GENÉTICA EVOLUTIVA DEL PROCESO DE DOMESTICACIÓN EN PLANTAS

BEATRIZ RENDÓN Y JUAN NÚÑEZ-FARFÁN

Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México
Apdo. Post. 70-275, México 04510, D.F. E-mail: farfan@servidor.unam.mx

Resumen. Los estudios sobre el proceso de domesticación incipiente en plantas han basado su análisis principalmente en los cambios en las características morfológicas, y han atribuido éstos al poder de la selección humana. Este trabajo resalta la importancia de analizar el proceso de domesticación incipiente en plantas a partir de los fundamentos teóricos y metodológicos desarrollados por la genética cuantitativa y de poblaciones. Considerando a la domesticación como un proceso evolutivo, su estudio debe incluir no sólo el análisis del cambio fenotípico y sus restricciones, sino también la detección de los procesos evolutivos distintos a la selección humana, que han moldeado la constitución genética de las poblaciones de plantas durante la domesticación.

Palabras clave: Genética evolutiva, domesticación, genética cuantitativa.

Abstract. Studies about the incipient domestication in plants often have based their analysis on morphological characteristics and have attributed those changes to the actions of artificial human selection. This paper remarks the importance of the analysis of incipient domestication in plants using the theoretical and methodological framework of both quantitative and population genetics. The premise of this work is that, considering domestication as an evolutionary process, much knowledge can be gained regarding the phenotypic change, its constraints, and the evolutionary mechanisms that have molded the genetic constitution of plant populations under domestication.

Key words:

Hence, if man goes on selecting and thus augmenting any peculiarity, he will almost certainly unconsciously modify other parts of the structure, owing to the mysterious laws of the correlation of growth.

C.R. DARWIN
(CHAP. I, 1859)

El proceso de domesticación en plantas ha producido cambios tanto en las características de historia de vida, como en la estructura genética de las especies, a través de actividades humanas conscientes o inconscientes (Heiser 1988; Bye 1993). Comúnmente los estudios de domesticación han abordado la descripción de los patrones evolutivos, tanto desde el punto de vista genético como morfológico, entre plantas cultivadas y sus ancestros. Recientemente se ha incorporado la sistemática molecular al estudio de

la evolución de las plantas cultivadas, particularmente a aquellas productoras de granos (ver Doebley 1992; Gepts 1993). Los aspectos que la sistemática molecular ha analizado, hasta el momento, sobre la domesticación en plantas son: 1] identificación de los progenitores de las plantas cultivadas; 2] análisis de los niveles de variación genética en plantas cultivadas y sus ancestros, y 3] determinación de los niveles de introgresión entre plantas cultivadas y sus parientes silvestres (Doebley 1992). Sin embargo, las plantas cultivadas constituyen ejemplos exitosos de domesticación por lo que el análisis molecular y morfológico arroja diferencias, en ocasiones, obvias, ya que los taxa bajo comparación son morfológica y genéticamente muy distintos (ej. maíz y teosinte). En contraste, el análisis del proceso de domesticación en sus fases iniciales permite analizar cómo el cambio evolutivo morfológico podría estar restringido por la cantidad

de variación genética, por las relaciones entre las características (arquitectura genética), o por selección natural opuesta a la selección artificial. El análisis de la base genética que subyace al cambio morfológico inducido por selección humana, aun cuando podría ser objeto de análisis moleculares, no ha sido abordado a la fecha (Doebley 1992).

En el presente trabajo revisamos brevemente el estudio de la domesticación y sus enfoques, y hacemos énfasis la importancia de utilizar los fundamentos teóricos y metodológicos desarrollados por la genética cuantitativa y de poblaciones, para el análisis del proceso de domesticación incipiente en plantas. La genética cuantitativa no ha sido incorporada en los estudios de domesticación incipiente a pesar de su relevancia; su aplicación se ha orientado más a los programas de mejoramiento de plantas y animales ya domesticados (cultivares, accesiones, razas). Aunque la genética cuantitativa permite conocer la fracción de varianza genética disponible para la selección (natural o artificial), no ayuda a conocer la estructura genética de las poblaciones, ni los posibles procesos evolutivos que afectan o han afectado la variabilidad genética de las especies. Por ello, la genética de poblaciones en conjunción con la genética cuantitativa podrían ofrecer una mejor comprensión de la evolución de plantas durante las etapas tempranas del procesos de domesticación.

Enfoque de estudio sobre domesticación en plantas

El estudio de la domesticación ha sido abordado fundamentalmente desde el punto de vista morfológico y recientemente, como se mencionó en párrafos anteriores desde el punto de vista genético y de sistemática molecular. La descripción *in extenso* de estos enfoques no es el objetivo del presente artículo por lo que se remite al lector a la sección *Perspectivas* del número 62 del Boletín de la Sociedad Botánica de México, para algunos ejemplos.

Antropológico-descriptivo. Desde finales del siglo XIX se ha desarrollado un interés creciente por identificar los parientes silvestres de las plantas cultivadas económicamente más importantes, así como los sitios probables de origen y rutas tempranas de migración de cultivos comerciales y malezas asociadas. Parte de estas preguntas fueron parcialmente resueltas con los trabajos iniciales de De Candolle a finales del siglo XIX (1886). Durante la primera mitad del siglo XX, los antropólogos y arqueólogos propusieron teorías específicas respecto a los sitios probables de origen de las especies cultivadas, las causas que llevaron a la domesticación de las plantas y, en consecuencia,

al origen de la agricultura (Cohen 1977; Harris 1977; Flannery 1985). Si bien Darwin (1859) establece el papel del hombre en la evolución de los organismos a través de la selección metódica (consciente) e inconsciente, muchas de las teorías e hipótesis desarrolladas en estos años tomaron como único el "...paradigma de lo consciente" (Rindos 1984) y la selección inconsciente fue dejada de lado. Es evidente, sin embargo, la dificultad de obtener explicaciones causales sobre los procesos involucrados en la domesticación partiendo exclusivamente de registros arqueológicos y de los productos actuales (plantas domesticadas). A pesar de esto, los estudios arqueológicos han aportado elementos sobre los posibles cambios morfológicos ocurridos en muchas especies como resultado de la domesticación (Smith 1988), así como información valiosa sobre los sitios más probables de origen de un cultivo, en particular, de las culturas asociadas a dichos cultivos, y las posibles características ambientales en las que se desarrollaron (Wilkes 1995).

Enfoque cuantitativo. A partir de estas teorías y de los estudios comparativos a nivel morfológico entre especies cultivadas y sus supuestos parientes silvestres, se genera una línea divisoria entre aquellos enfoques que buscan responder el ¿dónde? y el ¿por qué? y aquellos que buscan analizar el ¿cómo? Así, a partir de la década de los 70 se desarrolla una corriente que estudia los patrones de variación morfológica entre los supuestos parientes silvestres y poblaciones domesticadas. La importancia de este enfoque reside en que profundizan en el análisis de la variación morfológica infraespecífica, procurando incluir poblaciones con diferente historia de manejo e interacción con poblaciones humanas. También ha sido del interés de este tipo de estudios conocer la influencia de los factores ambientales (bióticos y abióticos) más importantes vinculados con actividades agrícolas y su relación con eventos de domesticación. Algunos ejemplos de este enfoque se han realizado con especies del sur de Estados Unidos y México: Bretting (1982; 1986) con la "uña de gato" [*Proboscidea parviflora* (Woot.) Woot. & Snadl., Martyniaceae]; Vázquez (1991) con el "papa-loquelite" (*Porophyllum macrocephallum* subesp. *Ruderales*, Asteraceae); Casas y Caballero (1996) con la especie arbórea tropical "guaje rojo" [*Leucaena esculenta* (Moc. et Sessé ex ADC) Benth. subesp. *esculenta*, Fabaceae]; y Colunga *et al.* (1996) con el "henequén" (*Agave fourcroydes* LEM., Agavaceae).

Estos estudios, al enfocar su análisis a nivel infraespecífico y emplear técnicas cuantitativas, son metodológica y conceptualmente un aporte al estudio del proceso de la domesticación en México. Otros estudios se habían enfocado, en primer término, a

especies domesticadas de importancia económica mundial y, en segundo, a entender los efectos de la domesticación en rasgos reproductivos (producción de semillas/fruto) en especies cultivadas y sus parientes cercanos. Los estudios actuales requieren del análisis no sólo de caracteres reproductivos, sino también vegetativos utilizados por el hombre (tallos, hojas o tubérculos), y de la determinación de la base genética de la variación, para obtener generalizaciones robustas sobre los efectos de la selección humana durante la domesticación (Schwanitz 1966; Rindos 1984; Hanelt 1986).

Biosistemática. A los estudios de variación morfológica a nivel infraespecífico en especies bajo domesticación, la incorporación de los análisis genéticos ha dado lugar a estudios biosistemáticos para determinar la variabilidad genética de especies bajo domesticación y proponer orígenes y posibles relaciones evolutivas entre poblaciones con diferente grado de manejo. Tales estudios han usado también niveles jerárquicos arriba del nivel de especie (dentro de un género). A partir de estos estudios se han reforzado o modificado hipótesis respecto al origen y domesticación de muchas especies. Ejemplos de este enfoque los constituyen los estudios de Piñero y Eguiarte (1988) con el "frijol" *Phaseolus darwinianus* sin. *Phaseolus coccineus* L. ssp. *polyanthus* (Fabaceae) y dos especies emparentadas: *P. vulgaris* y *P. coccineus* L. ssp. *coccineus*; de Riesberg y Seiler (1990) con el "girasol" (*Helianthus annuus* L., Asteraceae), para determinar su ruta de evolución bajo domesticación y el probable sitio de domesticación; de Grun (1990) con la "papa" (*Solanum tuberosum* L. (Solanaceae), para determinar el origen de la papa cultivada, y de Wilson (1990) con el género *Chenopodium* (Chenopodiaceae) analizando la variación en la morfología foliar, caracteres agromónicos (p.ej., resistencia a plagas), estudio que, entre otras cosas, permitió determinar los eventos de diferenciación entre las poblaciones silvestres/malezas y domesticadas dentro de cada sección del género.

Dentro de los estudios biosistemáticos, la citogenética ha constituido una herramienta básica para entender las relaciones filogenéticas entre las plantas domesticadas y sus parientes silvestres. El análisis citogenético se ha enfocado a distintos niveles taxonómicos, por ejemplo analizando miembros de un género con especies domesticadas y silvestres, o bien a nivel infraespecífico analizando diferentes poblaciones. Generalmente, se hacen análisis de cariotipos complementado con experimentos de cruzamiento para la producción de híbridos y determinación de los genomas supuestamente ancestrales. Este tipo de estudios ha permitido entender el posible origen de

diversas especies domesticadas poliploides, como por ejemplo la "flor de jamaica" (*Hibiscus sabdariffa* L.; Menzel *et al.* 1983; Wilson y Menzel 1964 y 1967). El enfoque citogenético aplicado al estudio de la evolución de las plantas bajo domesticación ha sido de gran utilidad, sobre todo en algunos complejos de especies o poblaciones, para entender los procesos de hibridización-introgresión entre maleza-cultivo (por ejemplo, entre maíz y teosinte), y de evolución por poliploidía entre especies cercanas (Hilu 1993).

La genética cuantitativa y la genética de poblaciones en el estudio de los procesos de evolución bajo domesticación

Los enfoques mencionados anteriormente han aportado hipótesis interesantes sobre los posibles móviles de la domesticación, los sitios probables de origen de la agricultura, y los probables mecanismos que han determinado la evolución bajo domesticación. También ha sido de gran utilidad la introducción de nuevos enfoques metodológicos y de análisis para discernir de manera más clara estos eventos. El concebir a la domesticación como un proceso gradual en el que ocurren cambios morfológicos y genéticos ha permitido entender cómo interactúan las diferentes fuerzas evolutivas (selección natural, deriva génica, sistemas de apareamiento, migración), en un proceso dirigido, principalmente por los humanos, para adaptar a determinadas especies vegetales a los ambientes creados por éstos. Estas fuerzas podrían operar de manera sinérgica a la selección humana, pero también en sentido opuesto haciendo difícil la obtención de un producto diferenciado genéticamente, estable y con una combinación de rasgos deseables. Al igual que la selección en condiciones naturales, el poder de selección humana está limitado por la diversidad genética de las poblaciones y las correlaciones genéticas entre rasgos, algunos de los cuales podrían ser el objetivo de la domesticación.

Algunos autores sugieren que la intervención humana en la formación de nuevos cultivos es un proceso artificial diferente a la evolución y adaptación en la naturaleza (Van Raamsdonk 1993). Muchos procesos que no ocurren en la naturaleza (v. gr., rompimiento de barreras reproductivas mediante cruza artificiales) han sido posibles en cultivos creados por la biotecnología y la ingeniería genética. En este caso, la evolución bajo domesticación es totalmente diferente de cualquier evento natural. Sin embargo, en los eventos de domesticación incipiente bajo condiciones de manejo tradicional, es posible considerar que la evolución está operando bajo dos fuerzas igualmente importantes, la selección natural y la se-

lección artificial (Wilkes 1995). En las especies en proceso de domesticación incipiente es posible describir, medir y cuantificar la variabilidad fenotípica derivada de los procesos de selección artificial (p.ej., grado de divergencia entre poblaciones), la estructura genética de las poblaciones, así como los cambios en la plasticidad fenotípica y las respuestas correlativas a la selección. Es decir, se puede analizar la respuesta evolutiva a la selección antropogénica durante las fases incipientes.

Variación fenotípica y la genética cuantitativa. En los estudios que han intentado analizar y explicar la domesticación desde un punto de vista cuantitativo, en ocasiones se sobrevalora el papel de la selección artificial como la fuerza única y más importante en los cambios morfológicos que manifiestan las poblaciones sometidas a diferentes grados de manejo. Como consecuencia de esta apreciación, toda la variación fenotípica registrada entre las poblaciones es atribuida, en mayor o menor grado, a la selección artificial. Sin embargo, pocas veces se analiza la base genética de esta variación, o las restricciones impuestas a la selección artificial por la varianza genética útil a la selección natural presente en las poblaciones.

Pocos estudios han aplicado elementos de la genética cuantitativa en plantas cultivadas sin manejo intencional, como el caso de *Hordeum vulgare* L. (Poaceae) (Allard, 1988). En este trabajo se caracterizaron los cambios morfológicos en la adaptabilidad en poblaciones experimentales y se trató de relacionar dichos cambios fenotípicos con cambios genéticos. Si bien fue un experimento que consistió en 60 generaciones, muchos de los aspectos de la genética cuantitativa no fueron integrados ni al diseño experimental ni al análisis de los datos.

El estudio genético de los caracteres bajo domesticación presenta varios problemas: 1] existen pocos polimorfismos mendelianos controlados por un solo locus que permitan una identificación genética de los fenotipos. Por el contrario, muchos de los caracteres que encontramos en la naturaleza son de origen poligénico, es decir, de distribución continua, por lo que los fenotipos no son fácilmente asignables a un genotipo (Hart y Clark 1989); 2] frecuentemente se ignora la posible correlación que puede existir entre caracteres (Falconer 1981). Las correlaciones genéticas entre caracteres son de gran interés puesto que podrían afectar los programas de selección en rasgos de interés humano; 3] por último, es necesario considerar también las interacciones genotipo-ambiente, que pueden ser muy importantes cuando poblaciones con poca variabilidad genética presentan una respuesta plástica de valor adaptativo (Falconer

1981) [ver casos de *Avena fatua* L. y *Avena barbata* Brot. (Poaceae), Jain y Marshall 1967]. Asimismo, la convergencia fenotípica en ciertos ambientes de genotipos que controlan los caracteres de interés en la domesticación podría enmascarar sus efectos genéticos y desalentar esfuerzos ulteriores de domesticación.

El marco teórico y metodológico de la genética cuantitativa (ver Falconer 1981) para el análisis de la variación fenotípica en especies cuyas poblaciones están sujetas a domesticación, nos permite entender los cambios evolutivos, predecir respuestas potenciales a la selección, e incluso deducir eventos de selección ocurridos en el pasado (Billington *et al.* 1988). Específicamente, es posible determinar: 1] la cantidad de varianza genética útil a la selección (natural o artificial) presente en las poblaciones; 2] las correlaciones genéticas entre características y estimar la selección indirecta (selección correlativa; véase Lande y Arnold 1983) en rasgos no seleccionados por los domesticadores; 3] si los rasgos de interés son plásticos, a través de la obtención de las normas de reacción (de Jong y Stearns 1991) determinar en cuáles ambientes la expresión fenotípica es superior (en términos del valor promedio de la característica) y útil al domesticador.

Heredabilidad y respuesta a la selección. La genética cuantitativa nos permite conocer el potencial evolutivo de los diferentes atributos de historia de vida de las plantas o de rasgos útiles de éstas en respuesta a presiones selectivas naturales o artificiales. El objetivo básico de la genética cuantitativa es conocer la contribución genética y ambiental de la variación fenotípica. La fracción de la varianza fenotípica de un rasgo explicada por la varianza genética se conoce como heredabilidad (h^2). La heredabilidad de un rasgo depende de las frecuencias alélicas y por tanto, es específica para un rasgo y una población (Falconer 1981).

Supongamos que analizamos una especie bajo proceso de domesticación, conformada por poblaciones dentro de un rango de distribución determinado. Pueden observarse diferencias morfológicas entre ellas; sin embargo, estas variaciones morfológicas pueden deberse exclusivamente a factores ambientales que moldean la respuesta de los genotipos a dichos ambientes, o bien, es posible que dichas variaciones tengan un componente genético importante y, por lo tanto, puede estar ocurriendo un proceso de diferenciación genética entre las poblaciones que, en un momento dado puede generar razas geográficas o subespecies (Harlan 1975). ¿Cómo discernir qué fracción de la variación morfológica que observamos es ambiental y cuánta es genética en origen? La ecuación general de la genética cuantitativa relaciona a

la varianza fenotípica (σ_p^2) con sus componentes de varianza genética (σ_g^2) y ambiental (σ_e^2):

$$\sigma_p^2 = \sigma_g^2 + \sigma_e^2 \quad (1)$$

No obstante los terminos de varianza incluidos en esta ecuación hacen referencia a factores genéticos y ambientales en general. Por lo tanto, es deseable una partición más fina de dichas varianzas para determinar qué factores específicos pudieran estar interviniendo en la expresión de un fenotipo. La varianza genética puede contener varianza debida a la dominancia de algunos genes (σ_d^2), a los efectos aditivos de los genes sobre el fenotipo (σ_a^2), y a las interacciones dominantes (σ_{dxi}^2), aditivas (σ_{axi}^2) o ambas (σ_{axi}^2) entre genes (en general, se representan como σ_i^2):

$$\sigma_g^2 = \sigma_a^2 + \sigma_d^2 + \sigma_i^2 \quad (2)$$

donde $\sigma_i^2 = \sigma_{axi}^2 + \sigma_{dxi}^2 + \sigma_{ixi}^2$

De igual forma, la varianza ambiental (σ_e^2) puede ser fraccionada en varios componentes. Por ejemplo, el peso en humanos al nacer está influido por efectos debidos al genotipo materno, y por efectos del ambiente materno general e inmediato, entre otros (Falconer 1981). En algunas circunstancias, es necesario analizar la variación ambiental dentro de individuos (como en el caso de rasgos que se repiten temporal o espacialmente), y la varianza ambiental entre individuos debida a condiciones permanentes o no localizadas. Estos tipos de variación ambiental se conocen como varianza ambiental especial (V_{es}) y varianza ambiental general (V_{eg}), o de efectos específicos y generales, respectivamente (Falconer 1981). La importancia de la estimación de ambos tipos de variación ambiental (intra e interindividual) es evidente cuando no es posible estimar la heredabilidad de un rasgo usando la información de la ecuación (1). La proporción V_{eg}/σ_p^2 es el coeficiente de correlación intraclase, o la correlación entre medidas repetidas de un rasgo del mismo individuo, y se conoce como *repetibilidad* de un carácter. En estos casos, el objetivo es partir la varianza fenotípica en términos de V_{es} y ($\sigma_g^2 + V_{eg}$):

$$r = (\sigma_g^2 + V_{eg})/\sigma_p^2, \quad (3)$$

que indica la fracción de la varianza entre individuos, tanto genética como ambiental. Por lo tanto, esto permite la separación de la variación específica o especial del ambiente (V_{es}) como una fracción de la total:

$$1-r = V_{es}/\sigma_p^2 \quad (4)$$

De esta forma, la *repetibilidad* es un indicador de la variación interindividual, considerando la variación intraindividual. Una alta variación intraindividual reduce la posibilidad de que la variación observada sea de origen genético.

La heredabilidad de un rasgo puede ser estimada usando la σ_g^2 como

$$h_B^2 = \sigma_g^2/\sigma_p^2 \quad (5)$$

o bien la σ_a^2

$$h_N^2 = \sigma_a^2/\sigma_p^2 \quad (6)$$

h_B^2 se conoce como heredabilidad en el sentido amplio, mientras que h_N^2 se conoce como heredabilidad en el sentido estricto (Falconer 1981). Se considera la h_N^2 como el estimador más útil en programas de mejoramiento y en condiciones naturales, ya que es sobre la varianza aditiva sobre la que opera la selección (Fisher 1958). La h_B^2 , como ya vimos, incluye componentes de dominancia e interacción, por lo que la respuesta a la selección en caracteres que contienen en su varianza genética componentes de dominancia o de interacción no es predecible directamente. Si existe dominancia la heredabilidad se puede sobreestimar ya que los genes dominantes no siempre se heredan a la siguiente generación, por lo que sus efectos pueden ser transitorios. En el caso de la varianza de interacción, los efectos son multiplicativos y dependerán de las combinaciones entre los alelos. Por lo tanto, ciertas combinaciones alélicas en los progenitores podrían no encontrarse en la progenie.

La relación entre la heredabilidad y la selección puede apreciarse a través de la ecuación de la respuesta a la selección (R):

$$R = Sh^2 \quad (7)$$

Donde R es la *respuesta* a la selección medida como la desviación promedio del carácter de la progenie respecto a la media poblacional de progenitores, S es el *diferencial* de selección, medido como la desviación promedio del carácter de los progenitores seleccionados (después de la selección) respecto al promedio del carácter de la población de progenitores (antes de la selección). Si sólo se conoce el diferencial y la respuesta a la selección (promedio del rasgo antes y después de la selección), entonces es posible obtener la *heredabilidad realizada*

$$(h^2 = R/S), \quad (7a)$$

que es otra aproximación para conocer la varianza genética de un rasgo (Falconer 1981).

Los diseños más comunes para la estimación de la heredabilidad de rasgos cuantitativos son los de regresión progenitor-progenie y análisis intrageneracional (familias de hermanos completos o medios, primos, etc.). El cuadro 1 provee los componentes de covarianza genética o correlación intraclase (t) entre grupos de parientes. De los diseños intrageneracionales, el más empleado es el de medios hermanos paternos, debido a que permite la estimación de la varianza aditiva, libre de los efectos maternos y de la varianza de dominancia (Núñez-Farfán y Dirzo 1994).

Un ejemplo del cálculo de las heredabilidades para varias características de una planta con potencial económico para la extracción de resinas que sustituyan a las resinas de pino, se realizó usando un enfoque de análisis intrageneracional. Este estudio, aunque no es propiamente de domesticación, permite apreciar que metodológicamente es posible abordar el proceso de manera similar. El estudio con la planta silvestre *Grindelia camporum* Greene (Asteraceae) (McLaughlin 1986), involucró el análisis de 40 familias de medios hermanos arregladas en un diseño de bloques al azar, colocando tres plantas por familia por bloque, para un total de 600 plantas. Las plantas fueron medidas para características fenológicas y de producción de resinas (cuadro 2), ya que se considera que las resinas de esta planta pueden ser usadas como sustituto de las resinas de pino en la industria naviera. Si los rasgos de producción de resina tienen varianza genética en las poblaciones naturales, entonces pudiera ser posible seleccionar a las familias con valores genotípicos superiores (es decir, con mayor producción de resinas), y por ello es relevante la estimación de la heredabilidad. Los resultados indican que la mayoría de los caracteres poseen heredabilidades intermedias ($0.18 \leq h^2 \leq 0.50$) indicando que existe el potencial para seleccionar familias con valores genotípicos superiores e incrementar la producción de resinas.

La estimación de los parámetros de la genética cuantitativa usando el método de regresión progenitor-progenie, puede ilustrarse con el estudio de la resistencia de plantas de camote [*Ipomoea batatas* (L.) Lam., Convolvulaceae] a coleópteros del suelo que dañan los tubérculos (Jones *et al.* 1979). El estudio fue diseñado para estimar la heredabilidad de la resistencia (estimada como el porcentaje de tubérculos dañados) a dos grupos de insectos herbívoros. Por una parte, se estimó el daño producido por especies de los géneros *Systema* y *Diabrotica*, y es tratado simplemente como el daño causado por el complejo *Diabrotica-Systema*. Por otra parte, se estimó el daño que produce a los tubérculos el escarabajo del camote ("sweet potato flea beetle"), *Chaetocnema confinis* Crotch. Se usaron 22 líneas de progenitores y sus respectivas progenies. Se obtuvieron, por lo tanto, el porcentaje de tubérculos dañados en cada línea progenitora y en cada progenie, usando de 30 a 117 camotes para la línea progenitora y cerca de 300 (de 19 hijos de cada línea progenitora) para obtener la media de la progenie. Ya que se trata de una regresión entre un progenitor y el promedio de su progenie, la pendiente de la regresión es equivalente a $1/2h^2$. Los resultados indican que la variación en la resistencia observada es heredable, ya que las heredabilidades fueron significativas tanto para el porcentaje de daño producido por el complejo *Diabrotica-Systema*, como para el producido por *Ch. confinis* ($h^2 = 0.45$, $h^2 = 0.40$, respectivamente; véase apéndice 1A, B).

Para ilustrar la estimación de la respuesta a la selección, supongamos que realizamos un experimento de selección por truncamiento (i.e., ciertos progenitores se escogen únicamente debido al mérito de sus rasgos fenotípicos; Falconer 1981) con los datos de *I. batatas* del apéndice 1A. Seleccionamos a todos los progenitores que presentaron valores menores o iguales al 40% de tubérculos dañados por el Complejo *Diabrotica-Systema* (señalados en negritas en el apéndice 1A). En otro experimento de selección por trun-

Cuadro 1. Covarianzas genéticas, regresión o correlación intraclase, y heredabilidad de diferentes grupos de parientes empleados en genética cuantitativa (Modificado de Falconer 1981)

Parientes	Covarianza	Regresión (b) o correlación (t)	h^2
Hijos y un progenitor	$1/2 \sigma_a^2$	$b = (1/2) \sigma_a^2 / \sigma_p^2$	$2b$
Hijos y ambos progenitores	$1/2 \sigma_a^2$	$b = \sigma_a^2 / \sigma_p^2$	b
Medios hermanos	$1/4 \sigma_a^2$	$t = (1/4) \sigma_a^2 / \sigma_p^2$	$4t$
Hermanos carnales (completos)	$1/2 \sigma_a^2 + 1/4 \sigma_d^2 + \sigma_{ec}^2$	$t = (1/2 \sigma_a^2 + 1/4 \sigma_d^2 + \sigma_{ec}^2) / \sigma_p^2$	$\geq 2t$

b = coeficiente de regresión; t = coeficiente de correlación intraclase

camiento seleccionamos a todos los progenitores que presentaron valores de daño por *Ch. confinis* menores o iguales al 19% de tubérculos dañados. Podemos calcular el diferencial de selección, S , como la diferencia entre el promedio de los progenitores seleccionados, menos el promedio de la población total de progenitores, para ambos experimentos de selección. Como ya conocemos la heredabilidad de cada tipo de daño, es entonces posible estimar la respuesta teórica esperada a la selección usando la ecuación (7). La R esperada para cada tipo de herbívoro es de -10.0 y -5.67, es decir se espera que el promedio poblacional de la generación siguiente sea menor en esas cantidades al promedio de los progenitores; es este entonces un ejemplo de selección artificial para incrementar la resistencia a herbívoros en *I. batatas* (véase apéndice 1). Sin embargo, como sí conocemos los valores de la progenie, podemos también calcular los promedios de la progenie seleccionada y calcular la R observada, como la diferencia entre el promedio de la progenie seleccionada menos el promedio de la población de progenitores. Se aprecia en el apéndice que las respuestas a la selección observadas son mayores que las teóricamente esperadas. No está por demás decir que si conociéramos sólo la R y la S , entonces también podríamos intentar la estimación de la heredabilidad realizada usando la ecuación (7a).

Finalmente, es deseable una medida que exprese de manera general la respuesta a la selección. Para caracteres con distribución normal, la desviación

estándar es una propiedad del carácter y de la población, ya que mide la variabilidad y establece las unidades en las cuales la respuesta se expresa (p.ej., porcentaje, cm, g, etc.). La respuesta a la selección (R) puede ser generalizada y usada con fines comparativos si el diferencial de selección (S) lo expresamos en unidades de desviación estándar fenotípica (σ_p), lo que se conoce como *intensidad de la selección*, i :

$$i = S/\sigma_p \quad (7b)$$

Este cociente es interpretable en términos de cambio en el valor del rasgo (en unidades de desviación estándar respecto a la media antes de la selección) que produce la selección natural o antropogénica (Lande y Arnold 1983). Esta medida puede ser expresada en términos de desviaciones estándar fenotípica de la población y ha sido aplicada principalmente en mejoramiento animal y vegetal, aunque ha sido estimada en varios estudios con especies silvestres (Núñez-Farfán 1993), y es fácilmente aplicable en estudios de domesticación.

Los datos de los promedios de las familias y progenies, los cálculos de la heredabilidad, regresiones genéticas, respuesta a la selección e intensidad de la selección, se ofrecen en el apéndice 1 para el caso de la resistencia a los herbívoros en *Ipomoea batatas*, con la finalidad de que el lector no familiarizado con la genética cuantitativa maneje e interprete las estimaciones obtenidas.

Cuadro 2. Estimados de los componentes de varianza y heredabilidad de varios caracteres de *Grindelia camporum* (Asteraceae). Datos obtenidos de McLaughlin (1986).

Característica	Promedio	VARIANZAS ¹				
		σ^2_f	σ^2_b	σ^2_e	Varianza aditiva (V_a)	$h^2 \pm \text{E.S.}$
Fecha Primera floración	Julio 10	12*	56.4*	147.5	48.7	0.22±0.05
Fecha Pico de la floración	Agosto 26	16*	44.4*	104.7	64.1	0.39±0.07
Peso seco (g)	286.0	17*	91*	274	68.6	0.18±0.05
Porcentaje resina cruda	10.7	0.37*	0.73*	3.01	1.47	0.36±0.07
Número de ácidos	106.4	8.20*	9.4*	47.8	32.7	0.50±0.08
Resina/planta (g)	19.1	11.10*	22*	119.7	44.5	0.29±0.06

¹ σ^2_f = varianza debida a los efectos de familia; σ^2_b = varianza debida a los efectos del bloque; σ^2_e = varianza del error; V_a = varianza aditiva ($V_a = 4\sigma^2_f = 4t$). $= \sigma^2_f / \sigma^2_p$, donde la varianza fenotípica $\sigma^2_p = \sigma^2_f + \sigma^2_b + \sigma^2_e$.

* significativo con $P < 0.001$

Nota: la varianza aditiva es cuatro veces la varianza familiar debido a que son medios hermanos y la covarianza entre ellos es $1/4 V_a$ (Véase cuadro 1).

Correlación entre caracteres. Darwin (1859) entendió que el proceso de selección, natural o artificial, sobre un rasgo en muchas ocasiones produce cambios en otros caracteres debido a lo que él llamó las "misteriosas leyes de correlación del crecimiento" (op.cit., Capítulo 1). Los cambios producidos en otros caracteres que no son el objetivo de la selección se conoce como selección indirecta, correlativa o inconsciente (ver Lande y Arnold 1983). La relación, positiva o negativa, entre dos caracteres métricos de los individuos se conoce como correlación fenotípica, y al igual que la varianza fenotípica, la correlación fenotípica puede estar determinada por factores genéticos y ambientales. El análisis de la correlación entre caracteres es de mucho interés (Falconer 1981) debido a que la correlación puede estar determinada por efectos pleiotrópicos de genes de efectos mayores, o bien por ligamiento entre genes. También es importante, porque la selección en un rasgo puede producir cambios en otros no seleccionados y, finalmente, porque dependiendo del signo de una correlación genética entre rasgos, ésta puede constituir una restricción evolutiva, entendida como una limitante al curso o producto de la evolución (Arnold 1992).

Para ilustrar las correlaciones fenotípicas entre caracteres, tomemos el estudio realizado con la "uña de gato" (*Proboscidea parviflora* (Bretting, 1982; 1986), planta de cuyos frutos se obtiene fibra para elaborar cestas (figura 1). Se analizaron bajo condiciones controladas, poblaciones silvestres, malezoides y cultivadas del sur de Estados Unidos y Norte de México. La comparación de los promedios y las varianzas de diversos caracteres morfológicos, se correlacionaron con la forma de uso de esta especie (cuadro 3). Los cambios en características morfológicas como el color de la semilla, el tamaño de diferentes estructuras del fruto y de las flores, fueron un buen indicador de que había ocurrido divergencia debido a la acción humana (figura 1). Finalmente, se mostró que: 1] la longitud del *rostrum* y la cápsula es significativamente mayor en la variedad domesticada que en la silvestre; 2] existe una relación alométrica entre la longitud de la cápsula y la longitud del *rostrum*; y 3] el incremento alométrico es mayor en la variedad domesticada (Bretting 1986) (cuadro 4). Si los cambios producidos en el *rostrum* (figura 1) han ocurrido por la selección que las culturas han hecho para obtener producción de fibra, es posible que tales culturas no hayan seleccio-

Figura 1. Frutos de *Proboscidea parviflora* var. *parviflora* (A) y *Hohokamiana* (B) (Modificada de Bretting 1986).

Cuadro 3. Valores promedio (límites de confianza al 95%) de 8 caracteres analizados para 23 poblaciones silvestres (*Proboscidea parviflora* var. *parviflora*) y 13 cultivadas (*Proboscidea parviflora* var. *Hohokamiana*) de *Proboscidea parviflora* (Tomado de Bretting, 1982).

Carácter	Cultivada	Silvestre	Diferencia
Longitud cápsula (cuerpo) del fruto (cm)	10 (8.9-11.2)	6.1 (5.5-6.8)	Significativa
Longitud de la cresta del fruto (cm)	5.4 (4.8-6.0)	3.6 (3.2-4.0)	No significativa
Longitud del <i>rostrum</i> del fruto ("garra")(cm)	23.6 (20.5-26.7)	11.8 (10.2-13.5)	Significativa
Altura de la cresta del fruto (cm)	0.6 (0.52-0.68)	0.5 (0.41-0.51)	Significativa
Longitud de la antera (mm)	3.0 (2.6-3.2)	2.4 (2.2-2.6)	Significativa
Longitud del estilo (mm)	20.7 (19.1-21.5)	17.4 (16.6-18.1)	Significativa
Ancho + largo de la hoja (cm)	49.5 (43.1-55.9)	46.1 (43.4-48.8)	No significativa
Longitud del pedicelo (cm)	25.0 (23.6-26.4)	22.9 (20.6-25.1)	No significativa

nado el tamaño de la cápsula ni la altura de la cresta. Sin embargo, ambos caracteres muestran cambios entre las poblaciones cultivadas y silvestres, al igual que el tamaño del *rostrum* (cuadro 3). Por otra parte, se aprecia también que el tamaño de las partes sexuales (estilo y anteras) son significativamente más grandes en las cultivadas que en las silvestres, en contraste con el tamaño del pedicelo de la corola que no muestra cambios (cuadro 3). Obteniendo la correlación entre la longitud y el ancho del *rostrum* en poblaciones silvestres y cultivadas de *P. parviflora*, Bretting (1986) detectó que la magnitud de la correlación es distinta ($r = 0.75$ y $r = 0.38$, respectivamente). Si la diferencia en la correlación se debiera únicamente a una respuesta geográfica, como es común debido a variación geográfica, la relación entre características debiera tener curvas similares aunque con diferentes ordenadas al origen o interceptos (i.e., cambio isométrico). Sin embargo, se observa que las pendientes cambian indicando que el cambio es alométrico ($b_{\text{silvestres}} = 0.155$; $b_{\text{cultivadas}} = 0.61$, ambas estadísticamente significativas), lo que significa que un cambio en una parte de la estructura está generando un cambio mayor en otra(s) estructuras, y que posiblemente la evolución de los caracteres no se debe sólo a que el fruto es más grande en las poblaciones manejadas, sino a cambios en las relaciones entre rasgos.

Supongamos que deseamos determinar la importancia de los factores genéticos y ambientales como causas de la correlación fenotípica. Para ello, deberíamos conocer primero, no sólo los valores fenotípicos de pares de caracteres de los individuos, sino también sus valores genotípicos y desviaciones ambientales, para estimar las *correlaciones genéticas y ambientales* (Falconer 1981). Si además conocemos los valores

reproductivos ("breeding values"), se puede obtener la correlación entre valores reproductivos (véase Falconer 1981, caps. 7 y 19). Al igual que la varianza genética de un rasgo incluye varianzas de dominancia e interacción, podrían existir correlaciones entre las desviaciones debidas a la dominancia e interacción de los genes. No obstante, para fines prácticos es posible estimar sólo las correlaciones genéticas aditivas y las correlaciones ambientales que incluyan también a las desviaciones no aditivas. Una correlación (r) es el cociente de la covarianza entre dos características (x, y) sobre el producto de sus desviaciones estándar:

$$r_p = \text{COV}_{pxy} / \sigma_{px} * \sigma_{py} \quad (8)$$

$$\text{siendo} \quad \text{COV}_{pxy} = r \sigma_{px} \sigma_{py} \quad (9)$$

Si la covarianza fenotípica es el resultado de las covarianzas genéticas y ambientales ($\text{COV}_{pxy} = \text{COV}_{pxy} + \text{COV}_{exy}$), entonces se puede expresar esta suma en términos de correlación y desviaciones estándar usando la ecuación (9) como:

$$r_p \sigma_{px} \sigma_{py} = r_a \sigma_{ax} \sigma_{ay} + r_e \sigma_{ex} \sigma_{ey} \quad (10)$$

Si la heredabilidad es $h^2 = \sigma_a^2 / \sigma_p^2$, y $e^2 = \sigma_e^2 / \sigma_p^2$, entonces, obteniendo la raíz cuadrada y despejando, se puede sustituir $\sigma_a = h \sigma_p$ y $\sigma_e = e \sigma_p$ en la ecuación (10):

$$r_p \sigma_{px} \sigma_{py} = r_a h_x \sigma_{px} h_y \sigma_{py} + r_e e_x \sigma_{px} e_y \sigma_{py} \quad (11)$$

La división de esta ecuación por $\sigma_{px} \sigma_{py}$ produce:

$$r_p = r_a h_x h_y + r_e e_x e_y \quad (12)$$

Cuadro 4. Valores promedio (desviación estándar) de caracteres del fruto, que es la parte útil para los indígenas, de dos variedades de *Proboscidea parviflora* (variedad silvestre= *P. parviflora* var. *parviflora*; variedad domesticada= *P. parviflora* var. *hohokamiana*), obtenidos bajo condiciones de cultivo homogéneo (Tomados de Bretting, 1986).

Carácter	<i>P. parviflora</i> var. <i>parviflora</i>	<i>P. parviflora</i> var. <i>hohokamiana</i>
Ancho del <i>rostrum</i> (cm)	2.56 (0.58)	3.33 (0.75)
Longitud del <i>rostrum</i> (cm)	11.19 (3.40)	23.28 (4.99)
Longitud de la cápsula (cm)	1.99 (0.20)	2.75 (0.20)

Esta ecuación muestra que la correlación fenotípica está determinada por causas genéticas y ambientales. Si la heredabilidad de ambos caracteres fuera alta, entonces gran parte de la correlación será de naturaleza genética. Si por el contrario, ambas heredabilidades son cero, se hace evidente que la posible correlación fenotípica entre ambos caracteres x y y será de naturaleza totalmente ambiental. Una correlación genética puede tomar valores de -1 a $+1$, y su magnitud expresa el grado con que dos caracteres métricos cualquiera de un organismo están determinados por los mismos genes. Para ejemplificar esto, consideremos el caso de dos rasgos medidos en *Grindelia camporum* (ver cuadro 2), como la biomasa total y el porcentaje de resina cruda. Aunque el porcentaje de resinas es el rasgo de interés, su obtención requiere a la vez obtener mayor cantidad de biomasa en hojas. Sin embargo, la biomasa seca de la planta está correlacionada negativamente con el porcentaje de resinas, haciendo imposible la selección simultánea de ambas características (figura 2). Este ejemplo remarca la importancia de las correlaciones genéticas tanto en evolución como en domesticación, ya que, hipotéticamente, en las poblaciones naturales de esta planta la cantidad de resinas pudiera tener un efecto defensivo contra herbívoros o patógenos, por lo tanto la selección debiera incrementar el rasgo. No obstante, el aumento en la producción de resinas se hace a expensas de reducir la biomasa vegetativa, la cual determina a la vez la cantidad de semillas producidas, y este es un componente de la adecuación ("fitness"). Por lo tanto, la selección favorecerá uno de los dos rasgos de acuerdo con la relación que mantenga con la adecuación. El análisis de las correlaciones genéticas y fenotípicas hace patente la existencia de costos ecológicos (defensa y adecuación) y fisiológicos (asignación de recursos a diferentes estructuras o funciones). Estos aspectos de las correlaciones genéticas, son importantes tanto en la evolución de las poblaciones naturales como de los organismos en proceso de domesticación. Un tratamiento completo sobre las restricciones a la evolución fenotípica es proporcionado por Arnold (1992).

En contraste con el ejemplo anterior, la correlación genética entre el daño producido por coleópteros del complejo *Diabrotica-Systema* y el daño producido por *Chaetocnema confinis* en *Ipomoea batatas* (el camote), es positiva y significativa, tanto en los progenitores como en los hijos ($r_n = 0.518$, $r_a = 0.775$, respectivamente; véase apéndice 1C). Este resultado es relevante ya que indica que la resistencia a un tipo de herbívoro no compete o interfiere con la resistencia a otro herbívoro, y sugiere que el sistema defensivo de *Ipomoea batatas* funciona para un espectro grande de especies de coleópteros (Jones *et al.* 1979).

Interacción genotipo-ambiente. Como se mencionó en párrafos anteriores, la varianza fenotípica total observada es resultado de la suma del genotipo más el ambiente, para casos en los cuales se considera sólo un ambiente. Sin embargo cuando los mismos genotipos son expuestos a diferentes condiciones ambientales su respuesta podría ser distinta. Ésto da lugar a un nuevo término en la ecuación de la varianza fenotípica conocido como interacción genotipo-ambiente. En diversos estudios se ha visto que los genotipos de una especie no responden de la misma manera a un ambiente determinado, sobre todo cuando los ambientes son heterogéneos en ciertos factores. Una especie puede sobrevivir en dichos ambientes si sus individuos son fenotípicamente flexibles o si existe suficiente variabilidad genética en la población (Bradshaw 1965). A toda la variación fenotípica ambientalmente inducida se le conoce como plasticidad, y al cambio en la expresión fenotípica de un mismo genotipo en varios ambientes se le conoce como plasticidad fenotípica (Falconer 1981). La plasticidad fenotípica se analiza a través de la obtención de normas de reacción (de Jong y Stearns 1991). Una norma de reacción es una función que transforma la variación ambiental en variación fenotípica, de manera que en las poblaciones pueden coexistir diferentes normas de reacción (figura 3). No obstante, la evolución de las normas de reacción dependerá de las correlaciones genotipo-ambiente, es decir, de la expresión de un mismo carácter en dos ambientes

distintos. Los modelos de Via y Lande (1985) demuestran que la correlación de la expresión fenotípica de un rasgo entre ambientes afecta la evolución del mismo. Correlaciones distintas de cero reducen la evolución fenotípica hacia los óptimos de cada ambiente, pero sólo las correlaciones de -1 o $+1$ impiden el alcance del fenotipo óptimo. Las correlaciones diferentes de cero de un carácter en dos ambientes dan lugar a interacciones genotipo-ambiente, y éstas han sido estimadas en un número importantes de estudios en poblaciones naturales y malezas. Por ejemplo, han sido usadas para conocer si existen compromisos ("trade-offs") entre el desempeño de insectos herbívoros en dos diferentes ambientes (dos especies de plantas huésped; Via 1984). En términos de la domesticación, las correlaciones genotipo-ambiente deberían considerarse ya que podrían determinar de manera importante el éxito o no del proceso de selección humana. Por otra parte, en ausencia de varianza genética aditiva, útil a la selección, el conocimiento de las interacciones genotipo-ambiente podría constituir una alternativa para obtener los mejores resultados posibles, dentro de las limitaciones impuestas por la ausencia de varianza genética. Sin embargo, aún con presencia de varianza genética, es importante conocer qué condiciones ambientales favorecen la respuesta de ciertos genotipos.

Sin embargo, las correlaciones genotipo-ambiente no pueden ser calculadas de manera análoga a como se estiman las correlaciones entre dos rasgos en el mismo ambiente, ya que en este caso se hacen sobre

el mismo individuo, y no así las correlaciones genotipo-ambiente. Un método frecuentemente empleado es calcular la correlación entre promedios del mismo rasgo de familias (u otro grupo de parientes) expuestas a dos distintos ambientes (Via 1984). Una descripción completa de los métodos de estimación de las correlaciones genotipo-ambiente, así como el poder de las pruebas y confiabilidad de ellas puede consultarse en Windig (1997). En general, aunque incorrecta en principio, la estimación de correlaciones genotipo-ambiente usando promedios familiares son exactamente similares a las derivadas del análisis de varianza.

Variabilidad genética y la genética de poblaciones. Como se mencionó en párrafos anteriores, el estudio de los patrones de variación genética en poblaciones con diferente grado de manejo ha sido un enfoque ampliamente utilizado a partir de los años 80. Por lo tanto, es importante conocer los tipos de análisis de esta disciplina y la información que puede aportar a los estudios sobre domesticación en plantas.

A diferencia de la genética cuantitativa, que basa su análisis en el fenotipo, los análisis en genética de poblaciones se basan en el cálculo de las frecuencias alélicas y genotípicas de las poblaciones bajo estudio, para estimar posteriormente niveles de diversidad genética y grado de diferenciación entre las poblaciones de una especie. La genética de poblaciones nos ofrece la oportunidad de conocer qué fuerzas evolutivas, además de la selección humana, afectan la es-

Figura 2. Regresión entre la producción de resina (porcentaje) y la biomasa seca de plantas de *Grindelia camporum* (Ver texto).

estructura genética de las poblaciones manejadas, en comparación con sus parientes silvestres. Comúnmente, la genética de poblaciones analiza los cambios en las frecuencias de los genes y los genotipos (i.e., microevolución) usando loci adaptativamente neutros, como los loci enzimáticos a través de electroforesis horizontal en geles (Pérez-Nasser y Piñero 1997), fragmentos polimórficos aleatorios de ADN (RAPDs), o electroforesis en geles de gradiente desnaturalizante (Strand *et al.* 1996, Otero *et al.* 1997). El análisis de la variación en una muestra adecuada de loci (usualmente de 10 a 30) y de organismos de una población (usualmente 30 o más), ofrece un panorama útil de la constitución genética de las poblaciones aun cuando dicha variación no esté relacionada con la adecuación (Lewontin 1974), o con los rasgos de interés para el hombre.

Algunos de los parámetros más importantes que se estiman en los estudios de genética de poblaciones, pueden ser usados en estudios de domesticación, ya que permiten, en primera instancia, estimar la variación genética presente en las poblaciones, y la diferenciación genética entre ellas. En segundo lugar, es posible inferir los efectos de diferentes procesos evolutivos (migración, selección, deriva génica y endogamia) que afectan la estructura genética de las especies. Aún cuando existen muchos estudios de genética de poblaciones en plantas cultivadas (Oh-

nishi, 1988; Koenig y Gepts, 1989) y en especies propuestas como posibles ancestros (Kercher y Conner, 1996), no existe homogeneidad respecto a los parámetros estimados, protocolos de muestreo, a diferencia de muchos estudios realizados con poblaciones naturales. Por ello, mucha de la información derivada de tales trabajos no es útil para la obtención de generalizaciones respecto a la cantidad de variación genética en plantas cultivadas (Hamrick y Godt 1997) o en proceso de domesticación, por lo que son necesarios más estudios de esta naturaleza diseñados apropiadamente (ver Baverstock y Moritz 1996; Murphy *et al.* 1996). Pocos estudios, como los que a continuación se reseñan, han considerado las diferencias en el tipo de manejo de poblaciones de especies que se han utilizado con fines diferentes a los de grano. Estos estudios se tomaron como base para describir los parámetros relevantes a estimar en un análisis de genética de poblaciones y que, insistimos, deben homogeneizarse en estudios futuros.

Estimaciones genéticas. A partir de los geles obtenidos con las diferentes enzimas utilizadas se obtienen las frecuencias genotípicas de cada población. A partir de las frecuencias genotípicas se calculan las frecuencias alélicas. Para analizar la variabilidad genética de las diferentes poblaciones se obtiene la proporción de loci polimórficos (P) como: $P = x/m$, donde x es

Figura 3. Normas de reacción para 5 genotipos que ocupan dos ambientes (A_1 y A_2). El único genotipo que no es plástico es el genotipo 1. Los genotipos 2 y 3 presentan respuesta plástica pero no interacción genotipo-ambiente; los genotipos 4 y 5 presentan interacción genotipo-ambiente.

el número de loci polimórficos y m es el número total de loci analizados. Generalmente se utiliza el criterio de polimorfismo del 99% (i.e., el alelo más común no excede la frecuencia de 0.99). Un valor de $P=1$ indica que todos los loci tienen dos o más alelos. A partir de las frecuencias alélicas, se obtiene la heterocigosis promedio esperada (H) como:

$$H = 1 - \sum_{i=1}^n p_i^2$$

donde p_i es la frecuencia de los alelos del locus i hasta el n . H toma valores de 0 a 1 (Hedrick 1983). También es posible calcular el número de alelos promedio por locus como:

$$n_a = \sum \frac{n_i}{m}$$

donde n_i es el número de alelos observados en el locus i , y m es el número de loci bajo análisis.

Estructura genética. Los estadísticos que permiten entender cómo está repartida la variación genética de una especie en diferentes niveles jerárquicos (dentro y entre poblaciones, así como la variabilidad total), son los índices de fijación (F) y los estadísticos F de Wright (F_{it} , F_{is} , y F_{st}) (Wright 1978). El índice de fijación mide el grado de endogamia en un locus cualquiera a través de comparar la heterocigosis observada respecto a la esperada en una población en equilibrio Hardy-Weinberg (i.e., no afectada por ninguna fuerza evolutiva). Este se define como

$$F = 1 - \frac{H}{2pq}$$

donde H es la heterocigosis observada en la población, y $2pq$ es la proporción de heterocigotos esperada para cualquier par de alelos en el locus. F toma valores de -1 a +1, y los valores extremos indican un exceso y una deficiencia de heterocigotos, respectivamente. Valores de $F = 0$ indican que la población se encuentra en equilibrio Hardy-Weinberg (Hedrick 1983). F_{it} mide el grado de endogamia total en la población (el conjunto de las poblaciones, que en términos de estos estadísticos pueden ser consideradas como subpoblaciones; Wright 1978). F_{is} mide la reducción en la heterocigosis individual promedio a nivel de toda la población (el conjunto de todas las subpoblaciones) en relación a una población en apareamiento al azar (Hardy-Weinberg) y con las mismas frecuencias génicas (alélicas). F_{st} es el coeficiente total de endogamia de un individuo, e incluye la contribución de apareamientos no aleatorios dentro de las subpoblaciones (F_{is}), más una contribución debida a la subdivisión en sí misma, F_{st} (Hartl y Clark 1989). Si p_i es la frecuencia de un alelo en el locus i en la población total,

$$F_{it} = \frac{H_i - H_o}{H_i}$$

donde H_o es la heterocigosis individual promedio observada en la subpoblación, y

$$H_o = \frac{\sum_{i=1}^n 2p_i(1-p_i)}{n}$$

es la heterocigosis promedio esperada en una población de apareamiento aleatorio, donde la suma de todos los loci es n . F_{is} mide la reducción en la heterocigosis individual promedio debida a apareamientos no aleatorios dentro de la subpoblación (Hartl y Clark 1989) como:

$$F_{is} = \frac{H_i - H_s}{H_i}$$

donde H_s es la heterocigosis promedio esperada, para todos los loci, a nivel de subpoblación. Finalmente, F_{st} es una medida de diferenciación genética entre subpoblaciones, e implica una reducción en la heterocigosis de una subpoblación debido a deriva génica al azar (Hartl y Clark 1989); esta medida también es útil si el objetivo es inferir los patrones de flujo génico entre ellas:

$$F_{st} = 1 - \frac{H_s}{H_t}$$

F_{it} y F_{is} toman valores de -1 a +1 y miden la desviación en las frecuencias genotípicas respecto a una población ideal con las mismas frecuencias génicas, a nivel de toda la población y a nivel de las subpoblación, respectivamente.

La significancia de los estadísticos F o sus equivalentes se puede obtener mediante el programa desarrollado por Weir (1990; véase también Álvarez-Buylla *et al.* 1996). Este programa usa las frecuencias alélicas de todos los loci, para estimar los coeficientes F , el error estándar de los estimados mediante la técnica de "Jackknife" sobre todos los loci, y el intervalo de confianza de los estimados (al 95%) mediante la técnica de remuestreo denominada "Bootstrap".

El estadístico F_{st} es sumamente útil ya que permite estimar indirectamente el flujo génico (Slatkin

1994) mediante la expresión derivada por Wright (1951):

$$F_{st} \approx \frac{1}{4Nm+1} \quad (13)$$

donde N es el tamaño de la población, m es la fracción de inmigrantes a N . A partir de F_{st} se puede estimar indirectamente el flujo génico entre las subpoblaciones que integran la población (Wright 1951) como:

$$Nm \approx \frac{1}{4} \left(\frac{1}{F_{st}} - 1 \right) \quad (14)$$

Valores de $Nm \ll 1$ producen una fuerte diferenciación entre las subpoblaciones (i.e., deriva génica actuando independientemente en cada subpoblación; Slatkin 1994), mientras que si $Nm > 1$, las subpoblaciones se comportan como una sola población panmíctica y el flujo génico restringe el efecto de la deriva génica (Kimura y Maruyama 1971, Hartl y Clark 1989, Slatkin 1994).

No existe forma de estimar m indirectamente de manera independiente (Slatkin 1994), por lo que la aproximación es estimar Nm a partir de F_{st} . Los estimadores promedio de Nm requieren, para ser confiables, ser insensibles a la acción de otras fuerzas evolutivas como la mutación y la selección natural. Crow y Aoki (1984) y Takahata y Nei (1984), han demostrado que G_{st} (el estimador de F_{st} para loci multialélicos) no depende ni de la tasa de mutación μ , ni del número de alelos (k). La expresión de G_{st} incluye sin embargo un factor que toma en cuenta el número de subpoblaciones en la población:

$$G_{st} = \frac{1}{4\alpha Nm + 1} \quad (15)$$

donde

$$\alpha = \left(\frac{n}{n-1} \right)^2$$

y n el número de subpoblaciones; conforme el número de subpoblaciones se incrementa, G_{st} se aproxima a la F_{st} de Wright a una tasa de $1/m$, siempre que $\mu \ll m$ (Crow y Aoki, 1984, Takahata y Nei 1984, Hartl y Clark 1989).

Recientemente Slatkin (1993) ha encontrado que F_{st} puede ser usado para obtener información sobre el aislamiento por distancia (*sensu* Wright 1946). Para ello, se estima la F_{st} entre pares de poblaciones separadas una distancia k , y obtiene un estimado de Nm

de la ecuación (14). Dicho estimador se designa como $\hat{M}$ (Slatkin 1993). Para el caso de flujo génico en una dimensión (v.gr., poblaciones distribuidas linealmente a lo largo de ríos, costas, orillas de caminos o cultivos como en el caso de muchas malezas),

$$\hat{M} \approx \frac{4Nm}{k} \quad (16)$$

mientras que para flujo génico en dos dimensiones (cada población intercambia genes con las poblaciones contiguas en cualquier dirección),

$$\hat{M} \approx \frac{4Nm}{\sqrt{k}} \quad (17)$$

Para poblaciones en equilibrio entre la deriva y la migración la relación:

$$\log(\hat{M}) = a + b \log(k) \quad (18)$$

predice una pendiente (b) de -1 y de -0.5 para flujo génico en una y dos dimensiones, respectivamente (Slatkin 1993, 1994), lo cual indica que la diferenciación entre poblaciones será más marcada si sólo existe flujo génico en una dirección. Un ejemplo de la aplicación puede encontrarse en Núñez-Farfán *et al.* (1996).

Slatkin (1985) desarrolló otros métodos para estimar el flujo génico indirectamente. Uno de ellos conocido como el de los alelos exclusivos ("private alleles"), que son aquellos que se encuentran sólo en una población. La estimación de Nm requiere conocer la frecuencia promedio de los alelos exclusivos, $\bar{p}(1)$, y Slatkin (1985) encontró que existe una relación entre su frecuencia y Nm :

$$\ln \bar{p}(1) = \{(-0.505)(\ln Nm)\} - 2.44 \quad (19)$$

La lógica de este método de estimación es que si existe alto flujo génico entre las poblaciones cualquier alelo exclusivo de una población debiera tener una frecuencia muy baja en la población en la que se encuentra. Si alcanza frecuencias intermedias o altas, entonces el flujo génico no es suficiente para reducir su frecuencia y homogeneizar las poblaciones. El uso de los alelos exclusivos podría ser de mucha utilidad para determinar la magnitud de intercambio y diferenciación genética entre las poblaciones de plantas bajo proceso de domesticación y sus parientes silvestres.

Distancias y similitudes genéticas. La estimación de las distancias y similitudes genéticas entre poblaciones es de utilidad para la obtención de fenogramas, que constituyan hipótesis de las relaciones genealógicas entre, por ejemplo, poblaciones bajo domesticación y poblaciones silvestres. Nei (1972) ha propuesto estimadores sin sesgo tanto de las similitudes como de las distancias genéticas. Los valores de similitud toman valores de 0, si no comparten alelos un par cualquiera de poblaciones, a 1 si ambas tienen las mismas frecuencias alélicas:

$$I = \frac{J_{xy}}{\sqrt{J_{xx} J_{yy}}}$$

donde J_{xy} es la probabilidad de que dos alelos tomados al azar de una población sean idénticos, J_{xx} y J_{yy} son las probabilidades de homocigosis en la población X y Y, respectivamente (Hartl y Clark 1989). La distancia genética toma valores de 0 si las poblaciones tienen frecuencias alélicas idénticas, hasta ∞ si las poblaciones no comparten alelos, y se estima como:

$$D = -\ln I.$$

Para obtener las relaciones evolutivas entre las poblaciones se pueden aplicar técnicas numéricas (cluster analysis) usando los estimadores insesgados de la similitud en la frecuencia de los alelos de cada loci (Nei 1972), y obtener un fenograma, por ejemplo mediante el método de UPGMA (promedios aritméticos de par-grupo, no ponderados), el cual asume una tasa de evolución constante. Sin embargo, es probable que la tasa evolutiva entre loci enzimáticos no sea la misma, por lo que es posible obtener árboles filogenéticos de las poblaciones usando algoritmos que relajen esta condición, como el de Ficht-Margoliash (Swofford y Selander 1989).

A continuación se presentan dos ejemplos en los que se muestra el cálculo de estos estadísticos, los supuestos de los que parten y las hipótesis que los análisis permiten corroborar.

Setaria viridis (L.) Beauv., (Poaceae), es una gramínea de amplia distribución en las regiones templadas del mundo. Junto con otras especies arvenses y la especie domesticada *Setaria italica* (L.) Beauv., *S. viridis* es considerada una especie de importancia económica debido a su gran agresividad como maleza en los cultivos. El estudio de Wang *et al.* (1995) tuvo como objetivos: 1] analizar la diversidad genética en esta especie; 2] investigar patrones de diversidad genética a diferentes niveles y escalas geográficas (continentes, regiones, campos de cultivo); 3] entender las relaciones sistemáticas entre la especie malezoide y

la domesticada. A partir de semillas procedentes de 168 accesiones, correspondientes a 4 continentes y 13 países (la mayoría *S. viridis*, y sólo 4 fueron de *S. italica*) se realizó un análisis de isoenzimas. En 13 enzimas analizadas se obtuvieron 28 loci diferentes, y el porcentaje de loci polimórficos fue alto ($P = 64.3\%$), sin embargo la diversidad genética estimada como la heterocigosis promedio observada fue baja ($H = 0.07$) debido a que en la mayoría de los loci tuvo un alelo en frecuencia elevada y uno o dos alelos raros. Asimismo, el número promedio de alelos por loci (A) fue de 1.86.

Para estimar el grado de diferenciación entre las poblaciones (G_{ST}), la diversidad genética total (H_T) se fraccionó en sus componentes dentro (H_S) y entre poblaciones (D_{ST}), de manera que $G_{ST} = D_{ST}/H_T$. Los resultados indican que existe una fuerte diferenciación entre poblaciones ($G_{ST} = 0.65$) y similar a los valores observados para malezas ($G_{ST} = 0.33-0.8$; Wang *et al.* 1995). Si usamos el valor de G_{ST} para estimar un estimado del flujo génico mediante la fórmula (14) obtenemos un valor de $Nm = 0.134$ migrantes por generación. Como se mencionó antes, valores Nm menores de 1 producen una fuerte diferenciación entre poblaciones por deriva o selección. En este caso la diferenciación es, en parte, producto de la intervención humana.

Para establecer las posibles relaciones genéticas entre las accesiones de *S. italica* y de *S. viridis*, se encontró que ambas son muy similares genéticamente y sólo un alelo fue exclusivo de *S. italica*. Un análisis de componentes principales usando las frecuencias alélicas de los loci polimórficos no distingue a las dos especies de *Setaria*. Esta gran similitud genética, aunada a una gran similitud morfológica y la ocurrencia de hibridización, sugiere que *S. italica* es una forma domesticada de *S. viridis*.

El estudio de Escalante *et al.* (1994), usando electroforesis en geles de almidón, con poblaciones silvestres y cultivadas de *Phaseolus coccineus* (silvestre= spp. *formosus* y cultivada= spp. *coccineus*) y una población cultivada de *P. vulgaris*, permitió estimar los niveles de variación genética, frecuencias alélicas, cálculo de los coeficientes F de Wright, y tasas de entrecruzamiento. Los resultados indican que: 1] los niveles de variación dentro y entre las poblaciones de *P. coccineus* son similares, lo que indica que la domesticación no ha erosionado la variabilidad genética; 2] la variabilidad genética en *P. vulgaris*, estimada como la heterocigosis promedio es baja (0.016); 3] que la diferenciación genética es mayor entre las poblaciones cultivadas que en las silvestres de *P. coccineus*, lo cual se corresponde con las expectativas de la evolución bajo domesticación ($F_{ST} = 0.21$ versus 0.07, respectivamente), y que

la endogamia es mayor también en las poblaciones cultivadas ($F_{is} = 0.23$ versus 0.28); finalmente, las tasas de entrecruzamiento son intermedias y similares dentro de cada grupo (Escalante *et al.* 1994).

Estudios de genética de poblaciones se han realizado empleando otros marcadores en poblaciones silvestres y domesticadas de muchas especies de interés humano. Por ejemplo, el estudio realizado con el girasol (*Helianthus annuus*, Asteraceae) mediante la técnica de los RAPDs, mostró que las variedades cultivadas antiguas y las variedades americanas (de uso tradicional) formaron un grupo homogéneo genéticamente, mientras que los cultivares modernos no constituyen un grupo coherente (Arias y Riesberg 1995). Esta falta de coherencia se debe posiblemente a procesos de hibridación intra e interespecífica para la producción de las variedades modernas. Otro tipo de marcador para estimar el flujo genético entre poblaciones arvenses y cultivadas, ha sido empleado en *Cucurbita argyrosperma* Huber, *C. fraterna* L.H. Bailey y *C. moschata* Duch. Ex. Poir (Cucurbitaceae) (Wilson *et al.* 1994). En este estudio, con base en el uso del marcador del sabor del fruto (amargo o dulce, y controlado por loci dominantes) de poblaciones cultivadas y poblaciones silvestres, se ha sugerido que la presencia del sabor dulce en los individuos de *C. argyrosperma* se debe al intercambio genético con otra especie domesticada, *C. pepo*. Por otra parte, el análisis de electroforesis de isoenzimas mostró que no existe flujo genético entre *C. argyrosperma* con *C. fraterna* y *C. moschata*, pero si lo hay entre *C. fraterna* y *C. moschata*.

Discusión

La aplicación de la genética cuantitativa a los estudios de domesticación incipiente en plantas permitirá explicar el cambio observado en poblaciones de especies que están siendo sometidas a diferentes tipos de manejo (recolectada, tolerada, inducida) (Casas y Caballero, 1995), o bien creciendo en diferentes ambientes antropogénicos (vegetación secundaria, campos de cultivo, solares) o con diferente grado de manejo (silvestre, ruderal, arvense o domesticada). La variación intraespecífica puede ser evaluada en sus componentes ambiental y genético. Determinar si aquellos rasgos que son utilizados (hojas, tallos, flores) están siendo sometidos, o son susceptibles de ser sometidos a presiones de selección humana (si hay varianza aditiva). El análisis de los componentes de la variación fenotípica permite cuantificar la respuesta plástica de las poblaciones creciendo en diferentes agrohábitats, así como los patrones de evolución derivados de la selección natural y/o humana. El potencial de evolución bajo domesticación de los

rasgos utilizados por la gente (hojas, frutos, semillas, tubérculos) puede ser explorado a partir del cálculo de sus heredabilidades. Un carácter puede ser utilizado continuamente por la gente (las hojas de los quelites o los tubérculos de los camotes) pero si no es un carácter con variación genética en la población, no podrá ser sometido a selección artificial. Finalmente, las interacciones que ocurren entre los genotipos y el ambiente, permitirá establecer las mejores condiciones para que los genotipos respondan o se manifiesten de la mejor manera (incremento en tamaño, producción, color o sabor de determinado rasgo). El complementar el análisis de la variación morfológica con la genética de poblaciones permitirá cuantificar la variabilidad genética presente dentro de las especies y determinar los procesos evolutivos que están modificando o manteniendo la variabilidad genética dentro y entre las poblaciones. Una especie bajo domesticación incipiente, con muy poca variabilidad genética pero con alta plasticidad fenotípica (generalista), puede ser tan exitosa como aquella con gran diversidad genética pero con requerimientos ambientales muy específicos (especialistas). La incorporación simultánea de estos análisis al del proceso de domesticación incipiente en plantas permitirá establecer hipótesis evolutivas, predecir respuestas, y posiblemente explicar procesos de evolución pasada, en especies que conformaron la agricultura en mesoamérica.

Conclusiones

Los estudios sobre domesticación realizados a la fecha han usado diferentes enfoques:

1] El enfoque comparativo, en donde se utiliza información morfológica y genética (sistemática molecular) entre las especies domesticadas y los supuestos parientes silvestres. Esta información se ha complementado con estudios citogenéticos y biogeográficos e incluso arqueológicos y etnohistóricos.

2] El enfoque morfológico, que se basa en el análisis infraespecífico de poblaciones de una misma especie o subespecie con diferente grado de manejo. Estos estudios parten de analizar características arquitectónicas, florales, de asignación de recursos y relacionar la variación fenotípica observada con posibles eventos de domesticación.

En el presente trabajo sugerimos que una mejor comprensión del proceso de domesticación puede obtenerse mediante:

1] La incorporación de la genética cuantitativa y de poblaciones para inferir las fuerzas evolutivas que

favorecen o limitan el poder de la selección humana, y

2] El análisis de los cambios fenotípicos y su base genética. El marco conceptual de ambas disciplinas permitirán abordar estas preguntas básicas de la domesticación e incluso usarlas para incrementar el poder de domesticación.

Aunque los fundamentos de la genética cuantitativa y de poblaciones han sido empleados de manera aislada en el estudio de la domesticación en plantas para describir los patrones, el énfasis del presente trabajo es sobre el análisis del proceso, y por ello proponemos la incorporación de ambas disciplinas. Como ha sido enfatizado por Doebley (1992) el análisis del cambio fenotípico inducido por la selección humana hace necesario el conocimiento de su base genética.

Agradecimientos

Agradecemos la revisión y sugerencias al manuscrito de Luis. E. Eguarte Fruns, Juan E. Fornoni, Ken Oyama, Alejandro Casas y los revisores anónimos. R. Bye, L.E. Eguarte Fruns y D. Piñero nos facilitaron literatura útil al presente trabajo. J. Fornoni preparó algunas de las Figuras. Agradecemos el apoyo financiero brindado por el Programa Universitario de Alimentos (PUAL 030.97) durante 1996 y 1997.

Literatura citada

- Allard R.W. 1988. Genetic changes associated with the evolution of adaptedness in cultivated plants and their wild progenitors. *The Journal of Heredity* **79**:225-238.
- Alvarez-Buylla E. R., Chaos A., Piñero D. y Garay A. A. 1996. Demographic genetics of a pioneer tropical tree species: patch dynamics, seed dispersal, and seed banks. *Evolution* **50**:1155-1166.
- Arias D.M. y Riesberg L.H. 1995. Genetic relationships among domesticated and wild sunflowers (*Helianthus annuus*, Asteraceae). *Economic Botany* **49**:239-248.
- Arnold S.J. 1992. Constrains on phenotypic evolution. *American Naturalist* **140**:86-107.
- Baverstock P.R. y Moritz C. 1996. Project design. En: Hillis D.M., Moritz C. y Mable B.K. Eds. *Molecular Systematics*. Sinauer Ass., Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, 17-27.
- Billington H.L., Mortimer A.M. y McNeilly T. 1988. Divergence and genetics structure in adjacent grass populations. 1. Quantitative genetics. *Evolution* **42**:1267-1277.
- Bradshaw A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* **13**:115-155.
- Bretting P.K. 1982. Morphological differentiation of *Proboscidea parviflora* ssp. *parviflora* (Martynaceae) under domestication. *American Journal of Botany* **69**:1531-1537.
- Bretting P.K. 1986. Changes in fruit shape in *Proboscidea parviflora* ssp. *parviflora* (Martynaceae) with domestication. *Economic Botany* **40**:170-176.
- Bye R. 1993. The role of humans in the diversification of plants in Mexico. En: Ramamoorthy T.P., Bye R, Lot A. y Fa J. Eds. *Biological diversity of Mexico: Origins and Distribution*. Plenum Press, Nueva York, 707-731.
- Candolle A., de. 1886. *Origin of cultivated plants*. (Reprint of second edition, English translation). Hafner, New York. 468 pp.
- Casas F.A. y Caballero J. 1995. Domesticación de plantas y origen de la agricultura en Mesoamérica. *Ciencias* **40**:36-55.
- Casas F.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.
- Colunga-García, P., Estrada-Loera, E. y May-Pat, F. 1996. Patterns of morphological variations, diversity, and domestication of wild and cultivated populations of *Agave* in Yucatan, Mexico. *American Journal of Botany* **83**:1069-1082.
- Crow J.F. y Aoki K. 1984. Group selection for a polygenic behavioral trait: estimating the degree of population subdivision. *Proceedings of the Natural Academy of Science* **81**:6073-077.
- Darwin C. R. 1859. *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, London,
- De Jong G. y Stearns S.C. 1991. Phenotypic plasticity and the expression of genetic variation. En: Dudley E. C. Edr. *The Unity of Evolutionary Biology*. Vol. II, Dioscorides Press, Oregon, 707-717.
- Doebley J. 1992. Molecular Systematics and crop evolution. En: Soltis, P.; D.E. Soltis y J.J. Doyle (eds.). *Molecular Systematics of Plants*. Chapman and Hall, New York. 202-222.
- Escalante A.M., Coello G., Eguarte L.E. y Piñero D. 1994. Genetic structure and mating systems in wild and cultivated populations of *Phaseolus coccineus* and *P. vulgaris* (Fabaceae). *American Journal of Botany* **81**:1096-1103.
- Falconer D.S. 1981. *Introduction to quantitative genetics*. 2nd. Ed., Longman, London.
- Fisher R. A. 1958. *The genetical theory of natural selection*. 2nd. Ed., Dover, New York.
- Flannery K.V. 1985. Los orígenes de la agricultura en México: las teorías y la evidencia. En: Rojas T. y Sanders W. T. Eds. *Historia de la agricultura. Época prehispánica siglo XVI*. INAH, México, 237-266.
- Gepts P. 1993. The use of molecular markers in crop evolution studies. En: M.K. Hecht et al. *Evolutionary Biology*. Plenum Press. New York.

- Grun P. 1990. The evolution of cultivated potatoes. *Economic Botany* **44** (supplement):39-55.
- Hamrick J.L. y Godt M.J.W. 1997. Allozyme diversity in cultivated crops. *Crop Science* (37):26-30.
- Hartl D.L. y Clark A.G. 1989. *Principles of Population genetics*. 2nd ed. Sinauer Ass. Inc. Publ. Sunderland, Massachusetts.
- Hanelt P. 1986. Pathways of domestication with regard to crop types (grain, legumes, vegetables). En: Bariggozi C. Edr. *The origin and domestication of cultivated plants*. Development in agricultural and managed-forest ecology. 16. Elsevier Science Publ., 179-199.
- Harris D.R. 1977. Alternative pathway toward agriculture. En: Reed C. A. Edr. *Origins of agriculture*. Mouton, The Hague, Netherlands, 135-177.
- Hedrick P. W. 1983. *Genetics of Populations*. Science Books International, Boston, Massachusetts.
- Heiser Ch.B. 1988. Aspects of unconscious selection and the evolution of domesticated plants. *Euphytica* **37**:77-81.
- Hilu K.W. 1993. Polyploidy and the evolution of domesticated plants. *American Journal of Botany* **80**:1494-1499.
- Jain S.K. y Marshall D.R. 1967. Population studies in predominantly inbreeding species. X. Variation in natural populations of *Avena fatua* y *Avena barbata*. *American Naturalist* **101**:19-33.
- Jones A., Schalk J.M. y Dukes P.D. 1979. Heritability Estimates for resistances in sweet potato to soil insects. *Journal of American Society of Horticultural Sciences* **104**:424-426.
- Kercher S. y Conner J.K. 1996. Patterns of genetic variability within and among populations of wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). *American Journal of Botany* **83** (11):1416-1421.
- Kimura M. y Maruyama T. 1971. Patterns of neutral polymorphism in a geographically structured population. *Genetic Research* **18**:125 - 131.
- Koening R. y Gepts P. 1989. Segregation and Linkage of genes for seed proteins, isozymes and morphological traits in common bean (*Phaseolus vulgaris*). *The Journal of Heredity* **80**:455-459.
- Lande R. y Arnold S.J. 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* **37**:1210-1226.
- Lewontin R. C. 1974. *The genetic basis of evolutionary change*. Columbia University Press, New York.
- McLaughlin, S.P. 1986. Heritabilities of traits determining resin yield in gummweed. *The journal of Heredity* **77**:368-370.
- Menzel M.X., Goetz S.G. y Adamson W.C. 1983. Some pieces of the African genome puzzle in *Hibiscus* section *Furcaria* (Malvaceae). *American Journal of Botany* **70**:285-297.
- Murphy R.W., Sites J.W. Jr., Buth D.G. y Haufler C.H. 1996. Proteins: isozyme electrophoresis. En: Hillis D.M., Moritz C. y Mable B.K. Edrs. *Molecular Systematics*. 2nd. Edition. Sinauer Ass., Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, 51-120.
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist* **106**:283 - 292.
- Núñez-Farfán J. 1993. Selección natural en el campo: revisión de la evidencia reciente. En: Núñez-Farfán J. y Cordero C. Edrs. *Tópicos de Biología Evolutiva. Diversidad y Adaptación*. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 19-59.
- Núñez-Farfán J. y Dirzo R. 1994. Evolutionary ecology of *Datura stramonium* L. in central Mexico: Natural selection of resistance to herbivorous insects. *Evolution* **48**:423-436.
- Núñez-Farfán J., Domínguez C.A., Dirzo R. y Eguiarte L. E. 1996. *Estudio genético de las poblaciones de Rhizophora mangle en México*. Comisión Nacional para el Uso de la biodiversidad (CONABIO B 214), México.
- Ohnishi O. 1988. Populations genetics of cultivated common buckwheat, *Fagopyrum esculentum* Moench. VII. Allozyme variability in Japan, Korea and China. *Japan Journal of Genetics* **63**:507-522.
- Otero Arnaiz, A., de la Cruz M., y Oyama K. 1997. El uso de los RAPDs como marcadores moleculares en plantas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **60**:85-117.
- Pérez Nasser N. y Piñero D. 1997. Isoenzimas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **60**:77-84.
- Piñero D. y Eguiarte L.E. 1988. The origin and biosystematic status of *Phaseolus coccineus* ssp. *polyanthus*: electrophoretic evidence. *Euphytica* **37**:199-203.
- Riesberg L.H. y Seiler G.J. 1990. Molecular evidence and the origin and development of the domesticated sunflower (*Helianthus annuus*, Asteraceae). *Economic Botany* **44** (3 supplement):79-91.
- Rindos D. 1984. *The origins of agriculture. An evolutionary perspective*. Academic Press, Inc. New York. 325 pp.
- Schwanitz F. 1966. *The origin of cultivated plants*. Harvard Univ. Press. Cambridge, MA.
- Slatkin M. 1985. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution* **39**:41-52.
- Slatkin M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* **47**:264-279.
- Slatkin M. 1994. Gene flow and population structure. En: Real L. Edr. *Ecological genetics*. Princeton University press, New Jersey, 3-17.
- Smith C.E. 1988. Evidencia arqueológica actual sobre los inicios de la agricultura en América. En: Manzanilla L. Edr. *Coloquio V. Gordon Childe. Estudios sobre las revoluciones neolítica y urbana*. Instituto de Investigaciones Antropológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 91-112.
- Strand A. E., Milligan B. E., y Pruitt C. M. 1996. Are populations islands? Analysis of chloroplast DNA variation in *Aquilegia*. *Evolution* **50**:1822-1829.
- Swofford D. L. y Selander S. H. 1989. *Biosys-1: a computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and systematics*. Release 1.7. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.

- Takahata N. y Nei M. 1984. Fst and Gst statistics in the infinite island model. *Genetics* **107**:501-504.
- Van Raamsdonk L.W.D. 1993. Wild and cultivated plants: the parallelism between evolution and domestication. *Evolutionary Trends in Plants* **7**:73-84.
- Vázquez R.M. del C. 1991. *Tendencias en el proceso de domesticación del papaloquelite* (Porophyllum ruderale (Jacq.) Cass. subsp. macrocephallum (DC.) R.R. Johnson. Asteraceae). Tesis de Maestría en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 153 pp.
- Via S. 1984. The quantitative genetics of polyphagy in an insect herbivore. II. Genetic correlations in larval performance within and among host plants. *Evolution* **38**:896-905.
- Via S. y Lande R. 1985. Genotype-environment interactions and its evolutionary significance. *Evolution* **39**:47: 1009-1031.
- Wang R.L., Wendel J.F., Dekker J.H. 1995. Weedy adaptation in *Setaria* spp. I. Isozyme analysis of genetic diversity and population genetic structure in *Setaria viridis*. *American Journal of Botany* **82**:308-317.
- Weir B. S. 1990. *Genetical analysis*. Sinauer Ass., Sunderland, Massachussets
- Wilkes G. 1995. The Ethnobotany of artificial selection in seed plant domestication. En: Schultes R.E. y Von Reis, S. *Ethnobotany. Evolution of a discipline*. Dioscorides Press. Portland, Oregon, 203-208.
- Wilson F.D. y Menzel M.Y. 1964. Kenaf (*Hibiscus cannabinus*), Roselle (*Hibiscus sabdariffa*). *Economic Botany* **18**:80-91.
- Wilson F.D. y Menzel M.Y. 1967. Interspecific hybrids between Kenaf (*Hibiscus cannabinus*) and Roselle (*Hibiscus sabdariffa*). *Euphytica* **16**:33-44.
- Wilson H.D. 1990. Quinoa and Relatives (*Chenopodium* sect. *Chenopodium* sbsct. *Cellulata*). *Economic Botany* **44** (3 suppl):92-110.
- Wilson H.D., Lira R. y Rodríguez I. 1994. Crop/weed gene flow: *Cucurbita argyrosperma* Huber and *C. fraterna* L.H. Bailey (Cucurbitaceae). *Economic Botany* **48**:293-300.
- Windig J. J. 1997. The calculation and significance testing of genetic correlations across environments. *Journal of Evolutionary Biology* **10**:853-874.
- Wright S. 1946. Isolation by distance under diverse systems of mating. *Genetics* **31**:39-59.
- Wright S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* **15**:97-159.
- Wright S. 1978. *Evolution and genetics of populations*. Vol. 2, Chicago University Press, Chicago.

APÉNDICE 1. (A) Valores promedio en porcentaje de daño producido a los tubérculos por escarabajos, tanto en los progenitores como en la progenie de 22 líneas de *Ipomoea batatas* (Convolvulaceae). (B) Regresión entre progenitor-progenie para dos tipos de herbívoros, para obtener la heredabilidad y las correlaciones genéticas entre los dos tipos de daño producidos por ellos. (C) Experimento de selección artificial en el cual se seleccionaron a las líneas parentales con 40 % o menos del daño para *Diabrotica-Systema* (en negritas en El Cuadro A), y del 19% o menos de daño para el caso de *Chaetocnema confinis* (también en negritas en El Cuadro A). Se calculó el diferencial de selección (S), la respuesta a la selección esperada (R) y observada (Robs.), y la intensidad de la selección, *i* (D).

A. porcentaje de tubérculos dañados por escarabajos

Línea Parental	<i>Diabrotica-Systema</i>		<i>Chaetocnema confinis</i>	
	Progenitores	Progenie	Progenitores	Progenie
w-2	68	38.7	25	19.9
w-3	63.3	31.2	2	10.9
w-4	41.3	33	20	11.5
w-8	14	23.2	2.3	6.9
w-9	16	30.3	0	9
w-11	31.3	19.4	5	5.3
w-12	84.3	37.3	9.3	10.1
w-13	40	21.5	18.7	8.8
w-15	37.3	30.1	36.3	15.3
w-23	36.3	25.1	13.7	10.9
w-33	38.7	21.3	6.3	10.8
w-36	81	47	56.7	18.2
w-39	49.3	26.7	3	8.5
w-41	44.3	34.8	28.7	11.3
w-42	46	36.6	34	20
w-43	10.3	22.3	0	6.5
w-45	77	23.6	21	8.5
w-48	65	35.4	8.3	9.5
w-50	65.7	31.6	59	16.8
w-51	89.7	40.3	40	23.4
w-52	41.7	16.7	18.3	6.7
w-178	64	37.8	63.3	18.4
Promedio	50.20	30.17	21.40	12.14
Varianza	489.00	59.62	368.06	25.30
Desv. Estándar	22.11	7.72	19.18	5.03

B. Regresión

	<i>Diabrotica-Systema</i>	<i>Chaetocnema confinis</i>
Intercepto $\pm$ E.E.	18.879 $\pm$ 6.192	7.818 $\pm$ 3.359
Pendiente (<i>b</i>)	0.225 $\pm$ 0.060	0.202 $\pm$ 0.037
R ²	0.415	0.595
N	22	22
G.L.	20	20

C.	Heredabilidades		Correlaciones Genéticas (r_a)	
	h^2	E.E.	Entre caracteres	
			I	II
I. porcentaje Daño por <i>Diabrotica-Systema</i>	0.45	0.12	1.00	0.518** (En los progenitores)
II. porcentaje Daño por <i>Chaetocnema confinis</i>	0.40	0.07	0.775**	1.00 (En las progenies)

Nota: la h^2 en la regresión progenitor-progenie es igual a $2b$ (Véase Cuadro 1)

D. Respuesta a la selección

<i>Diabrotica-Systema</i>	<i>Chaetocnema confinis</i>
$\bar{X}$ padres selecc.	27.987
$\bar{X}$ hijos selecc.	24.15
S	-22.22
$R = Sh^2$	-10.00
R observada	-26.05
$i = S/s_p$	-1.00
	7.241
	8.658
	-14.16
	-5.67
	-12.74
	-2.82