cultivated *Leucaena* (Leguminosae). in Mexico: The sixteenth century documents. *Economic Botany* **51** (3):238-250.
- Zárate S. 1998. The archaeological remains of *Leucaena* revised. En preparación.
- Zárate S. Pérez N. y Casas A. 1998. Genetics of traditionally managed *Leucaena esculenta* subsp. *esculenta* in La Montaña, Guerrero, Mexico. En preparación.
- Zizumbo D. y Colunga P. 1982. *Los Huaves: apropiación de los recursos naturales*. Departamento de Sociología Rural-UACH. Chapingo, México.
- Zohary D. y Hopf M. 1988. *Domestication of plants in the old world*. Clarendon Press. Oxford. 249 p.
- Zohary D. y Spiegel-Roy P. 1975. Beginnings of fruit growing in the Old World. *Science* **187**:319-27.