

Informe final* del Proyecto B001
Diversidad y conservación del germoplasma de henequén *Agave fourcroyedes* Lem. y su posible ancestro silvestre *Agave angustifolia* Haw

Responsable: Dra. Silvia Patricia Colunga García Marín
Institución: Centro de Investigación Científica de Yucatán AC
Unidad de Recursos Naturales
División de Biología Vegetal
Dirección: Ex Hacienda Xcumpich Km 7 antigua carretera a Progreso, Mérida, Yuc,
97310
Correo electrónico: pcolunga@cicy.mx
Teléfono/Fax: Tel: 01(999)981 3923, 01(99)81 3914, Fax: 01(999)981 3900
Fecha de inicio: Julio 29, 1994
Fecha de término: Junio 24, 1997
Principales resultados: Base de datos, Informe final
Forma de citar el informe final y otros resultados:** Colunga-García Marín, P. 1997. Diversidad y conservación del germoplasma de henequén *Agave fourcroyedes* Lem. y su posible ancestro silvestre *Agave angustifolia* Haw. Centro de Investigación Científica de Yucatán A.C. **Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. B001.** México, D.F.

Resumen:

Con base en la información generada se discutirá si las poblaciones de *A. angustifolia* en la Península de Yucatán están diferenciadas en ecotipos, si las variantes de henequén existentes hoy en día derivan de alguno o algunos ecotipo de *A. angustifolia* que crecen en la Península y, si estas variantes de henequén representan diferentes estadios evolutivos con respecto al silvestre. Así mismo, se discutirán los cambios en variación genética y morfológica del henequén y se plantearán el uso integral y recomendaciones relacionadas con la conservación y el uso integral del germoplasma disponible.

-
- * El presente documento no necesariamente contiene los principales resultados del proyecto correspondiente o la descripción de los mismos. Los proyectos apoyados por la CONABIO así como información adicional sobre ellos, pueden consultarse en www.conabio.gob.mx
 - ** El usuario tiene la obligación, de conformidad con el artículo 57 de la LFDA, de citar a los autores de obras individuales, así como a los compiladores. De manera que deberán citarse todos los responsables de los proyectos, que proveyeron datos, así como a la CONABIO como depositaria, compiladora y proveedora de la información. En su caso, el usuario deberá obtener del proveedor la información complementaria sobre la autoría específica de los datos.

INFORME FINAL A CONABIO

PROYECTO B001

"Diversidad y conservación del germoplasma de henequén *Agave fourcroydes* Lem. y su posible ancestro silvestre *A. angustifolia* Haw."

PARTICIPANTES

Responsable:

Patricia Colunga García-Marín

Técnicos:

Julián Coello Coello

Filogonio May Pat

Asesores:

Daniel Piñero Dalmau

Luis Eguiarte Fruns

Robert Bye Boettler

Octubre 1996

VARIACION MORFOLOGICA, BAJO CONDICIONES HOMOGENEAS
DE CRECIMIENTO, DEL GERMOPLASMA DE HENEQUEN Y SU
ANCESTRO SILVESTRE: DIVERSIDAD Y DOMESTICACION.

Patricia Colunga-GarcíaMarín y Filogonio May Pat

INTRODUCCION

En contribuciones anteriores hemos abordado el estudio etnobotánico de la diversidad pasada y presente del germoplasma de henequén (Agave fourcroydes Lem.) y la de su posible ancestro silvestre (A. angustifolia Haw.) en la Península de Yucatán, México (Colunga-GarcíaMarín and May-Pat, 1993), así como el análisis, bajo condiciones naturales de crecimiento, del patrón de variación morfológica del germoplasma encontrado (Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera, and May-Pat, 1996). Esta información la hemos discutido en el contexto del posible proceso de evolución de este cultivo bajo la selección del hombre.

El henequén es una planta originaria de la Península de Yucatán conocida mundialmente por su fibra dura. Actualmente es el único Agave que se cultiva comercialmente en esta zona. Los resultados obtenidos en nuestras investigaciones indicaron que de siete variedades de henequén que se reportaban en los manuales agronómicos de fines del siglo pasado y principios de éste, a la fecha solo es posible encontrar tres: Sac Ki (Sk), Yaax Ki (Yk) y una variedad a la que hemos llamado Kitam Ki

(Kk), estas dos últimas en poblaciones muy pequeñas. En cuanto al supuesto ancestro de este cultivo, que es a su vez la única especie silvestre de Agave en el área, se encontraron tres posibles ecotipos correspondientes a la vegetación de Dunas Costeras (D), Selva Baja Caducifolia (DF) y Selva Mediana Subcaducifolia (SF). A partir de alguno o algunos de estos supuestos ecotipos las variantes actuales de henequén pudieron haberse originado. Dentro de la SF, los artesanos que trabajan la fibra tanto de las variantes cultivadas como de las poblaciones silvestres, reconocen tres variantes según su calidad de fibra. En orden de mejor a menor calidad; Chelem Blanco (CHW), Chelem Verde (CHG) y Chelem Amarillo (CHY). Esta evidencia etnobotánica nos sugiere a las poblaciones de SF como posibles poblaciones ancestrales de las variantes cultivadas.

La variante cultivada Sk es la más abundante en la Península de Yucatán y se corresponde claramente con la diagnóstico de A. fourcroydes Lem. de Gentry (1982). Desde fines del siglo pasado fue señalada como la más adecuada para cordelería, por lo que fue fomentada a expensas de las otras variedades. De Yk y Kk hacen falta descripciones taxonómicas válidas y completas, por lo que en este trabajo nos referiremos a ellas por sus nombres hortícolas en maya. Kk es, de estas dos, la variante más escaza y la menos conocida entre los agricultores. Aunque se le encuentra únicamente de forma cultivada, muchos de ellos la confunden con el silvestre.

El análisis numérico y estadístico de los patrones de variación morfológica de estas variantes, en sus condiciones naturales de crecimiento, indicó que: (1) existe una discontinuidad significativa correspondiente a las tres variantes cultivadas de henequén reconocidas tradicionalmente y a los tres posibles ecotipos de A. angustifolia. Aunque no

podieron realizarse pruebas estadísticas para el caso de las poblaciones de SF reconocidas por los campesinos por la calidad de su fibra, existen indicios de que también se diferencian morfológicamente de las otras poblaciones silvestres, (2) Sk y Yk se diferencian de las silvestres en una dirección y magnitud similar que puede resumirse en cuatro síndromes de domesticación (por síndrome de domesticación nos referimos a una combinación de caracteres que resultan en una característica de interés antropocéntrico o relacionada al proceso de selección artificial): gigantismo, mayor fibrosidad, menor espinosidad y menor capacidad reproductiva, (3) Kk es más parecido a las silvestres. La información etnobotánica, y el tipo de diferencias morfológicas que tiene con ellas, sugieren una introducción reciente a la Península, y un proceso de selección con dirección e intensidad distinta al de las otras variantes cultivadas, (4) en las características indicadoras de domesticación, se observa una tendencia de mayor a menor en el sentido Sk, Yk, Kk, (5) el menor coeficiente de variación de prácticamente todas las características de las cultivadas con respecto a las silvestres, sugiere menor diversidad genética. Este hecho, y la desaparición de cuatro de las siete variedades existentes a principios de siglo, indican una drástica erosión genética de este cultivo, (6) la variante silvestre SF es la que presenta las características morfológicas más semejantes a las domesticadas. Este hecho, y la información etnobotánica, sugieren que de sus poblaciones pudieron originarse las variantes cultivadas, (7) las diferencias entre los tres posibles ecotipos silvestres radican fundamentalmente en el tamaño de la hoja y la inflorescencia, en el sentido SE > DF > D. Esto sugiere que sus diferencias están

correlacionadas con las mejores condiciones de suelo y precipitación que, en ese mismo sentido, existen dentro del área en que crecen.

Con el propósito de aportar evidencias a estas últimas dos hipótesis, y definir si las relaciones inferidas de los resultados obtenidos in situ, están o no influidas por las condiciones de crecimiento en que crecen las variantes estudiadas, se estableció, con el germoplasma encontrado, una colección de trabajo bajo condiciones homogéneas de crecimiento. Los estudios bajo condiciones homogéneas han sido ampliamente utilizados con diversos fines. Este enfoque ha sido usado en estudios de origen, variación y evolución de plantas cultivadas desde Anderson (1949), y su ventaja es que permite analizar las características de las poblaciones a estudiar sin que interfiera la variación ambiental en que crecen de forma natural.

En este artículo se presenta un análisis numérico y estadístico de los patrones de variación morfológica del germoplasma actual de henequén y de las poblaciones yucatecas de su probable ancestro silvestre A. angustifolia, y se compara con los resultados obtenidos bajo condiciones naturales de crecimiento. Los objetivos particulares de este análisis fueron: (a) definir estadísticamente si existen discontinuidades en el patrón de variación de las poblaciones silvestres y en el de las cultivadas, (b) analizar el patrón de agrupamiento de estas poblaciones, (c) establecer cuales son las características morfológicas más importantes en la diferenciación de las variantes, (d) detectar las tendencias morfológicas de domesticación dentro de las poblaciones cultivadas, y (e) comparar las características morfológicas que presentan

las variantes estudiadas bajo condiciones naturales de crecimiento con respecto a las que presentan bajo condiciones homogéneas.

Los estudios de origen, diversidad y evolución de plantas cultivadas han empleado diversas metodologías para inferir los procesos involucrados en estos aspectos. Dado que se trata de procesos biológicos enmarcados en la relación hombre-planta, las metodologías han incluido tanto aquellas de índole antropológico, como aquellas utilizadas en la biología. El análisis numérico y estadístico de la variación morfológica con estos objetivos, ha sido abordado desde Anderson (1949) y a partir de entonces enriquecido con nuevas técnicas que permiten el análisis simultáneo de múltiples variables. Estas técnicas fueron fundamentalmente desarrolladas en su aplicación biológica por Sneath y Sokal (1973) y aquí se emplean como parte de un estudio que emplea las evidencias etnobotánicas, morfológicas y genéticas para inferir el origen y desarrollo evolutivo del henequén.

MATERIALES Y METODOS

Establecimiento de la colección -- Durante 1985-1987 se estableció en el Jardín Botánico Regional del Centro de Investigación Científica de Yucatán (JBR), una colección de germoplasma formada con una muestra de las poblaciones que fueron estudiadas previamente en sus lugares originales de crecimiento (Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera, and May-Pat, 1996). El JBR se encuentra al norte de la Ciudad de Mérida en el estado mexicano de Yucatán, a una altura de 8 msnm. El terreno es plano,

con microrelieve complejo, suelos jóvenes, escasos y muy pedregosos, correspondientes a Litosoles y Rendzinas según la clasificación FAO/UNESCO (FAO/UNESCO, 1972). El clima de la zona es cálido subhúmedo con una temperatura media anual de 26°C y una precipitación total promedio anual de 940 mm distribuida de mayo a diciembre. Tiene dos periodos de sequía: uno invernal de 4 meses y otro intraestival de 15 días. El mes más caliente es mayo y la temperatura promedio mensual tiene una variación anual de entre 5 y 7°C (García, 1973). La vegetación original del sitio corresponde a una DF (Colunga-GarcíaMarín, Campos-Rios y Escalante-Rebolledo, 1990).

Los materiales colectados fueron 136 vástagos de aproximadamente 50 cm de altura pertenecientes a las 9 variantes estudiadas. Las localidades de colecta fueron un subconjunto de aquellas en donde se realizó el estudio bajo condiciones naturales, y su ubicación puede apreciarse en la Fig. 1. El número de localidades incluidas por variante, así como el número de vástagos por localidad, usados para el establecimiento de la colección, pueden verse en el Cuadro 1. También en este cuadro se presenta el número de plantas para las que se obtuvieron datos de hoja, flor y fruto respectivamente. En cada localidad los vástagos fueron colectados a un mínimo de 200 m uno de otro, para evitar en lo posible que pertenecieran al mismo clon. Estos materiales fueron sembrados en hileras, en un terreno de 1 000 m² en donde se trataron de mantener libres de plagas y enfermedades cuando estas aparecieron. Fueron deshierbados aproximadamente cada tres meses.

Toma de datos -- De enero de 1989 en que florecieron las primeras plantas de las variantes silvestres, a agosto de 1995 en que terminaron de fructificar estas, se registraron los datos de 55 caracteres vegetativos, de flor, inflorescencia y fruto (Cuadro 2). Dado que el ciclo de vida de las plantas silvestres fue en promedio de 5.5 años, y el de las cultivadas se espera que en promedio será de 14 años, a la fecha ya se cuenta con todos los datos de las silvestres, mientras que para las cultivadas solo se cuenta con los caracteres vegetativos (con excepción del número total de hojas emitidas, el largo del tallo y la proporción entre el largo de la hoja y el largo del tallo que aún no han sido evaluados por no haber concluido su desarrollo las plantas).

El protocolo para la toma de datos fue el mismo que para el análisis de la variación morfológica in situ (Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera, and May-Pat, 1996). Los datos vegetativos de las plantas de A. angustifolia se tomaron en plantas que ese año fueran a florecer, al inicio de la emergencia del pedúnculo de la inflorescencia. Los de las variantes de henequén se tomaron en 1995, cuando Sk y Yk tenían 8 años de haber sido trasplantadas a la colección y Kk tenía 6 años. Los datos de hoja se tomaron sobre una hoja madura por planta, eligiendo dentro de las hojas que serían cortadas por los campesinos si fueran a usarse para extracción de fibra. Esta hoja se escogió entre la 37ava y la 43ava hoja a partir del cogollo. El largo y ancho de los dientes, así como la distancia entre ellos es el promedio de los cinco dientes centrales. Los datos de la flor y la inflorescencia fueron tomados durante la antesis, los del fruto cuando estos se encontraban maduros. Los caracteres de flor y fruto son los valores promedio de cinco

flores o frutos por planta. El largo y ancho de la semilla son valores promedio de 10 semillas de cada fruto.

Análisis numérico y estadístico --Todos los análisis descritos se llevaron a cabo con procedimientos incluidos en el Statistical Analysis System en su versión 6.04 (SAS, 1988). Antes de iniciar los análisis, se probó normalidad en la distribución de los residuales de las variables con el procedimiento UNIVARIATE de SAS, el cual utiliza el estadístico de Shapiro-Wilk para probar la hipótesis nula de que la distribución es normal. La prueba de normalidad se hizo de forma conjunta para los residuales de todas las muestras, lo cual es una alternativa cuando el tamaño de muestra es pequeño para cada una de las muestras. Todas las variables resultaron normales a una $p < 0.0001$, sin embargo, cuando $p < 0.05$ se usó alguna transformación (logaritmo natural, logaritmo en base diez o raíz cuadrada) para acercar a la normalidad ideal la distribución de los residuales.

Discontinuidades en el patrón de variación y patrón de agrupamiento -- Se realizaron los siguientes análisis: (a) Análisis de Componentes Principales (PCA) de la matriz de correlación usando el procedimiento PRINCOMP y la inspección visual del patrón de agrupamiento de los individuos en las gráficas de los primeros dos o tres componentes estandarizados. Un primer grupo de análisis se llevó a cabo sólo con los 21 caracteres de hoja, con el fin de considerar tanto a las variantes cultivadas como a las silvestres. Un segundo grupo se hizo sobre los 55 caracteres para estudiar el patrón de agrupamiento de las variantes silvestres. (b) Análisis de varianza (ANOVA) para

diseños desbalanceados, de los valores de los componentes principales, usando el método de mínimos cuadrados para ajustar modelos lineales generales. Para esto se utilizó el procedimiento GLM. Las diferencias entre más de dos medias se analizaron con el método de Tukey-Kramer, con un nivel de significancia de 0.05 (SAS, 1988).

Caracteres que diferencian entre variantes o grupos de variantes, y tendencias de domesticación -- Se llevaron a cabo los siguientes análisis: (a) PCA para definir los caracteres con mayor peso en la separación de grupos. Se consideraron como de mayor peso a aquellos caracteres con coeficientes en la función mayores o iguales al valor absoluto de 0.24 o 0.23. Las funciones consideradas fueron el primero, segundo y tercer componente principal de los análisis del inciso anterior. (b) ANOVA para diseños desbalanceados, usando el método de mínimos cuadrados para ajustar modelos lineales generales, utilizando el procedimiento GLM. El nivel de significancia se ajustó de acuerdo al número de comparaciones simultáneas que se hicieron, usando la desigualdad de Bonferroni (Miller, 1981). Cuando se analizaron 55 caracteres ($\alpha = 0.05/55$), cuando se analizaron 21 caracteres ($\alpha = 0.05/21$). Las diferencias entre más de dos medias se analizaron con el método de Tukey-Kramer. (c) Comparación de los coeficientes de variación de los caracteres estudiados. Estos coeficientes se obtuvieron con el procedimiento MEANS. (d) Análisis discriminante por pasos inteligentes usando el procedimiento STEPDISC para seleccionar las variables más importantes en la diferenciación entre silvestres y domesticadas. Las variables fueron seleccionadas para entrar o abandonar el modelo, si la correlación cuadrada parcial para predecir la variable

bajo consideración, a partir de la variable clasificatoria, controlando los efectos de las variables ya seleccionadas para el modelo, era mayor o igual a 0.2. (e) Regresión lineal por el método de mínimos cuadrados usando el procedimiento REG, para analizar la relación entre algunos caracteres relevantes en el proceso de domesticación.

Diferencias en la variación morfológica de cada variante, bajo condiciones naturales de

crecimiento y bajo condiciones homogéneas -- (a) Para este análisis se probó la

normalidad de las variables usando de forma conjunta los datos obtenidos tanto in situ

como ex situ. De las 53 variables que se tomaron en cuenta para la comparación

(número de hojas y largo/ancho de los dientes son dos variables que no se midieron in

situ), 9 no fueron normales, pero se logró su normalidad con transformaciones logaritmo

natural, logaritmo en base diez, raíz cuadrada o inverso de la raíz cuadrada. Las

variables con $p < 0.05$ también fueron transformadas para mejorar su distribución.

También en este caso se usó el procedimiento UNIVARIATE. (b) La comparación de

medias se hizo con un ANOVA para diseños desbalanceados, usando el método de

mínimos cuadrados para ajustar modelos lineales generales, utilizando el procedimiento

GLM con el nivel de significancia ajustado de acuerdo al número de comparaciones

simultáneas que se hicieron. (c) Comparación de los promedios de los coeficientes de

variación por variante (coeficiente de variación global).

RESULTADOS

Discontinuidades en el patrón de variación total y patrón de agrupamiento -- El análisis de componentes principales para todas las variantes estudiadas (136 individuos, 21 caracteres de hoja) puede apreciarse en la Fig. 2. La gráfica del primero contra el segundo componente principal, nos muestra dos grupos bien definidos en el eje del primer componente principal: el grupo de las variantes cultivadas SK (7) y YK (8) por un lado, y el grupo de todas las variantes silvestres por el otro. Es muy importante notar que la variante cultivada KK (9) se agrupó junto con los silvestres. El primer componente da cuenta del 38% de la variación, y el segundo componente del 20%. Los caracteres con mayor peso en el primer componente se presentan en el Cuadro 3 columna uno. Como puede observarse, lo que distingue principalmente al grupo formado por SK y YK del resto de las variantes es que son plantas con más fibra, tanto en cantidades absolutas como relativas al peso de la hoja, menos espinosas con respecto al largo de la hoja, con hojas y dientes más anchos y espinas más largas y anchas.

Diferencias entre plantas silvestres y cultivadas, tendencias de domesticación -- Con el fin de adentrarse en las diferencias entre las plantas silvestres y las cultivadas que se segregaron claramente de ellas (SK (7) y YK (8)), se hizo otro análisis de componentes principales sin considerar a KK (9), ni a las variantes diferenciadas por los campesinos por su calidad de fibra (CHY (4), CHW (5), CHG (6)). En la gráfica del primero y el segundo componente principal se observa nuevamente una diferenciación clara entre silvestres y domesticadas a lo largo del primer componente. La gráfica del primero y el tercer componente principal (Fig. 3) nos muestra además, una diferenciación entre SK

(7) y YK (8) en el eje del tercer componente. La prueba de comparación de medias de los valores del primero y el tercer componente principal, agrupando a los individuos por la variante a la que pertenecen, indicó, para los valores del primer componente principal, que $SK(7)=YK(8) > D(1)=DF(2)=SF(3)$ ($F= 128$; $P<0.0001$), mientras que en el tercer componente principal $SK(7)>YK(8)$ ($F= 7$; $P<0.0001$).

Los caracteres con mayor peso en el primero y el tercer componente principal pueden verse en el Cuadro 3 columnas dos y tres. Estos componentes explican el 43% y el 12% de la variación respectivamente. Como puede observarse, los caracteres con mayor peso en el primer componente principal nos indican nuevamente que las plantas cultivadas se diferencian de las silvestres principalmente en que tienen una mayor cantidad de fibra, tanto en cantidades absolutas como en proporción al peso de la hoja, y tienen además hojas más largas y más anchas. Estas dos últimas características resultan en fibras más largas y en mayor cantidad. Por otra parte son plantas menos espinosas, ya que tienen una menor cantidad de dientes en relación al largo de la hoja, pero dientes más anchos, espinas más largas y gruesas, esto último relacionado al gigantismo de la planta. Los caracteres con mayor peso en el tercer componente principal nos indican, por otra parte, que SK(7) se diferencia de YK(8) principalmente en que es una planta con menos dientes y más separados, tanto en términos absolutos como en proporción al largo de la hoja, así como una planta con hojas menos anchas.

El ANOVA indicó que las plantas silvestres como grupo (D, DF, y SF) difieren significativamente ($P<0.05$) del grupo de las cultivadas (SK and YK) en 15 de los 21 caracteres analizados. En el Cuadro 4a se presentan las medias, el rango, el coeficiente

de variación, el valor de \underline{E} , de \underline{R} cuadrada y la \underline{P} de estas características. Así mismo, se señala la tendencia de domesticación que muestran las plantas cultivadas. Es importante notar que los diez caracteres con valor de \underline{E} más altos son los mismos diez caracteres con mayor peso en el primer componente principal del análisis anterior. Los resultados obtenidos son por tanto semejantes. A ellos tendríamos que añadir que las cultivadas presentan en el ANOVA dientes más largos en términos absolutos (relacionado al gigantismo de la planta), pero de una forma más ancha que la de los silvestres (lo que los hace menos punzantes), así como hojas con bases, más angostas en relación al ancho de la parte media. Esta última diferencia difícil de interpretar a la luz de la evolución por selección del hombre.

Otra característica importante de señalar en el Cuadro 4a es que, con la excepción del peso fresco de la hoja, todos los caracteres significativamente diferentes tienen un coeficiente de variación mayor en las plantas silvestres que en las cultivadas y para la mayoría de los caracteres (9 de los 15) esta diferencia es de 1.5 veces o más. Estos datos sugieren mayor diversidad genética en las plantas silvestres.

El modelo de discriminación obtenido con el procedimiento stepwise solo selecciona dos de las 21 variables: el peso de la fibra y el ancho de la base de la espina. Como vemos, estos dos caracteres son los que tienen los coeficientes más altos en el primer componente principal y los valores más altos de F en el ANOVA. Sus valores de \underline{R} -cuadrada parcial con los grupos definidos a priori (o sea silvestres y domesticadas), son de 0.82 y 0.36 respectivamente. El peso de la fibra es por otra parte, la característica que ha sido por excelencia la de mayor interés para el hombre.

De los 15 caracteres significativamente diferentes, hay dos que resumen las principales diferencias entre las plantas cultivadas y las silvestres. En el estudio bajo condiciones homogéneas de crecimiento les hemos llamado índice de fibrosidad (peso fibra/peso hoja) e índice de espinosidad (número de dientes/largo hoja). Un tercer índice usado en ese estudio no fué posible usarlo aquí por falta de datos, y fué el índice de capacidad reproductiva (número de semillas normales/número total de óvulos). El comportamiento de los primeros dos índices podemos observarlo en las Figs. 8 y 9.

En la Fig. 8 podemos ver que la pendiente de la recta que describe la relación entre el logaritmo base diez del peso de la hoja más uno y la raíz cuadrada del peso de la fibra, es 1.9 veces más grande para las plantas cultivadas que para las silvestres. Otro aspecto interesante es que el rango de variación de los dos caracteres es mucho mayor en las plantas cultivadas que en las silvestres.

En la Fig. 9 observamos una situación inversa, la pendiente de la recta que describe la relación entre el largo de la hoja y el número de dientes es 1.6 veces más grande en las plantas silvestres que en las cultivadas. Esto significa que un mismo aumento en el largo de la hoja, representa un aumento de 1.6 veces más dientes en las plantas silvestres que en las cultivadas. También, de forma inversa a la relación anterior, el rango de variación de los dos caracteres es mucho menor en las cultivadas.

Para explorar las diferencias entre la variante cultivada KK (9) y las variantes silvestres con las cuales se agrupó, se hizo otro análisis de componentes principales. La comparación de medias para los valores del primero, el segundo y el tercer componente principal, agrupando a los individuos en cultivados o silvestres, mostró diferencias

significativas únicamente en el tercer componente ($F= 57$; $P<0.0001$), el cual explica el 13% de la variación. En la gráfica del primero (variación explicada 25%) contra el tercer componente principal (Fig.4), puede verse al grupo de los individuos de KK(9) segregados en la parte superior de la gráfica. Las variables con mayor peso en el tercer componente principal se presentan en el Cuadro 3 columna cuatro. Estas variables nos indican que KK (9) se diferencia de las plantas silvestres principalmente en que tiene más dientes en cantidad absoluta y estos están más juntos con respecto al largo de la hoja, sus dientes y espinas son más anchos y también. tiene más fibra tanto en términos absolutos como en proporción al peso de la hoja.

El ANOVA indicó que estos dos grupos solo se diferencian ($P<0.05$) en que KK tiene mayor cantidad de fibra con respecto al peso de la hoja y hojas con una forma más ancha (Cuadro 4b). De estos resultados podemos ver que el síndrome de mayor fibrosidad, que es el de mayor importancia antropocéntrica, también se encuentra en Kk, aunque en términos absolutos la cantidad de fibra no es mucho mayor que la de las variantes silvestres, si lo comparamos con la cantidad que tienen las variantes cultivadas Sk y Yk (Cuadro 2). En cuanto al síndrome de menor espinosidad, éste se presenta de forma inversa, ya que esta variante es más espinosa que las silvestres. Finalmente, tenemos con relación al síndrome de menor capacidad reproductiva que ésta es la variante cultivada con menor capacidad reproductiva, ya que hasta ahora no hemos observado que produzca frutos. En cuanto al coeficiente de variación de las características que distinguen a KK de las silvestres, éstas, al igual que todas sus características, tienen un coeficiente de variación menor que el de las silvestres,

sugiriendonos nuevamente una mayor variación genética de las plantas silvestres en comparación con las cultivadas.

Diferencias entre las tres variantes cultivadas (Sk, Yk, y Kk) -- Los resultados del PCA considerando únicamente a las tres variantes cultivadas se presentan en la Fig. 8. La comparación de medias para los valores del primero y el segundo componente principal, mostró diferencias significativas en ambos componentes ($F= 211$; $P<0.0001$ y $F= 31$; $P<0.0001$ respectivamente). A lo largo del primer componente principal se encuentra que $SK(7)=YK(8) > KK(9)$, mientras que a lo largo del segundo componente $SK(7)>KK(9)>YK(8)$. El primer componente explica el 42% de la variación y el segundo el 29%. Los caracteres con mayor peso en ambos componentes pueden observarse en el Cuadro 3 columnas cinco y seis respectivamente. Los resultados del primer componente principal nos indican que SK(7) y YK(8) se diferencian de KK(9) en que son variantes con hojas más largas, más anchas y más fibrosas, así como con una menor cantidad de dientes con respecto al largo de la hoja, pero dientes más anchos y espinas más grandes. Los resultados del segundo componente principal nos muestran una tendencia en la que Sk(7) es la variante con las hojas más alargadas, más anchas en la base con respecto a la palto media y con los dientes más separados en términos absolutos y en relación al largo de la hoja. También es la que tiene los dientes más cortos y angostos, así como las espinas más alargadas.

El ANOVA y la prueba de Tukey-Kramer indicaron que estas tres variantes se diferencian significativamente ($P<0.05$) entre si solo en tres características: la proporción

del número de dientes y el largo de la hoja ($Kk > Yk > Sk$), el ancho de la hoja en la parte media ($Yk > Sk > Kk$), y el ancho de la base de los dientes ($Yk > Sk > Kk$) (Cuadro 5). En cuanto a los coeficientes de variación de estos caracteres no se observa ninguna tendencia clara entre ellos que nos sugiera diferencias en la variación genética de estas variantes (Cuadro 5). Los coeficientes de variación global de las tres variantes son prácticamente iguales (Cuadro 6).

Diferencias entre todas las variantes silvestres (D, DF, SF, CHW, CHG, y CHY) -- La inspección del agrupamiento al interior de todas las variantes silvestres se hizo con un análisis de componentes principales para los 46 individuos de los cuales se tenían datos completos de los 55 caracteres vegetativos, de flor, inflorescencia y fruto. La gráfica del primero contra el segundo componente principal (Fig. 6) nos muestra tres grupos: la variante CHW(5) en el extremo inferior derecho, SF(3) en el extremo superior derecho y CHG(6) en la parte inferior de la gráfica. La prueba de comparación de medias indicó que en el primer componente CHW(5) se diferencia significativamente de todas las variantes, y SF(3) se diferencia de D(1), CHW(5) y CHG(6) ($\underline{F}=20$; $\underline{P}<0.0001$). En el segundo componente principal es SF(3) la variante que se diferencia de todas, pero además en este componente CHW(5) y CHG(6) se diferencian significativamente de D(1), DF(2) y SF(3) ($\underline{F}= 19$; $\underline{P}<0.0001$).

Los caracteres con mayor peso en el primero y el segundo componente principal se presentan en el Cuadro 3 columnas siete y ocho. Estos componentes dan cuenta del 18% y el 14% de la varianza estandarizada respectivamente. Los resultados obtenidos

para el primer componente nos indican que CHW(5) se diferencia del resto de las variantes silvestres principalmente en que tiene los pedúnculos más robustos, las hojas más largas, con la forma más alargada y con la mayor cantidad de fibra, es la variante que tiene más dientes en términos absolutos (tiene también las hojas más largas) pero también los dientes más pequeños con respecto al largo de la hoja. Estas características la convierten en la variante silvestre más parecida a las cultivadas en los caracteres más importantes para el hombre: una fibra más larga y en mayor cantidad. Los resultados del segundo componente principal indican que SF(3) es la variante silvestre menos espinosa y con mayor capacidad reproductiva. Es interesante notar que si bien en el primer componente principal, CHW(5) y SF(3) presentan la misma tendencia, en el segundo componente principal tienen características contrastantes, principalmente porque CHW(5) tiene más dientes, aunque más pequeños. Los resultados obtenidos en este análisis coinciden con las siguientes apreciaciones de los artesanos: (1) las variantes CH son distinguibles del promedio de las poblaciones silvestres (CHW(5) y CHG(6) se distinguieron de ellas en el segundo componente principal), (2) la variante más parecida a las silvestres es CHY(4) (la cual solo se distinguió de SF(3) en el segundo componente principal) y (3) la variante más parecida al SK(7) es CHW(5).

Diferencias entre los tres supuestos ecotipos (D, DF, y SF) --El análisis de las diferencias entre los tres presuntos ecotipos se muestra en la Fig. 7. La gráfica del primero y el segundo componente principal nos indica que SF(3) se diferencia de las otras dos variantes solamente en el eje del primer componente principal, el cual explica

el 20% de la variación. Las variables con mayor peso en este componente se presentan en el Cuadro 3 columna nueve. Los resultados obtenidos nos indican que SF(3) es, de los supuestos ecotipos silvestres, el que tiene fibra más larga y en mayor cantidad, así como inflorescencias más grandes. Esto hace de SF(3) la variante más semejante a las cultivadas. En resumen, las poblaciones silvestres que se parecen más a las cultivadas son las de SF(3), y de ellas son las de la variante CHW(5) las que se parecen más. La prueba de comparación de medias indicó que en el primer componente principal $SF(3) > D(1) = DF(2)$ ($F=17$; $P<0.0001$). En el segundo y, el tercer componente principal no existen diferencias significativas.

El ANOVA y la prueba de Tukey-Kramer indicó que no existe ningún carácter que permita distinguir entre los tres presuntos ecotipos. Solo puede distinguirse entre SF y D por la mayor cantidad de fibra y el mayor número de semillas normales de la primera, así como entre DF y D por el mayor número de hojas de la segunda. Los coeficientes de variación de estos caracteres son prácticamente iguales, con excepción del número de semillas normales, que es mucho más variable en el caso de D. El coeficiente de variación global es prácticamente igual en las tres variantes (Cuadro 6).

Diferencias en la variación morfológica de cada variante, bajo condiciones naturales de

crecimiento y bajo condiciones homogéneas -- Los coeficientes de variación global de

todas las variantes disminuyeron, pero continuaron siendo más altos los de las variantes silvestres que los de las cultivadas. El coeficiente de variación global promedio de las silvestres es 1.4 veces mayor que el de las cultivadas. Los caracteres cuyas medias son

significativamente diferentes entre los datos tomados bajo condiciones naturales de crecimiento, y los tomados en condiciones del JBR, pueden observarse en el Cuadro 2. Las diferencias son: (a) La variante D es la que presentó mayor cantidad de caracteres distintos (17 de 53). Los cambios están fundamentalmente en un aumento de talla de casi todas las estructuras: tallo, hoja, dientes, espinas, fibra e inflorescencia. Es interesante notar cambios significativos en tres características de la flor: el largo de los filamentos y del tubo (que como veremos también fueron diferentes para la variante de DF y SF), y en la proporción entre el largo de los tópalos y el largo del tubo. Otro cambio interesante es el aumento de semillas de semillas anormales que se produjeron bajo condiciones del JBR. (b) Los cambios en la variante DF solo estuvieron en 4 caracteres de la flor del total de 53 caracteres comparados. (c) Los cambios en la variante SF fueron en 5 de los 53 caracteres comparados. Además del cambio en el largo de los filamentos y del tubo, es muy interesante notar que hubo un incremento en la cantidad de fibra tanto en términos absolutos como relativos y un decremento en la cantidad relativa de espinas. (d) En el caso de SK, seis de los 20 caracteres de hoja comparados resultaron significativamente diferentes. Las diferencias están relacionadas con hojas más largas y espinas y dientes menos anchos. (e) Para YK, nueve de los 20 caracteres fueron distintos. Los cambios fueron en el mismo sentido que en SK: hojas más largas y pesadas, y dientes y espinas más pequeños tanto en términos absolutos como relativos. (f) En KK sólo un caracter cambió: presentó un mayor peso de la fibra.

DISCUSION

Al igual que en el análisis bajo condiciones naturales de crecimiento, bajo las condiciones homogéneas del JBR se encontraron discontinuidades significativas en el patrón de variación morfológica de las tres variantes cultivadas de henequén: Sac ki (SK), Yaax ki (YK) y Kitam ki (KK). Esto fue cierto tanto para el PCA como para el ANOVA, aún cuando solo se consideraron caracteres vegetativos.

En cuanto a los tres supuestos ecotipos silvestres, tenemos resultados diferentes, ya que mientras bajo condiciones naturales los tres se diferencian morfológicamente entre sí, bajo condiciones homogéneas solo el ecotipo que crece dentro de la Selva Mediana Subcaducifolia (SF) puede diferenciarse de los otros dos. El tipo de diferencias que hay entre los resultados de los dos análisis sugieren que la distinción entre Dunas (D) y Selva Baja Caducifolia (DF) en condiciones naturales de crecimiento, se debe a las diferentes condiciones de suelo y precipitación en que se encuentran, y que cuando estas diferencias desaparecen, también desaparecen las diferencias morfológicas. Así tenemos que la variante de D es la que presentó un aumento de talla en un mayor número de estructuras morfológicas. Esto probablemente se debe a que es la variante para la cual las condiciones del JBR significaron un cambio más drástico, tanto por la menor heterogeneidad ambiental, como por las mejores condiciones de suelo y precipitación. La variante de DF por su parte, fue la que menos cambios morfológicos presentó, probablemente porque las condiciones de suelo y precipitación del JBR son las mismas que las condiciones naturales en que crece. Los individuos de SF, a pesar de haber sido llevados a condiciones más pobres de precipitación y suelo, continuaron

teniendo una mayor talla que las otras dos variantes y diferenciándose significativamente de ellas en el espacio multivariado. Esto nos indica que posiblemente solo pueda hablarse de dos ecotipos: el que crece en D y DF, y aquel que crece en SF. Un análisis genético de las poblaciones de estas variantes, y experimentos de crecimiento bajo condiciones de D y de SF, arrojarían mayor información acerca de esta hipótesis.

En relación a las variantes de SF, reconocidas por los campesinos por la calidad de su fibra, y de las cuales no se pudo hacer un análisis estadístico bajo condiciones naturales de crecimiento, bajo condiciones del JBR encontramos que dos de ellas (Chelem Blanco (CHW) y Chelem Verde (CHG)) pueden distinguirse de los ecotipos silvestres. Esto coincide con la apreciación de los artesanos en el sentido de que el Chelem Amarillo (CHY) (la variante que no se distingue de los ecotipos) es el tipo silvestre común. Sin embargo, es importante notar que solo se pudo disponer de datos completos de tres individuos de esta variante, lo cual podría estar afectando este resultado.

Al igual que en el estudio in situ, el ecotipo de SF es, de los dos ecotipos silvestres, el que presenta las características morfológicas más parecidas a los domesticados: fibras más largas y en mayor cantidad, así como inflorescencias más grandes. De estas poblaciones de SF, las que pertenecen a la variante CHW, son las que se parecen todavía más a las cultivadas, ya que, de entre todas las variantes silvestres, es la que tiene la fibra más larga y en mayor cantidad. Estos resultados coinciden con las evidencias etnobotánicas obtenidas, pues los artesanos consideran

que la variante más parecida a las cultivadas es precisamente CHW. El hecho de que estas características diferenciales se hayan mantenido bajo condiciones homogéneas de crecimiento, nos indica que posiblemente tengan una base genética y hacen más factibles las hipótesis que se infieren de las evidencias etnobotánicas y morfológicas obtenidas con anterioridad (Colunga-GarcíaMarín and May-Pat, 1993; Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera and May-Pat, 1993; Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera and May-Pat, 1996): (1) que de las poblaciones de SF pudieron haberse originado las variantes cultivadas, (2) que quizás la variante CHW es un representante de las poblaciones ancestrales, o (3) que CHW es un relicto de aquellas poblaciones silvestres que, según las evidencias históricas, fueron cultivadas en Yucatán a principios de este siglo, y que en aquella época fueron seleccionadas por la calidad de su fibra.

El análisis de las diferencias entre las variantes cultivadas SK y YK, y el conjunto formado por las poblaciones silvestres de D, DF y SF, arrojó resultados similares a los obtenidos en el estudio realizado in situ. Estas dos variantes cultivadas difieren morfológicamente de las silvestres de una forma similar que puede resumirse en tres síndromes de domesticación: gigantismo, mayor fibrosidad y menor espinosidad (el síndrome de menor capacidad reproductiva aún no se ha podido medir bajo condiciones homogéneas de crecimiento). Tal como se discutió para los resultados obtenidos in situ, estos síndromes se corresponden obviamente con los caracteres de mayor interés antropocéntrico, intereses que han guiado el proceso de evolución artificial por lo menos durante el último siglo. Las presiones de selección ejercidas en este proceso han estado ligadas claramente con la historia de este cultivo bajo el régimen de plantación con fines

de cordelería, para lo cual se han seleccionado plantas con mayor cantidad de fibra por hoja, con fibra más larga y con hojas menos espinosas. La selección de estas características ha conllevado un gigantismo general de la planta, y puesto que su propagación ha sido de forma exclusivamente vegetativa, también ha derivado en una fuerte disminución de la capacidad de reproducción sexual.

La diferencia más grande entre silvestres y domesticadas resultó nuevamente, con mucho, el peso de la fibra por hoja. La selección humana ha producido una planta que se cosecha con más eficiencia, cambiando, según parece, su estrategia fisiológica de asignación de recursos, ya que un mismo aumento en el peso de la hoja repercute en 2 veces más fibra en las cultivadas que en las silvestres. Esta diferencia fue aún más drástica bajo condiciones naturales de crecimiento (en donde fue 4 veces más fibra en las cultivadas que en las silvestres), como resultado obvio de que bajo condiciones naturales las plantas silvestres crecen en peores condiciones que en el JBR, en donde fue deshierbado periódicamente el terreno. Otro cambio en su asignación de recursos está en el hecho de que un mismo aumento en la longitud de la hoja significa 1.6 veces más dientes en los silvestres que en los cultivados. En este caso sí se obtuvo un resultado prácticamente igual al de condiciones naturales, en donde fue de 1.7 veces. El peso de la fibra por hoja es, por otra parte, la única característica que apareció en todos los análisis de componentes principales como una de las que tienen más peso en las funciones obtenidas, mostrando que este es un carácter de gran importancia en la diferenciación de variantes a todos los niveles estudiados.

De igual forma que en el estudio in situ, el coeficiente de variación global de las silvestres es mayor que el de las cultivadas. En este caso 1.4 veces mayor. Esto nos está sugiriendo una mayor diversidad genética de los silvestres y nos señala la importancia del estudio genético de las poblaciones silvestres como base para una eventual recuperación de la diversidad genética de los cultivados, ya que la selección estrecha con fines cordeleros ejercida desde el siglo pasado, y la reproducción exclusivamente vegetativa que se ha practicado, han llevado a este cultivo a una reducción drástica de su diversidad, quizás una de las más drásticas que han ocurrido en un cultivo durante este siglo.

Las variantes cultivadas SK y YK presentan un coeficiente de variación del peso de la fibra 3.3 veces mayor que el coeficiente de variación del largo de la hoja. Esto se debe probablemente a que el proceso actual de desfibración impone estándares muy estrechos en el largo de las hojas y no se presta la misma atención al peso de la fibra. Esta diferencia se acentuó aún más bajo las condiciones del JBR. Procesos de selección modernos deberán atender no solo el largo de la hoja, sino también el peso de la fibra y la relación entre el peso de la fibra y el peso de la hoja, como ha sido señalado en Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera and May-Pat (1996).

La variante cultivada KK, al igual que en el estudio in situ, resultó más parecida morfológicamente a las silvestres que a las otras variantes cultivadas. Las características que la diferencian de las silvestres, sin embargo, sí resultaron diferentes, aunque es importante aclarar que dos de las cinco características que resultaron significativas en el estudio bajo condiciones naturales aún no han sido evaluadas bajo condiciones

homogéneas (el largo del tallo y la proporción largo hoja/largo tallo). La diferencia más importante es que bajo condiciones del JBR sí se observó que KK tiene una mayor cantidad de fibra que las silvestres, tanto en cantidades absolutas como relativas al peso de la hoja. Así tenemos que KK presenta dos de los cuatro síndromes de domesticación: menor capacidad reproductiva y mayor fibrosidad (aunque este último en mucho menor grado que lo observado en las otras variantes cultivadas). El síndrome de espinosidad lo presenta en una tendencia inversa a las otras variantes cultivadas, ya que KK es más espinosa que las silvestres. Estos resultados, y las evidencias etnobotánicas de poco conocimiento de esta variante por parte de los campesinos, sugieren, como ha sido señalado en Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera and May-Pat (1996) que: (1) se trata de una variante recientemente introducida a la Península, y/o (2) las presiones de selección artificial que se han ejercido sobre ella no han tenido la intensidad ni la dirección que las presiones ejercidas sobre SK y YK.

Las características que de forma más importante nos permiten distinguir entre las tres variantes cultivadas son la espinosidad y la fibrosidad, ya que SK y YK son menos espinosas y tienen fibras más largas y en mayor cantidad que KK. Es notorio que a diferencia del estudio realizado bajo condiciones naturales, en las condiciones del JBR no se observaron diferencias significativas en la cantidad de fibra entre SK y YK. Así tenemos entonces que a diferencia del estudio in situ, ésta no es una característica que nos permita diferenciar entre las tres variantes. Solo en cuanto a espinosidad se observa un gradiente en el sentido SK > YK > KK, que nos indica este mismo gradiente en el grado de domesticación de las variantes cultivadas.

En cuanto a las diferencias encontradas entre los resultados obtenidos in situ y los obtenidos en el JBR, tenemos que para todas las variantes (con excepción de DF), las mejores condiciones de crecimiento del JBR (incluyendo para las cultivadas la eliminación de la tensión por cosecha) repercutieron en un decremento del coeficiente de variación global, un incremento en talla (especialmente en el largo de las hojas), una mayor cantidad de fibra, y una menor espinosidad. Estos resultados significan que en las variantes silvestres los caracteres de mayor interés antropocéntrico tienen una respuesta positiva al mejoramiento de sus condiciones de crecimiento. Esta respuesta positiva pudo haber sido de gran importancia en el inicio de la domesticación del henequén, pues si por un lado existían poblaciones con mejores características deseables para el hombre (en este caso las poblaciones de SF), y por otro lado los caracteres deseables (menor espinosidad, hojas más largas y mayor cantidad de fibra) presentaban alta plasticidad y respuesta positiva al cultivo, entonces la selección de estas variantes y su cultivo pudieron haber sido el camino seguido por los antiguos mayas para la obtención del SK y el YK.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Luis Eguiarte Fruns y Daniel Piñero Dalmau su valiosa contribución en la revisión crítica del manuscrito. Este artículo forma parte de la tesis doctoral que el primer autor realiza en el Centro de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Agradecemos también el apoyo financiero de la Comisión Nacional de Biodiversidad (CONABIO) a través del Proyecto B-0001. El primer autor

agradece también el apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por su apoyo a través del Programa de Cátedras Patrimoniales de Excelencia para obtener el Doctorado.

LITERATURE CITED

- Anderson, E. 1949. Introgressive hybridization. Wiley, New York, NY.
- Colunga-GarcíaMarín, P. , G. Campos-Rios, and S. Escalante-Rebolledo. 1990. El Jardín Botánico Regional del Centro de Investigación Científica de Yucatán, México. Latin American Botanic Gardens Bulletin. Botanic Gardens Conservation Secretariat. Number 1. May.
- , E. Estrada-Loera and F. May-Pat. 1993. Cermoplasrna disponible de henequén: Importancia de su conservación. In P. Peniche-Rivero y F. Santamaría- Basulto [eds.], Memorias de la Conferencia Nacional sobre el Henequén y la Zona Henequenera de Yucatán, 140-153. Gobierno del Estado de Yucatán, Mérida, México.
- , E. Estrada-Loera and F. May-Pat. 1996. Patterns of morphological variation, diversity, and domestication of wild and cultivated populations of Agave in Yucatan, Mexico. American Journal of Botany 83(8): 126-140.
- , and F. May-Pat. 1993. Agave studies in Yucatan, Mexico. I. Past and present germplasm diversity and uses. Economic Botany 47: 312-327.
- FAO/UNESCO. 1972. Mapa mundial de suelos. Hoja III. México y Arrrerica Central. UNESCO. Paris.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Kóppen. UNAM, México.
- Gentry, H. S. 1982. Agaves of continental North America. University of Arizona Press,

Tucson, Az.

Miller, R. G. Jr. 1981. Simultaneous statistical inference. Springer-Verlag, New York, NY.

Munsell Color. 1977. Munsell ® color charts for plant tissues. Kollmorgen Corporation. Baltimore, Maryland.

SAS. 1988. SAS/STAT user's guide, release 6.03 edition. SAS Institute Inc., Cary, NC.

Sneath, P.H.A. and R.R. Sokal. 1973. Numerical taxonomy. W.H. Freeman, San Francisco.

TABLE 1. Number of populations and suckers per population used in the establishment of the ex situ germplasm collection of six *A. angustifolia* wild variants and three henequen cultivated variants studied in Yucatan, Mexico. The number of plants in which leaves, flowers and fruits were analyzed is also shown.

Variant	Number of populations	Number of suckers per population	Number of plants with data on		
			Leaf	Flower	Fruit
<i>A. angustifolia</i> (wild)					
Coastal Dunes (D)	5	3, 5, 2, 5, 5	20	10	9
Deciduous Forest (DF)	2	2, 8	10	6	6
Subdeciduous Forest (SF)	2	5, 16	21	14	12
Chelem Yellow (CHY)	1	9	9	5	3
Chelem White (CHW)	1	14	14	14	12
Chelem Green (CHG)	1	13	13	9	7

TABLE 2. Means \pm SD for the 55 morphological characters measured ex situ of six wild and three cultivated variants of *Agave* from Yucatan, Mexico and comparison of values significantly different (in parenthesis) obtained under natural grown conditions. *A. angustifolia*:

D= Dunes, DF= Deciduous Forest, SF= Subdeciduous Forest, CHY= Chelem Yellow, CHW=Chelem White, CHG=Chelem Green, Henequén: SK= Sac Ki, YK= Yaax Ki, KK= Kitam Ki.^a

Morphological character	<i>A. angustifolia</i> (wild)						Henequén (cultivated)		
	D	DF	SF	CHY+	CHW+	CHG+	Sk	Yk	Kk
Stem length (cm)	105 \pm 32 " (72 \pm 39)	119 \pm 31	129 \pm 37	84 \pm 20	103 \pm 11	92 \pm 22	-----	-----	-----
Number of leaves	89 \pm 33	154 \pm 53	117 \pm 38	68 \pm 18	101 \pm 15	86 \pm 15	-----	-----	-----
Leaf length(cm)	95 \pm 15 " (61 \pm 24)	113 \pm 23	115 \pm 17	95 \pm 10	137 \pm 14	102 \pm 25	147 \pm 13 " (130 \pm 10)	135 \pm 11 " (114 \pm 12)	101 \pm 9
Leaf width at middle(cm)	7 \pm 1 " (5 \pm 2)	8 \pm 1	8 \pm 2	9 \pm 1	8 \pm 1	8 \pm 2	12 \pm 2	15 \pm 2	9 \pm 1
Leaf width at base(cm)	12 \pm 3" (8 \pm 3)	13 \pm 3	13 \pm 3	13 \pm 2	12 \pm 1	12 \pm 3	17 \pm 2	17 \pm 2	13 \pm 2
Number of teeth (one side)	118 \pm 30 " (87 \pm 32)	133 \pm 34	115 \pm 19	94 \pm 12	184 \pm 31	134 \pm 43	98 \pm 8	108 \pm 11 " (88 \pm 14)	125 \pm 17
Teeth length (cm)	0.26 \pm 0.05** (0.20 \pm 0.05)	0.27 \pm 0.09	0.25 \pm 0.05-	0.27 \pm 0.07	0.23 \pm 0.04	0.25 \pm 0.07	0.29 \pm 0.04	0.33 \pm 0.04	0.30 \pm 0.04
Teeth width at base (cm)	0.33 \pm 0.09	0.36 \pm 0.14	0.31 \pm 0.08	0.37 \pm 0.17	0.31 \pm 0.05	0.39 \pm 0.16	0.54 \pm 0.09" (0.88 \pm 0.23)	0.69 \pm 0.15" (1.04 \pm 0.23)	0.40 \pm 0.03

TABLE 2. Continued

Distance between teeth (cm)	1.41 ± 0.63	1.33 ± 0.59	1.70 ± 0.66	1.64 ± 0.30	1.18 ± 0.31	1.21 ± 0.56	2.24 ± 0.38** (1.90 0.36)	1.36 ± 0.46	1.20 ± 0.33
Spine length (cm)	1.83 ± 0.43	2.07 ± 0.29	1.73 ± 0.53	2.02 ± 0.28	1.97 ± 0.28	1.93 ± 0.51	2.97 ± 0.37	2.67 ± 0.28* (3.10 ± 0.29)	1.69 ± 0.29
Spine width at base (cm)	0.33 ± 0.03** (0.27 ± 0.06)	0.39 ± 0.06	0.34 ± 0.05	0.33 ± 0.08	0.39 ± 0.05	0.31 ± 0.04	0.58 ± 0.04* (0.67 ± 0.07)	0.58 ± 0.09* (0.68 ± 0.06)	0.39 ± 0.04
Fresh leaf mass (g)	296 ± 102** (87 ± 64)	383 ± 190	381 ± 147	287 ± 67	394 ± 80	302 ± 213	908 ± 325	1019 ± 216** (674 ± 239)	313 ± 69
Dry fiber mass (g)	3.87 ± 1.53** (1.82 ± 1.98)	5.93 ± 2.36	6.95 ± 2.70** (3.71 ± 2.06)	4.64 ± 2.32	6.24 ± 1.20	4.05 ± 2.48	29.74 ± 9.53	26.13 ± 6.84	7.76 ± 1.44** (4.57 ± 2.60)
Peduncle length (cm)	307 ± 76** (195 ± 67)	306 ± 54	311 ± 74	336 ± 38	375 ± 62	384 ± 87	229 ± 46	-----	-----
Panicle length (cm)	144 ± 56	199 ± 48	241 ± 78	179 ± 50	272 ± 82	195 ± 76	317 ± 45	-----	-----
Inflorescence total length (cm)	451 ± 93** (285 ± 114)	505 ± 70	551 ± 83	515 ± 87	647 ± 106	579 ± 81	556 ± 86	-----	-----
Inflorescence branches	16 ± 2	21 ± 5	19 ± 4	15 ± 3	21 ± 3	18 ± 4	22 ± 1	-----	-----
Peduncle perimeter at base (cm)	21 ± 4** (14 ± 5)	29 ± 7	28 ± 7	30 ± 2	35 ± 5	26 ± 6	36 ± 1	-----	-----
Anther length (cm)	2.17 ± 0.28	2.08 ± 0.25* (2.46 ± 0.20)	2.32 ± 0.24	2.12 ± 0.19	1.89 ± 0.07	2.25 ± 0.18	2.45 ± 0.08-	-----	-----
Filament length (cm)	5.56 ± 0.90** (4.31 ± 0.68)	5.54 ± 0.75** (4.41 ± 0.56)	5.68 ± 0.63** (4.67 ± 0.69)	5.23 ± 0.61	5.07 ± 0.79	4.46 ± 0.78	5.44 ± 0.30	-----	-----

TABLE 1. Continued

Henequen (cultivated)

Sac Ki (Sk)	5	5,2, 5, 4,5	21	0	0
Yaax Ki (Yk)	5	7,1, 1, 1,5	15	0	0
Kitam Ki(Kk)	2	6,7	13	0	0
TOTAL			136	58	49

TABLE 2. Continued

Tepal length (cm)	1.90 ± 0.31	1.66 ± 0.13	1.79 ± 0.16	1.61 ± 0.14	1.40 ± 0.11	1.78 ± 0.19	1.82 ± 0.07	-----	-----
Tepal width (cm)	0.62 ± 0.05	0.57 ± 0.02* (0.67 ± 0.07)	0.57 ± 0.05	0.51 ± 0.04	0.52 ± 0.04	0.59 ± 0.14	0.67 ± 0.02	-----	-----
Filament insertion height (cm)	0.85 ± 0.09	0.74 ± 0.09	0.71 ± 0.06	0.60 ± 0.13	0.53 ± 0.04	0.63 ± 0.25	0.80 ± 0.02	-----	-----
Tube length (cm)	1.16 ± 0.15* (1.40 ± 0.20)	1.01 ± 0.15* (1.28 ± 0.17)	1.05 ± 0.09* (1.29 ± 0.22)	0.76 ± 0.11	0.79 ± 0.09	0.97 ± 0.27	1.11 ± 0.07	-----	-----
Ovary body length (cm)	2.28 ± 0.34	2.22 ± 0.25	2.31 ± 0.27	1.91 ± 0.06	2.30 ± 0.28	1.98 ± 0.21	2.21 ± 0.08	-----	-----
Neck of ovary length (cm)	0.56 ± 0.12	0.48 ± 0.14	0.44 ± 0.13	0.30 ± 0.05	0.34 ± 0.06	0.29 ± 0.53	0.70 ± 0.06	-----	-----
Ovary body width (cm)	0.77 ± 0.10	0.75 ± 0.08	0.76 ± 0.05	0.63 ± 0.01	0.79 ± 0.06	0.72 ± 0.12	0.78 ± 0.04	-----	-----
Capsule length (cm)	4.58 ± 0.54	4.37 ± 0.57	4.88 ± 0.52	4.79 ± 0.19	3.98 ± 0.29	4.38 ± 0.38		-----	-----
Capsule width (cm)	2.09 ± 0.10	2.06 ± 0.18	2.30 ± 0.25	2.04 ± 0.32	2.16 ± 0.11	2.13 ± 0.22		-----	-----
Carpel leaf length (cm)	3.93 ± 0.52	3.93 ± 0.36	4.29 ± 0.51	4.39 ± 0.26	3.49 ± 0.24	3.81 ± 0.44		-----	-----
Carpel leaf width (cm)	2.22 ± 0.11	2.09 ± 0.19	2.30 ± 0.25	2.22 ± 0.17	2.21 ± 0.09	2.20 ± 0.14		-----	-----
Pedicle length (cm)	0.68 ± 0.09	0.66 ± 0.11	0.72 ± 0.15	0.61 ± 0.10	0.60 ± 0.11	0.68 ± 0.10		-----	-----
Pedicle width (cm)	0.33 ± 0.05	0.30 ± 0.04	0.33 ± 0.05	0.30 ± 0.06	0.28 ± 0.06	0.33 ± 0.07		-----	-----
Seed length (cm)	0.78 ± 0.05	0.79 ± 0.06	0.86 ± 0.09	0.84 ± 0.07	0.88 ± 0.05	0.82 ± 0.07		-----	-----
Seed width (cm)	0.55 ± 0.04	0.53 ± 0.04	0.30 ± 0.05	0.58 ± 0.06	0.61 ± 0.02	0.58 ± 0.05		-----	-----
Number of normal seeds	74 ± 47	102 ± 40	155 ± 31	110 ± 52	95 ± 34	83 ± 27		-----	-----

TABLE 2. Continued

Number of abnormal seeds	169 ± 43" (119±38)	165 ± 51	140 ± 31	195 ± 66	187 ± 21	147 ± 25	-----	-----	-----
Number of ovules	243 ± 31	267 ± 38	295 ± 33	306 ± 29	283 ± 37	230 ± 41	-----	-----	-----
Leaf length/width	13±3	15±2	15±3	11 ± 2	18±3	13±4	12±2	9+1	11+1
Leaf base width/leaf middle width	1.7±0.4	1.6±0.3	1.6±0.3	1.4±0.2	1.6±0.3	1.6±0.4	1.4±0.2	1.2±0.2	1.5±0.2
Leaf length/stem length	1.0 ± 0.2	0.8 ± 0.2	0.9 ± 0.2	1.2 ± 0.2	1.3 ± 0.1	1.1 ± 0.2	-----	-----	-----
Dry fiber mass/fresh leaf mass	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.004	0.02 ± 0.01 (0.01 ± 0.01)	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.00	0.01 ± 0.01	0.03 ± 0.01	0.03 ± 0.00* (0.04 ± 0.01)	0.03 ± 0.01
Teeth length/width ^	0.82 ± 0.16	0.85 ± 0.37	0.84 ± 0.17	0.80 ± 0.25	0.74 ± 0.13	0.66 ± 0.17	0.55 ± 0.09	0.49 ± 0.12	0.76 ± 0.07
Distance between teeth/leaf length	0.02 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.0	0.02 ± 0.0	0.01 ± 0.00	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.0	0.01 ± 0.00	0.01 ± 0.00
Spine length/width	5.6 ± 1.5	5 ± 0.6	5.1 ± 1.3	6.5 ± 2.2	4.8 ± 1.3	6.2 ± 1.6	5.2 ± 0.7	4.6 ± 0.5	4.4 ± 0.7
Spine length/leaf length	0.02 ± 0.01* (0.04 ± 0.02)	0.02 ± 0.005	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.0	0.01 ± 0.0	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.0	0.02 ± 0.0* (0.03 ± 0.0)	0.02 ± 0.0
Panicle length/ inflorescence total length	0.3 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.4 ± 0.1	0.3 ± 0.0	0.4 ± 0.1	0.3 ± 0.1	0.7 ± 0.0	-----	-----
Tepals length/tube length	1.7 ± 0.39" (1.2 ± 0.19)	1.68 ± 0.28	1.72 ± 0.20	2.17 ± 0.49	1.8 ± 0.20	1.95 ± 0.52	1.65 ± 0.11	-----	-----
Ovary body length/width	2.9 ± 0.2	3.0 ± 0.4	3.1 ± 0.3	3.0 ± 0.1	2.9 ± 0.2	2.8 ± 0.3	2.9 ± 0.1	-----	-----
Carpel leaf length/width	1.8 ± 0.2	1.9 ± 0.2	1.9 ± 0.1	1.9 ± 0.0	1.6 ± 0.1	1.7 ± 0.1	-----	-----	-----

TABLE 2. Continued

Seed length/width	1.4 ± 0.1	1.5 ± 0.1	1.4 ± 0.1	1.4 ± 0.0	1.4 ± 0.1	1.4 ± 0.1	————	————	————
Number of teet/leaf length	1.2±0.3	1.2±0.4	1.0±0.3 ^a (1.3 ± 0.3)	0.9 ± 0.1	1.3 ± 0.2	1.3 ± 0.2	0.7 ± 0.0	0.8 ± 0.1	1.2 ± 0.1
Teeth length/leaf length	0.003±0.001	0.002±0.001	0.002 ± 0.001	0.003 ± 0.001	0.002± 0.001	0.002 ± 0.001	0.002± 0.000	0.002 ± 0.000*	0.003 ± 0.001
Teeth area/leaf width	0.006 ± 0.002	0.007 ± 0.004	0.005 ± 0.003	0.006 ± 0.004	0.004 ± 0.001	0.006 ± 0.004	0.006± 0.001*	0.008 ± 0.001* (0.011± 0.005)	0.007 ± 0.001
Number of normal seeds/ number of seeds	0.3 ± 0.2	0.4 ± 0.2	0.5 ± 0.1	0.4 ± 0.2	0.32 ± 0.1	0.36 ± 0.1			

^a Mean values without data are because plants are yet to produce flowers and fruits.

** Significantly (P < 0.05) greater than the result obtained in situ (see Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera and May-Pat. 1996).

* Significantly (P < 0.05) smaller than the result obtained in situ (see Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera and May-Pat. 1996).

+ Companions for these variants were not performed because of the small sample size under natural conditions.

^ Companions for these characters were not performed because they were not obtained in situ.

TABLE 3. Coefficients of variables with greatest weighting in the principal components that were significant for the differentiation of groups in the six distinct analyses of morphological variation in wild and cultivated populations of *Agave* in Yucatan, Mexico. The different analyses include: A. All variants with 21 vegetative variables. B. SK, YK. D, DF. SF with 21 vegetative variables. C. KK, D, DF, SF with 21 vegetative variables. D. SK, YK, KK with 21 vegetative variables. E. D, DF. SF, CHW, CHG, CHY with 55 vegetative, floral and fruit variables. F. D, DF, SF with 55 vegetative, floral and fruit variables.

	NUMBER OF THE PRINCIPAL COMPONENT AND ANALYSIS TYPE								
	A	B		C	D		E	F	
	FIRST	FIRST	THIRD	THIRD	FIRST	SECOND	FIRST	SECOND	
Variante explained	38%	43%	12%	13%	42%	29%	18%	14%	20%
Variable									
Dry fiber mass	0.33	0.31		0.28	0.31		0.23		0.28
Leaf width at middle	0.31	0.3			0.26	-0.3			
Spine width at base	0.31	0.3		0.3	0.28				
Number of teeth/leaf length	-0.29	-0.28	-0.3		-0.31		-0.26		
Teeth width at base	0.29	0.28		0.3	0.23	-0.24			
Fresh leaf mass	0.28	0.29			0.3				
Spine length	0.27	0.27			0.29				
Dry fiber mass/Fresh leaf mass	0.24	0.25		0.28					
Leaf width at base	0.24	0.25			0.26				
Leaf length		0.27			0.3		0.29		0.27

Distance between teeth/leaf length	0.53	-0.41	0.34		
Distance between teeth	0.53	-0.33	0.31		
Number of teeth	-0.36	0.33		0.25	
Leaf base width/leaf middle width	0.25		0.34		
Teeth length/teeth width	0.24		0.41	0.23	
Leaf length/leaf width		-0.29	-0.25		
Teeth length			-0.31		
Spine length/spine width					
Peduncle perimeter at base				0.24	
Teeth length/leaf length				-0.24	
Capsule length					0.23
Panicle length					0.24
Inflorescence total length					0.23
Number of normal seeds				0.23	
Number of normal seeds/number of seeds				0.23	

TABLE 4. Means and coefficient of variation for the morphological characters that distinguish ($P < 0.05$) between the A. angustifolia wild populations in Dunes (D), Deciduous Forest (DF), and Subdeciduous Forest (SF), and the cultivated variants of henequen in Yucatan, Mexico. The domestication tendency that these differences represent, as well as the F , R -squared and P values from a one way ANOVA, are presented. a. Differences with Sac Ki (SK) and Yaax Ki (YK). b. Differences with Kitam Ki (KK).

Morphological character	Domestication tendency	Category	Coefficient				
			Mean of variation	F	R -squared	P	
a. Differences with Sk and Yk							
Dry fiber mass (g)	More absolute quantity of fiber	Wild	5.53	47	400	0.82	0.002
		Cultivated	28.23	30			
Dry fiber mass/fresh leaf mass	More relative quantity of fiber	Wild	0.02	37	92	0.52	0.002
		Cultivated	0.03	21			
Leaf mass (g)	Heavier leaves, more fiber	Wild	348	29	160	0.65	0.002
		Cultivated	954	30			

TABLE 4. Continued

Leaf width at middle (cm)	Wider leaves, more fiber	Wild	7	18	223	0.72	0.002
		Cultivated	13	15			
Leaf width at base (cm)	Wider leaves, more fiber	Wild	12	22	71	0.46	0.002
		Cultivated	17	11			
Leaf length/leaf width at middle	Wider leaf shape, more fiber	Wild	13	19	33	0.28	0.002
		Cultivated	11	17			
Leaf length (cm)	Longer leaves, longer fibers	Wild	106	18	90	0.51	0.002
		Cultivated	142	9			
Number of teeth	Less teeth, less thorniness	Wild	119	23	14	0.14	0.006
		Cultivated	102	10			
Number of teeth/leaf length	Relatively fewer teeth, less thorniness	Wild	1.2	26	82	0.5	0.002
		Cultivated	0.7	13			
Teeth length (cm)	Longer feeth, gigantism	Wild	0.26	22	15	0.15	0.004
		Cultivated	0.3	14			

TABLE 4. Continued

Teeth width at base (cm)	Wider teeth, gigantism	Wild	0.32	29	109	0.56	0.002
		Cultivated	0.59	23			
Spine length (cm)	Longer spines, gigantism	Wild	1.83	23	132	0.61	0.002
		Cultivated	2.84	13			
Spine width at base (cm)	Wider spines, gigantism	Wild	0.35	14	370	0.81	0.002
		Cultivated	0.58	11			
Leaf width at base/ leaf width at middle	Leaves with narrower bases	Wild	1.6	21	26	0.23	0.002
		Cultivated	1.3	16			
Teeth length/teeth width	Wider teeth shape	Wild	0.83	26	63	0.43	0.002
		Cultivated	0.52	21			
b. Differences with Kk							
Dry fiber mass/fresh leaf mass	More relative quantity of fiber	Wild	0.02	37	19	0.24	0.002
		Cultivated	0.03	27			
Leaf length/leaf width at middle	Wider leaf shape, more fiber	Wild	14	19	12	0.16	0.002
		Cultivated	11	11			

TABLE 5. Means and coefficient of variation for the morphological characters that distinguish ($P < 0.05$) among the cultivated variants of henequén, Sac Ki (Sk), Yaax Ki (Yk) and Kitam Ki (Kk). The F and R-squared values from a one-way ANOVA are provided.

Morphological character	Variant	Mean	Coefficient		
			of variation	<u>F</u> value	<u>R</u> -squared
Number of teeth/leaf length	Sk	0.7	6	211	0.9
	Yk	0.8	12		
	Kk	1.2	8		
Leaf width at middle	Sk	12	14	46	0.67
	Yk	15	12		
	Kk	9	10		
Teeth width at base	Sk	0.54	16	36	0.61
	Yk	0.69	22		
	Kk	0.4	12		

TABLE 6. In situ and ex situ global coefficients of variation for the three supposed wild ecotypes of *A. angustifolia* and the three cultivated variants of henequen studied in Yucatan, Mexico.

Variant	Growth condition	
	In situ	Ex situ
<i>A. angustifolia</i> (wild)		
Coastal Dunes (D)	33	22
Deciduous Forest (DF)	22	21
Subdeciduous Forest (SF)	22	21
Henequén (cultivated)		
Sac Ki (Sk)	17	15
Yaax Ki (Yk)	19	16
Kitam Ki (Kk)	24	15

LEYENDAS DE FIGURAS

Fig.1 Areas de muestreo

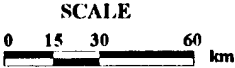
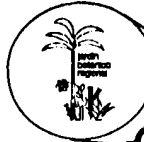
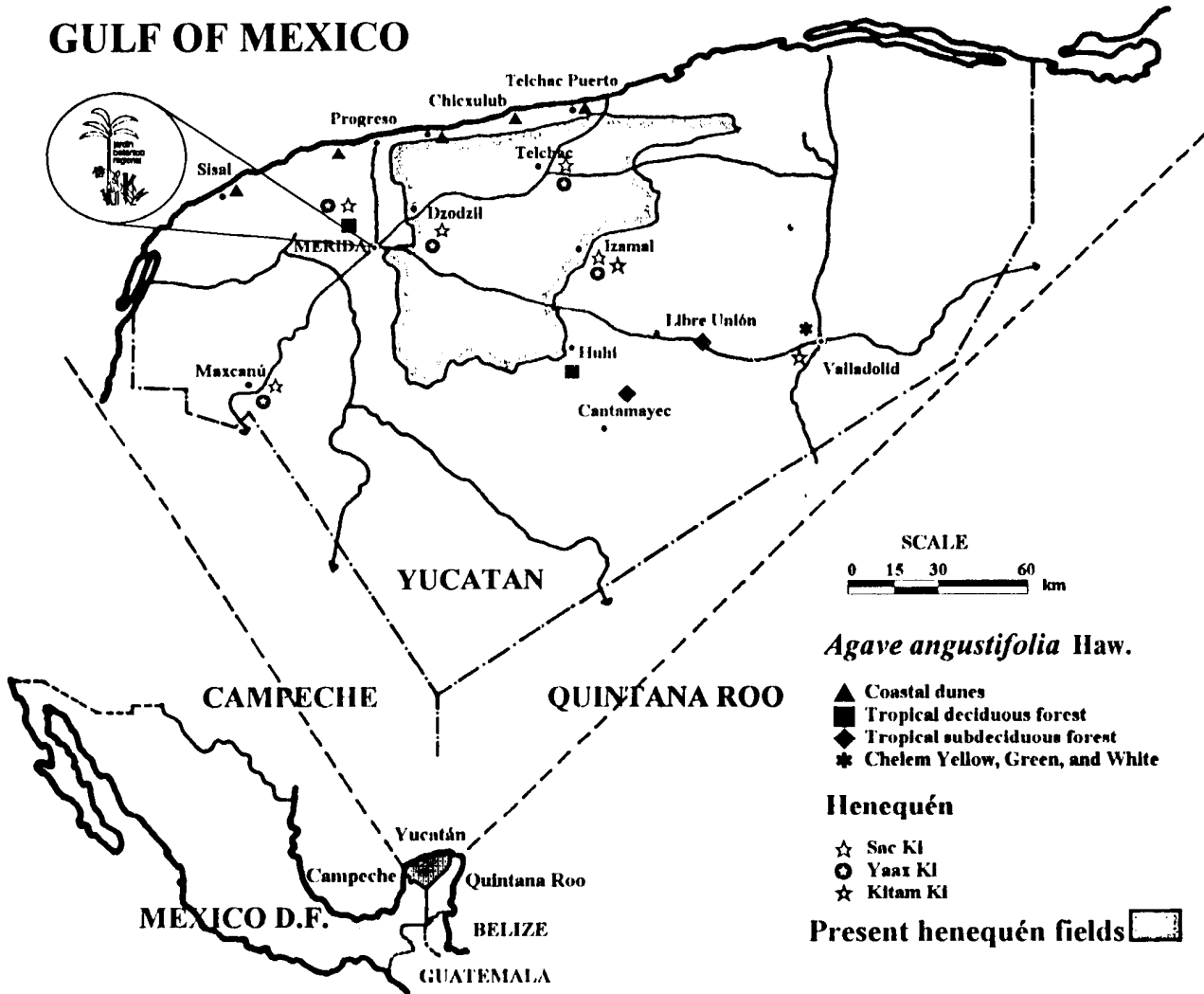
Fig. 2 y 3. Gráficas del primero y el segundo componente principal del análisis de individuos silvestres y cultivados de Agave en Yucatán, México. Silvestres: 1= Dunas, 2= Selva Baja, 3= Selva Mediana, 4= Chelem Blanco, 5= Chelem Amarillo. Cultivadas: 7= Sac K, 8= Yaax Ki, 9= Kitam Ki. Fig.2 Gráfica del análisis de 168 individuos usando 55 caracteres vegetativos, de flor, inflorescencia y fruto. El primero y el segundo componente principal dan cuenta del 24% y el 13% de la variación total respectivamente. Hay 13 observaciones escondidas en la gráfica. Fig. 3 Gráfica del análisis de 210 individuos usando 35 caracteres vegetativos y de flor. El primero y el segundo componente principal dan cuenta del 28% y el 16% de la variación total respectivamente. Hay 26 observaciones escondidas en la gráfica.

Fig. 4 y 5. Dendrogramas de poblaciones silvestres y cultivadas de Agave en Yucatán, México. Silvestres: 1= Dunas, 2= Selva Baja, 3= Selva Mediana, 4= Chelem Blanco, 5= Chelem Amarillo. Cultivadas: 7= Sac Ki, 8= Yaax Ki, 9= Kitam Ki. Fig. 4. Dendrograma de 23 poblaciones basándose en 55 caracteres vegetativos, de flor, inflorescencia y fruto. Fig. 5. Dendrograma de 27 poblaciones basándose en 35 caracteres vegetativos y de flor.

Fig. 5-7. Relaciones que resumen las principales diferencias morfológicas entre las poblaciones cultivadas y las silvestres de Agave en Yucatán, México. Silvestres: 1= Dunas, 2= Selva Baja, 3= Selva Mediana. Cultivadas:

7= Sac Ki, 8= Yaax Ki, 9= Kitam Ki. Fig. 5. Índice de fibrosidad. relación entre el peso fresco de la hoja y el peso seco de la fibra. 44 observaciones escondidas. Fig. 6. Índice de espinosidad. Relación entre el largo de la hoja y el número de dientes. 27 observaciones escondidas. Fig. 7. Índice de capacidad reproductiva. Relación entre el número de semillas normales y el número total de semillas. 2 observaciones escondidas.

GULF OF MEXICO



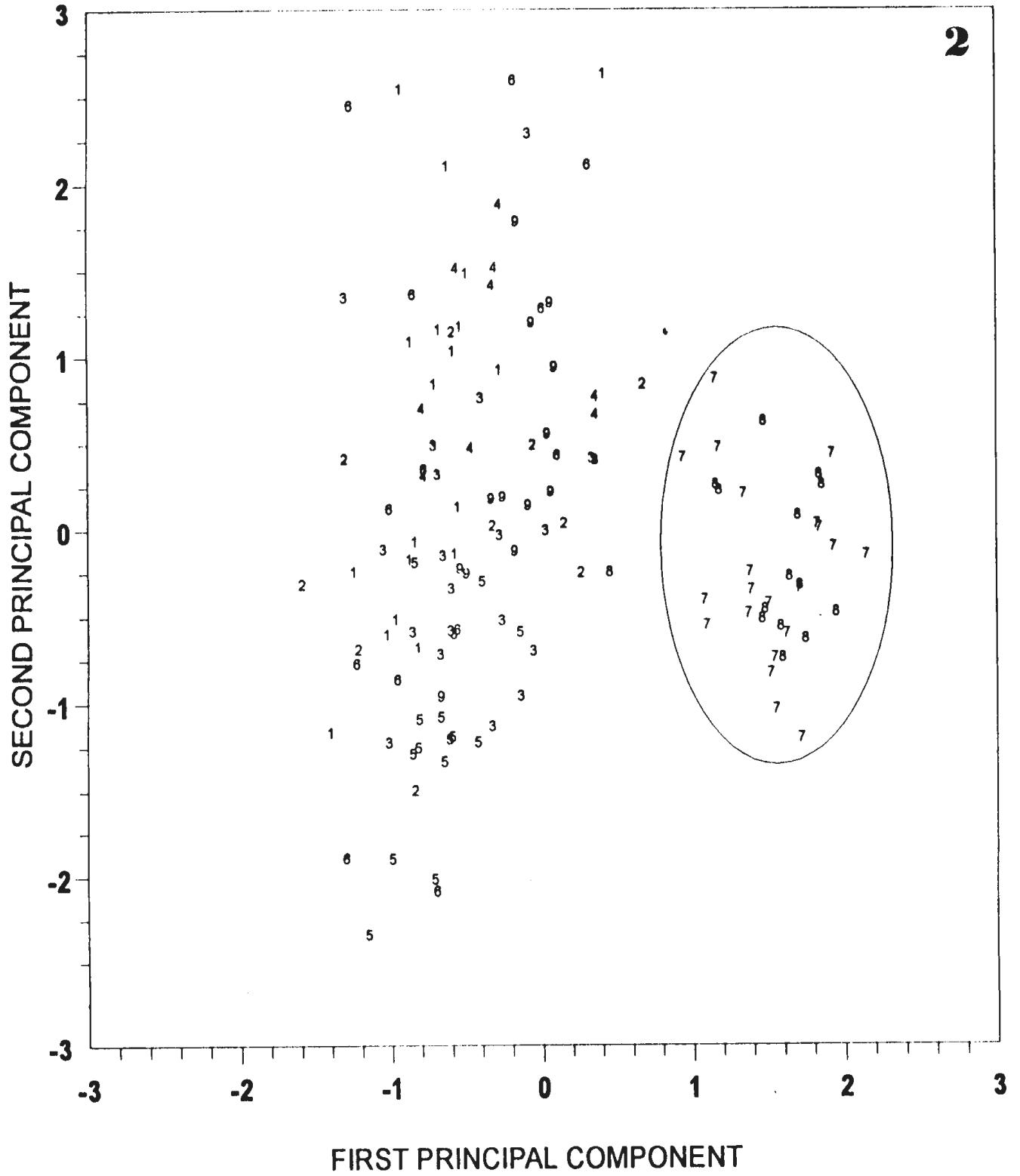
Agave angustifolia Haw.

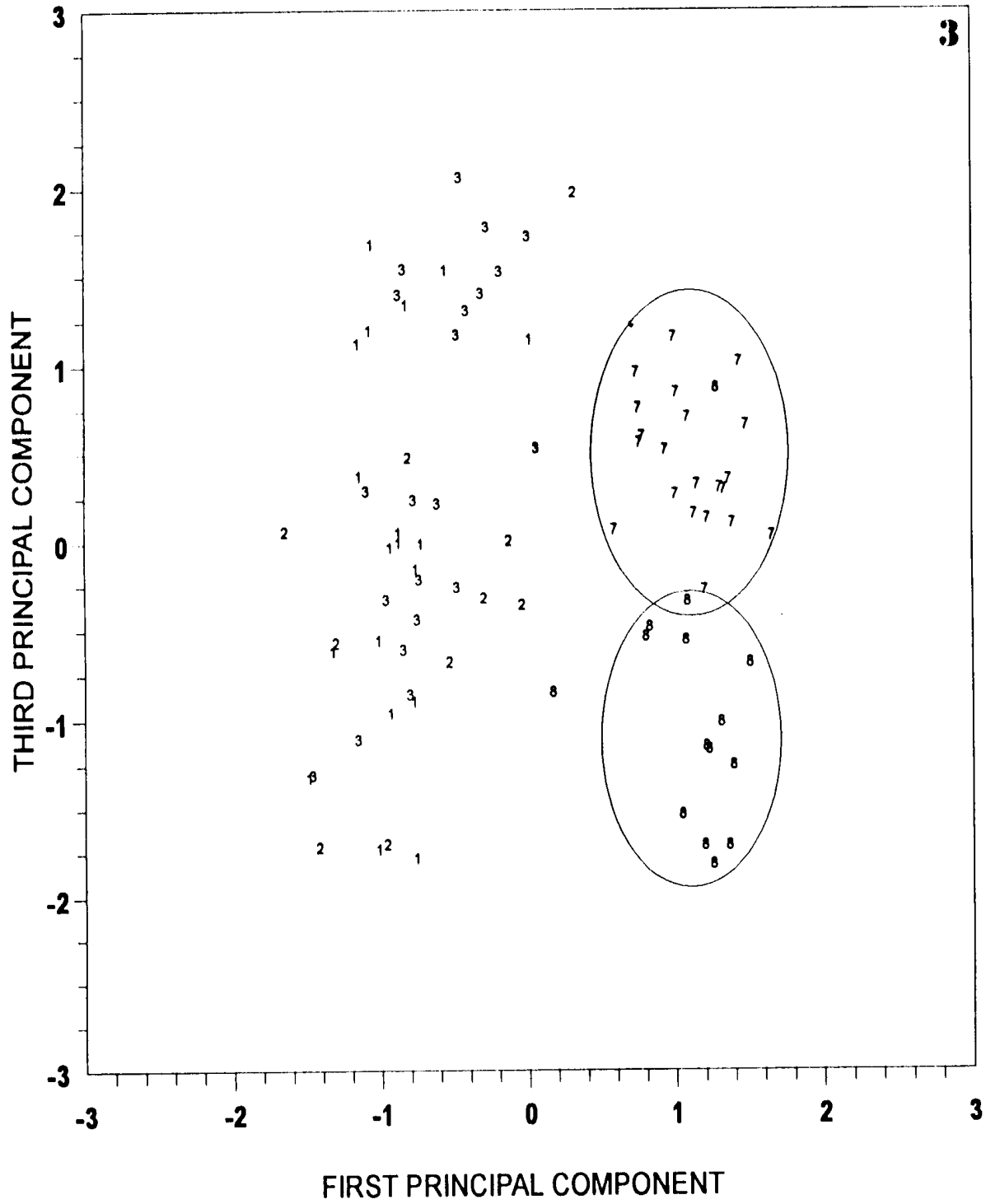
- ▲ Coastal dunes
- Tropical deciduous forest
- ◆ Tropical subdeciduous forest
- * Chelem Yellow, Green, and White

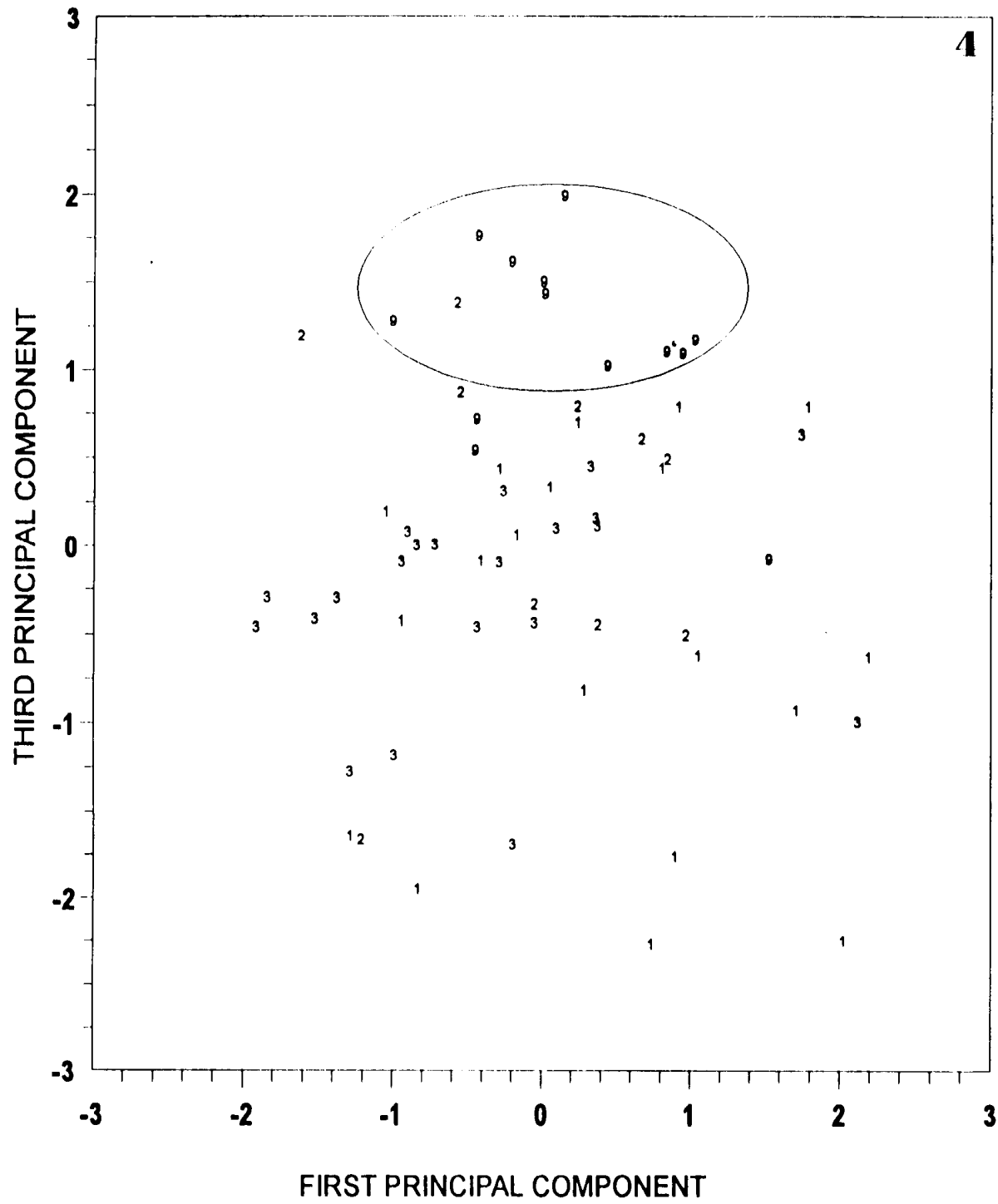
Henequén

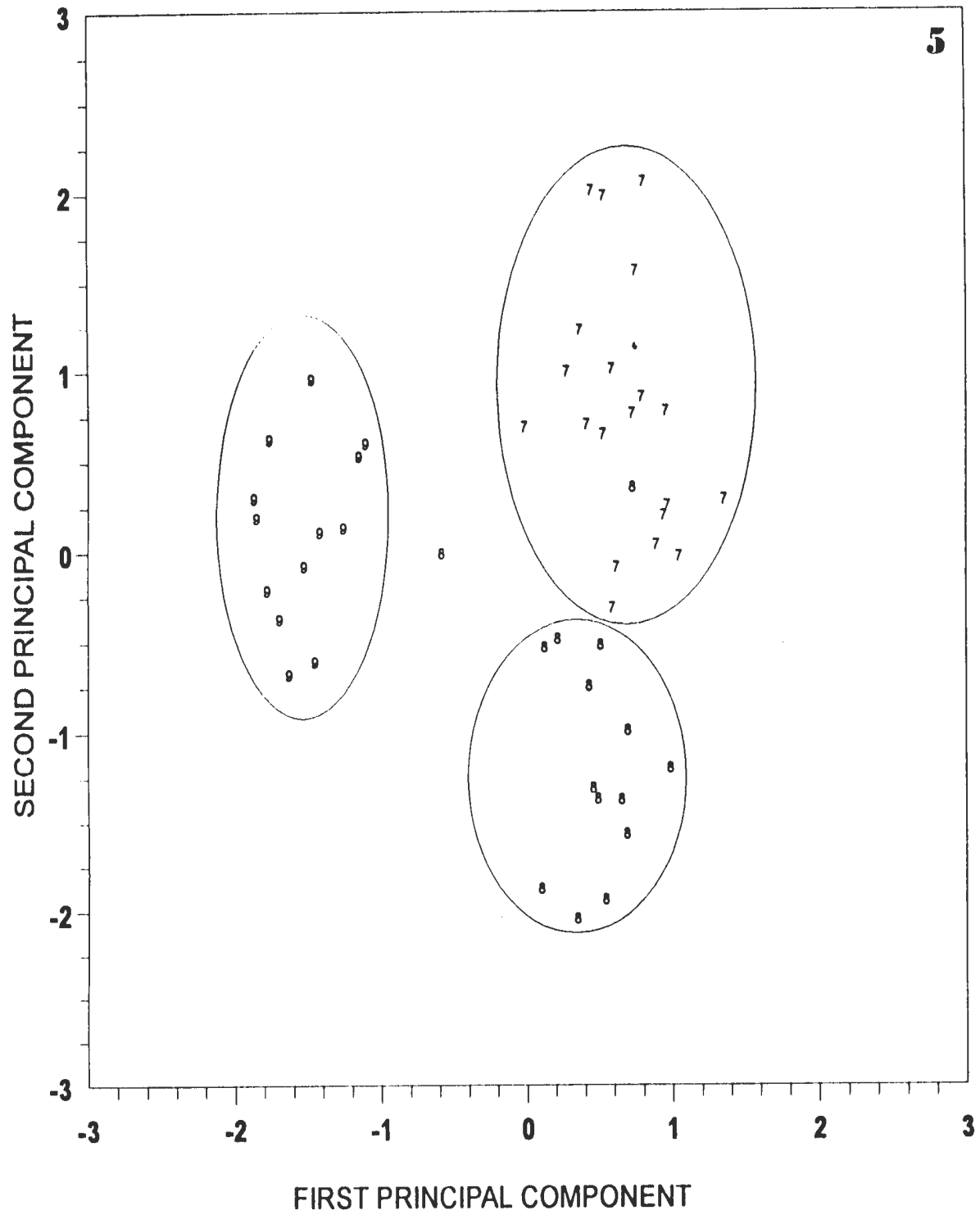
- ☆ Sac KI
- Yaax KI
- ☆ Kitam KI

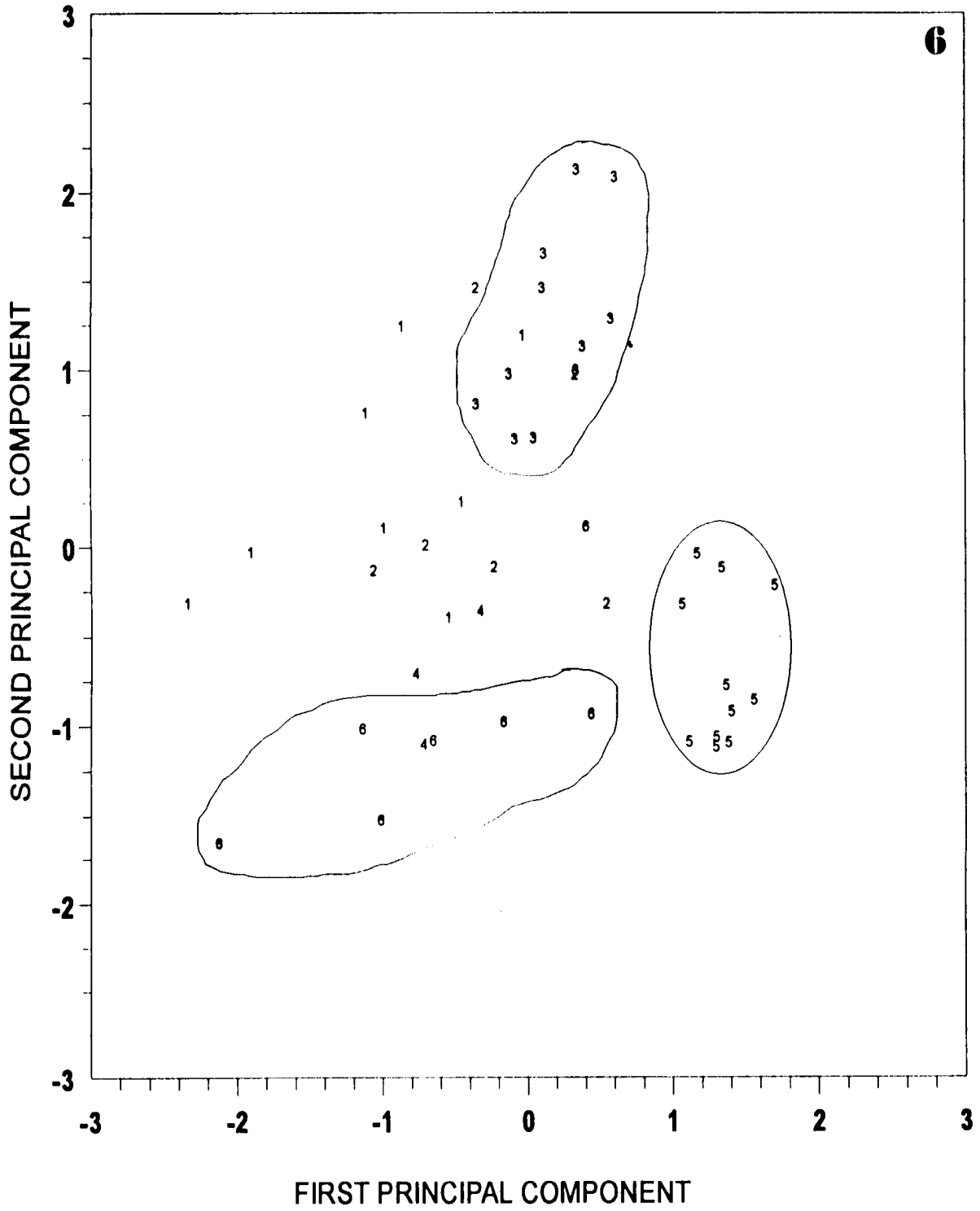
Present henequén fields 

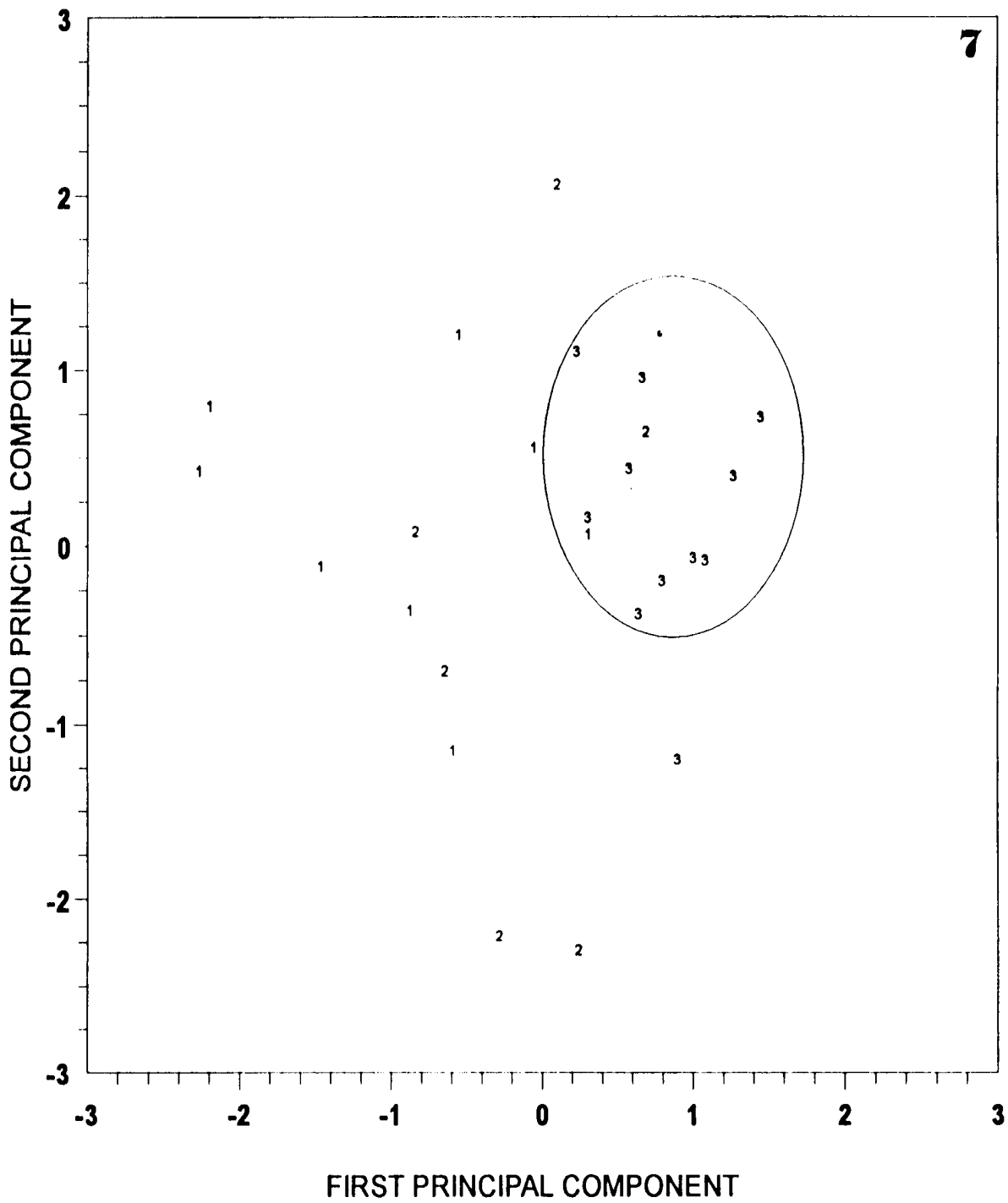


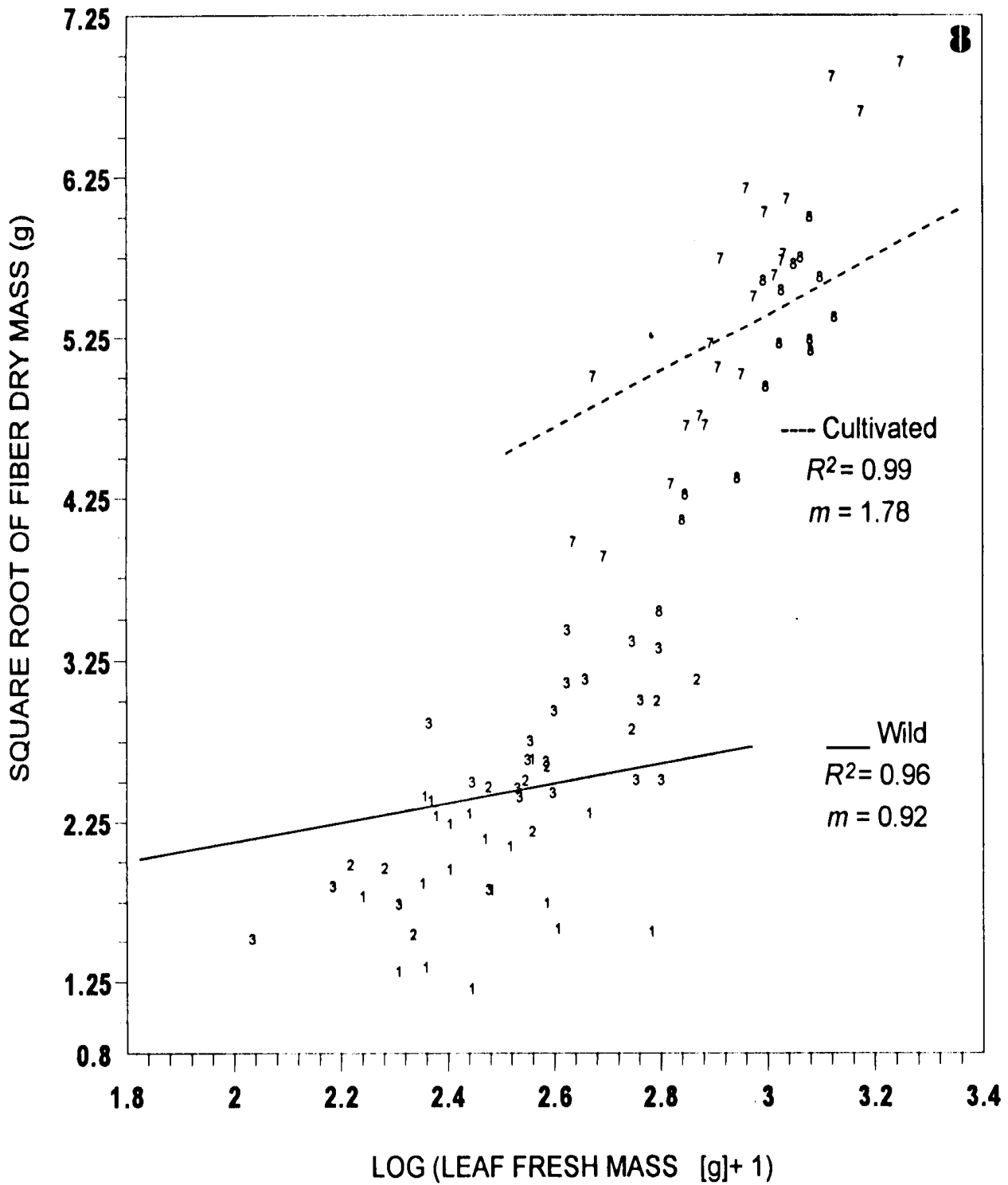


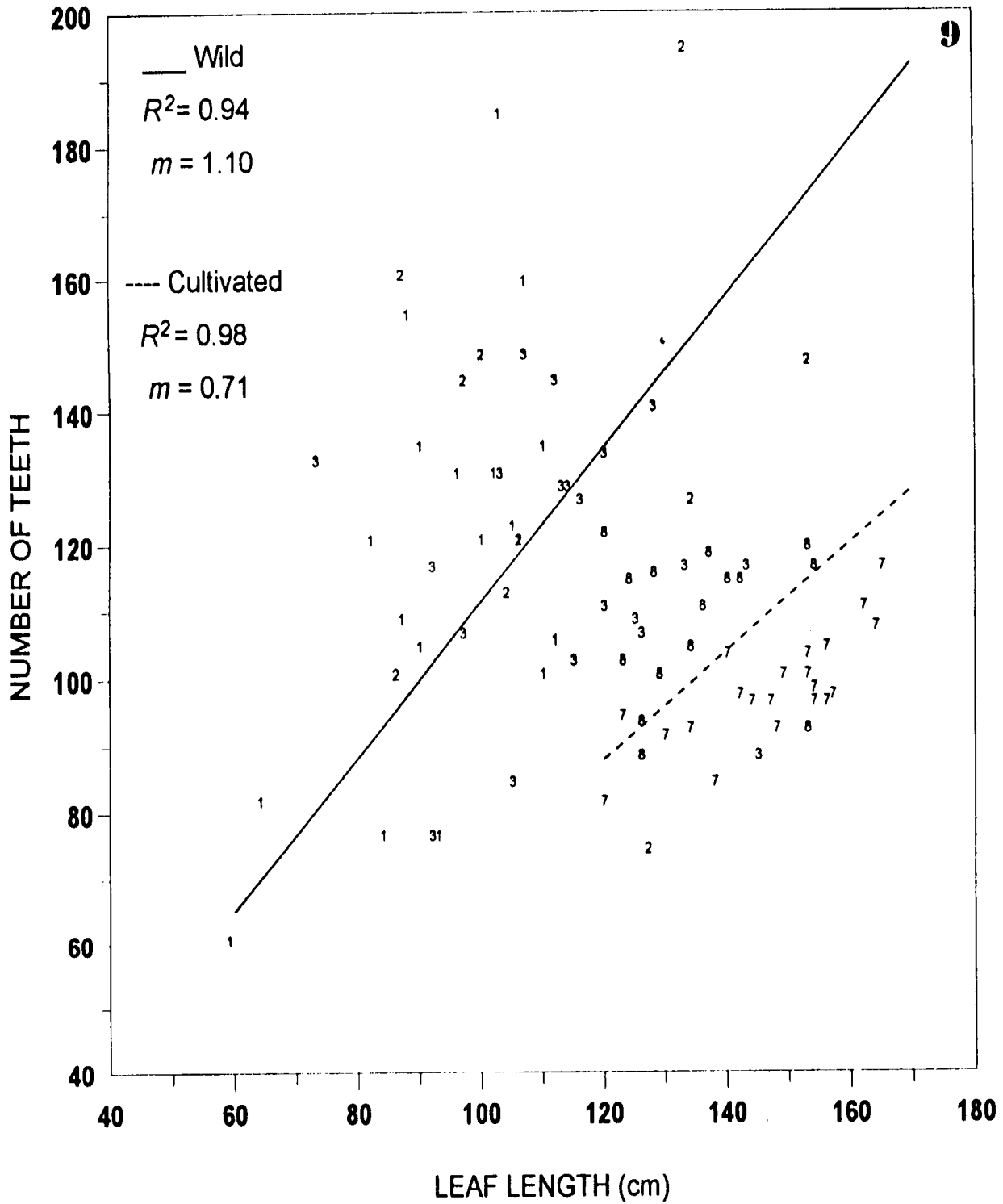












COLUNGA-GARCÍAMARÍN et al.- ORIGEN Y VARIACION GENETICA DE HENEQUEN

ORIGEN Y VARIACION DEL HENEQUEN *Agave fourcroydes* LEM. Y SU ANCESTRO SILVESTRE *A. angustifolia* HAW.: UN CASO EXTREMO DE PERDIDA DE VARIACION GENETICA BAJO SELECCION ARTIFICIAL'

P. Colunga-GarciaMarin^{2,4} J. Coello-Coello², L. E. Eguiarte³ y D. Piñero³.

²Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Apartado Postal 87. Cordemex.

Mérida Yucatán, México 97310.³ Centro de Ecología. UNAM. Apartado Postal 70-275.

Ciudad Universitaria. México, D.F. México 04510.

¹Manuscript received _____ ; revision accepted _____

Este artículo forma parte de la tesis doctoral que el primer autor realiza en el Centro de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Agradecemos la asistencia técnica de Fiogonio May Pat en el mantenimiento de la colección de germoplasma y de Nidia Perez por el entrenamiento técnico al primer autor en electroforesis en almidón. Agradecemos el apoyo financiero de la Comisión Nacional de Biodiversidad (CONABIO), del Jardín Botánico de Nueva York a través de su programa PREBELAC, y de la UACPyP-UNAM a través de su programa PADEP. El primer autor agradece también el apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por su apoyo a través del Programa de Cátedras Patrimoniales de Excelencia para obtener el Doctorado. LEE tuvo financiamiento del Proyecto PAPIIT de la D.G.A.P.A-UNAM No. IN205894. Agradecemos a Robert Bye y Abisai García del Jardín Botánico de la UNAM, la donación de ejemplares de A. angustifolia de los estados de Oaxaca, México y Veracruz para el Jardín Botánico Regional del CICY. Al primero agradecemos también su consejo y apoyo durante el desarrollo del proyecto. Apreciamos los comentarios y sugerencias de _____ a una versión previa del manuscrito.

⁴ Author for correspondence (e-mail: pcolunga@servidor.unam.mx).

El henequén es una planta cultivada por su fibra que, de acuerdo a las evidencias disponibles, fue domesticada por los mayas en la Península de Yucatán en épocas prehispánicas. Su origen se ha planteado a partir de *Agave angustifolia* Haw. (sensu Gentry, 1982), la única especie silvestre de *Agave* en el área (Colunga-GarcíaMarín and May-Pat, 1993). *Agave angustifolia* es la especie de este género que tiene la distribución más amplia. Se le encuentra desde Sonora a Costa Rica por el Pacífico y desde ahí a Tamaulipas por el Atlántico, en alturas que van desde el nivel del mar hasta los 1 500 ni (Gentry, 1982). En la Península de Yucatán, esta especie presenta un rango de variación morfológica asociado a su distribución geográfica reportado ya por Orellana *et al* (1985), y que abarca desde ejemplares muy pequeños encontrados en la zona de Dunas costeras, intermedios en la Selva baja y de mayor altura en la Selva mediana.

En trabajos anteriores se ha abordado la investigación etnobotánica de la diversidad pasada y presente, tanto del henequén como de su supuesto ancestro silvestre (Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1993), así como el estudio de su variación morfológica en condiciones naturales de crecimiento (Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera, y May-Pat, 1996) y en condiciones homogéneas (Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, sometido). Los primeros registros sobre la variación del henequén proceden de los manuales agronómicos de fines del siglo pasado y principios de éste. En ellos se reportan siete variedades de henequén y el cultivo experimental del silvestre. De estas variedades, actualmente solo es posible encontrar tres: *Sac Ki* (*Sk*), *Yaax Ki* (*Yk*) y una variedad a la que hemos llamado *Kitam Ki* (*Kk*). *Sk* es la variante de uso preferido para

cordelería. Desde fines del siglo pasado existía la consigna entre los grandes productores de eliminar las otras variantes en favor de ésta. Yk y Kk solo pueden encontrarse en poblaciones muy pequeñas y cultivadas principalmente con fines artesanales, ya que tienen una fibra suave. Kk es una variante poco conocida entre los agricultores y, aunque se le encuentra exclusivamente de forma cultivada, muchos la confunden con el silvestre. La variante cultivada Sk corresponde claramente a la diagnosis de *A. fourcroydes* Lem. de Gentry (1982). Hacen falta descripciones taxonómicas válidas y completas de Yk y Kk, por lo que solo nos referiremos a ellas por sus nombres hortícolas mayas. En cuanto al ancestro silvestre, *A. angustifolia*, se encontraron tres variantes, correspondientes a las poblaciones que crecen en las Dunas costeras (D), la Selva baja caducifolia (DF), y la Selva mediana subcaducifolia (SF). De estas, probablemente pueda hablarse de dos ecotipos: uno que incluye las poblaciones de D y DF y otro que incluye las poblaciones de SF, en vista de que bajo condiciones homogéneas de crecimiento no se encontraron diferencias entre las poblaciones de D y las de DF. Dentro de las poblaciones de SF, los artesanos que trabajan la fibra de las poblaciones silvestres, reconocen a su vez tres variantes según su calidad de fibra. En orden de mejor a menor calidad: Chelem blanco (CHW), Chelem verde (CHG), y Chelem amarillo (CHY).

El trabajo que aquí se presenta, utiliza la evidencia isoenzimática para estimar los niveles de variación genética y las relaciones filogenéticas del germoplasma de henequén aún disponible en la Península de Yucatán y las poblaciones de *A. angustifolia* que crecen en ella. Por otra parte, se comparan los resultados obtenidos con

los que arroja la evidencia morfológica, y se discute el efecto de analizar de forma conjunta la evidencia isoenzimática y la evidencia morfológica. Los resultados se discuten en el contexto de los antecedentes obtenidos en los trabajos anteriores y en términos de las posibilidades de diseñar una estrategia de conservación de este germoplasma.

METODOLOGIA

Procedencia del material -- Se analizaron tres tipos de material: (1) 146 individuos pertenecientes a las seis variantes de *A. angustifolia* y las tres de henequén encontradas en la península. Para ello se utilizaron hijuelos nacidos de rizoma de las plantas que fueron establecidas entre 1985 -1987 en el JBR bajo condiciones homogéneas de crecimiento y cuya variación morfológica fue ya analizada (Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, sometido), (2) 54 individuos nacidos de semillas de la variante de henequén más abundante: el SK. Las semillas fueron colectadas en campo procedentes de cuatro madres, germinadas y crecidas en laboratorio y las plántulas posteriormente establecidas en el JBR, (3) se analizaron además siete ejemplares silvestres de *A. angustifolia* procedentes de los estados de Veracruz (tres individuos), Oaxaca (tres individuos) y México (dos individuos), todos pertenecientes a diferentes localidades. Los ejemplares fueron aclimatados previamente en el JBR. La procedencia de las plantas madres de todo este material se presenta en la Fig. 1. Para el material de

la Península de Yucatán, se presenta en el Cuadro 1 el número de poblaciones analizadas de cada variante y el número de individuos por población considerados.

Colecta de muestras y electroforesis -- Todo el material utilizado procedió de plantas que tenían aproximadamente dos años de edad en el momento en que se tomaron las muestras. El tejido empleado fue el de la hoja de más reciente desprendimiento del cogollo. A esta hoja se le eliminó la espina terminal y se tomaron 100 mg del tejido adyacente, los cuales fueron macerados con 100 microlitos del buffer de extracción que Soltis et al (1983) diseñaron para helechos. El macerado se adsorbió en wicks de papel filtro y estos fueron guardados a -10° C por 24 horas, cuando fueron insertados en geles de almidón al 12% con 3% de sacarosa (Sigma Chemical Co., St. Louis. MO). Se utilizó la técnica de electroforesis horizontal en geles de almidón descrita por Wendel y Weeden (1989).

Las enzimas para las que se obtuvieron resultados consistentes fueron: Malato Deshidrogenasa (MDH) (E.C. 1.1.1.37) con nueve bandas, Fosfatasa Acida (ACP) (E.C. 3.1.3.2) con 14 bandas y Peroxidasa catódica (PRX) (E.C. 1.11.1.7) con cuatro bandas. Los sistemas de corrida fueron: para la MDH, el Sistema D (pH 6.5) diseñado por Stuber et al (1988) para maiz, para la ACP y la PRX catódica, el Sistema A (pH 5.0) diseñado también por Stuber et al (1988) para maiz. Los protocolos para el revelado de las enzimas fueron: para la MDH el de Stuber et al (1988), para ACP y PRX los de Wendel y Weeden (1989) con ligeras modificaciones.

Los resultados obtenidos fueron interpretados como fenotipos isoenzimáticos (Piñero, 1982; Piñero y Eguiarte, 1988), pues las especies estudiadas son poliploides

(Castorena-Sánchez, Escobedo y Quiroz, 1991) y la interpretación genética de los patrones de bandeo no es posible, ya que la segregación es compleja.

Análisis de los datos -- Para analizar los niveles de variación genética, se obtuvieron los Índices de Diversidad de Shannon-Weaver (H') a partir de los fenotipos isoenzimáticos presentes en cada una de las variantes estudiadas, para el conjunto de las variantes silvestres y para el de las cultivadas. Esto permitió partir la variación total a diferentes niveles usando un procedimiento F_{st} , en donde, para una cierta comparación $F_{st} = H_t - H_s / H_t$, en donde H_t es la variación total a un nivel superior y H_s , el promedio de la variación a niveles inferiores (Wright, 1978). Los valores de F_{st} van de 0, si la variación es similar dentro de las unidades del nivel inferior, a 1, si cada unidad dentro de los niveles inferiores tiene una variación genética completamente diferente. El uso del Índice de Diversidad de Shannon-Weaver como estimador de la diversidad genética ha sido discutido por van Hintum y Elings (1991), quienes encontraron un alto coeficiente de correlación (más de 0.98) entre el Índice de Gregorius (S_T , el cual es una modificación del Índice de Diversidad Genética de Nei) y el Índice de Diversidad de Shannon-Weaver. Esta alta correlación la encontraron ya sea calculando S_T a partir de fenotipos electroforéticos de la glutenina o a partir de una interpretación genética del bandeo electroforético de esta proteína de reserva en el trigo. Dado que la ecuación original de Shannon y Weaver (1949) es una estimación sesgada de H' , el valor esperado de H' ($E(H')$) se obtuvo de acuerdo a la serie desarrollada por Hutcheson (1970) (citado por Poole, 1974), usando únicamente los primeros dos términos de la ecuación. Siguiendo a este mismo autor, se obtuvo la varianza y el error estándar de

$E(H')$ (usando también solo los primeros dos términos de su ecuación), y se elaboraron las pruebas de t para comparar la diversidad de algunas de las variantes.

Con el fin de analizar gráficamente la similitud en la variación genética de las variantes, se realizó un análisis de conglomerados jerárquicos con la técnica de UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic averages) (Sokal y Michener, 1958) utilizando el procedimiento CLUSTER del Statistical Analysis System Release 6.04 (SAS, 1988). Este análisis se realizó a partir de una matriz de ausencia y presencia de cada una de las 27 bandas encontradas, para todos los individuos estudiados.

Para analizar las relaciones filogenéticas entre las variantes estudiadas, se realizaron tres tipos de análisis usando parsimonia: uno con los datos isoenzimáticos, otro con los datos morfológicos y otro conjugando ambos datos, siguiendo las ideas de Donoghue y Sanderson (1992). Los análisis se hicieron con el programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony versión 3.1.1; Swofford, 1993), a partir de la matriz del Apéndice 1. La codificación para esta matriz se hizo de la siguiente manera: la de los datos isoenzimáticos, a partir de la frecuencia de cada banda (Apéndice 2). La de los 55 datos morfológicos cuantitativos considerados, a partir de tres análisis de varianza (ANOVA) para diseños desbalanceados usando el método de mínimos cuadrados para ajustar modelos lineales generales, utilizando el procedimiento GLM de SAS 6.04 (SAS, 1988). Los datos utilizados para estos análisis son aquellos cuyas medias se presentaron en el Cuadro 2 de Colunga-GarcíaMarín y May-Pat (sometido). En el primer análisis se probaron las diferencias entre todas las variantes estudiadas, para los 21 caracteres vegetativos de los cuales se tenían datos para todas ellas. En el

segundo análisis, se probaron diferencias entre las 6 variantes silvestres y la variante cultivada Sk, para los 17 caracteres de flor e inflorescencia de los cuales se tenían datos. En el tercer análisis se probaron las diferencias entre las 6 variantes silvestres para las cuales se tenían datos de los 17 caracteres de fruto. Las diferencias entre medias se analizaron con el método de Tukey-Kramer (SAS, 1988). El nivel de significancia se ajustó de acuerdo al número de comparaciones simultáneas que se hizo en cada análisis de varianza, usando la desigualdad de Bonferroni (Miller, 1981). Cuando se analizaron 21 caracteres $\alpha = 0.05/2.1$, cuando se analizaron 17 caracteres $\alpha = 0.05/17$. Antes de iniciar los análisis se probó normalidad en la distribución de los residuales de las variables y éstas se transformaron como se describió en Colunga-GarcíaMarín y May-Pat (sometido). Para efectos de la codificación, se consideraron estadios distintos de los caracteres a aquellas medias que resultaron significativamente diferentes. Los caracteres considerados y sus estadios, se presentan en el Apéndice 3. Además de estos 55 caracteres cuantitativos, se añadieron otros 11 caracteres cualitativos los cuales también se presentan en el Apéndice 3. De los 66 caracteres morfológicos, 44 se declararon como ordenados (Apéndice 3), suponiendo, a partir de los resultados obtenidos en Colunga-GarcíaMarín, Estrada-Loera y May-Pat (1996) y Colunga-GarcíaMarín y May-Pat (sometido), que el estadio cero es el ancestral.

RESULTADOS

Niveles de variación genética -- De acuerdo al Índice de Diversidad de Shannon-Weaver, la variación genética de las variantes se encuentra en un rango muy amplio (de 0 a 3.0561, Cuadro 1), siendo el valor más bajo el de las variantes de henequén y el más alto el de la especie silvestre, cuando se toman en conjunto todas sus poblaciones.

Entre los individuos de cada una de las variantes de henequén, no se encontró ninguna banda diferente, por lo tanto tiene una $E(H') = 0$ (Cuadro 1). En contraste, y de acuerdo a las pruebas pareadas de t, los individuos derivados de las semillas de cuatro madres de Sk tienen un nivel de variación tan alto como el de las poblaciones de D (Cuadro 1).

Dentro de las variedades de *A. angustifolia*, la variación más baja se encontró dentro del CHW, el cual es considerado la variante silvestre más semejante al Sk. De acuerdo a la prueba pareada de t (Cuadro 1), la variedad de DF tiene un nivel de variación menor que el de D, mientras que SF tiene niveles similares al de D y al de DF.

La partición de los niveles de variación genética usando el Índice F_{st} nos muestra que al no haber diversidad genética dentro de cada una de las variedades de henequén, F_{st} es 1, significando esto que toda la variación genética está entre las poblaciones. Por otra parte, la F_{st} para las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* (excluyendo a las variantes Chelem) es 0.39, significando esto que la mayoría de la variación genética se encuentra dentro de las poblaciones (6196), aún cuando hay una cantidad significativa de variación entre poblaciones (39%). La partición de la variación genética total entre silvestres y cultivadas es demasiado obvia. Prácticamente toda la variación se encuentra

dentro de las silvestres. De 38 fenotipos isoenzimáticos encontrados en todas las plantas estudiadas, solo 3 de ellos se encuentran en las cultivadas, mientras que 37 se encuentran en las poblaciones silvestres. Solo hay un fenotipo en las cultivadas- el del Kk - que no se encuentra en las silvestres.

Análisis de similitud de la variación genética -- En la Fig. 2, que nos muestra el resultado del UPGMA, podemos apreciar un resultado muy interesante. El fenotipo isoenzimático de la variante Sk (la variante más ampliamente cultivada) es idéntico al de un individuo de D y a otro de SF. El segundo cultivar más ampliamente cultivado, Yk, se encuentra cerca del grupo de los Sk y su fenotipo es idéntico a un individuo de CHG, justamente la variante que los artesanos consideran como la más semejante a Yk. Por otra parte, la otra variedad de henequén, el Kk, está lejos del grupo formado por Sk y Yk, y cerca de un individuo de A. angustifolia del estado de Veracruz y otro del estado de Oaxaca. Esto se debe al hecho de que para la MDH casi todos los individuos analizados son idénticos, con la excepción de dos de Veracruz (VER 1 y 3), dos de Oaxaca (OAX 1 y 2) y todos los Kk, los cuales comparten otro patrón de MDH.

En cuanto a los fenotipos de los individuos de Sk nacidos de semilla, podemos apreciar en la Fig. 2 que 13 de ellos tienen el fenotipo de Sk (13154), 4 tienen un fenotipo que se encuentra en D y en los CHG y los CHW, 3 individuos tienen un fenotipo que se encuentra en CHY y el resto de las plantas derivadas de semilla tiene nuevos fenotipos recombinantes. Es importante notar que ninguna planta presentó un fenotipo isoenzimático de los encontrados en DF.

Por otra parte, podemos observar que fenotipos individuales de las tres variantes silvestres de *A. angustifolia* pueden encontrarse de forma esparcida en todo el árbol, sin formar conglomerados claros.

Relaciones filogenéticas: evidencia isoenzimática -- El análisis de parsimonia con una búsqueda exhaustiva, nos dió como resultado tres árboles igualmente parsimoniosos. Uno de estos tres árboles, y el árbol consenso pueden observarse en la Fig. 3 a y b. La mayoría de las ramas tienen relativamente un buen soporte, como se ve del análisis con 1 000 remuestreos (Bootstrap) (Fig. 3b). Los resultados obtenidos muestran dos grupos claramente definidos. Por un lado los tres presuntos ecotipos silvestres, y por otro las variantes cultivadas agrupadas con el CHW, que es justamente la variante considerada por los campesinos como la más semejante a las cultivadas. Las otras dos variedades de Chelem (CHG y CHY) se encuentran de forma intermedia, tal y como se esperaría si tuvieran un origen híbrido. Si observamos el grupo de las variantes silvestres, podemos ver que las poblaciones de DF están a 8 pasos de las poblaciones de D y a 10 pasos de las de SF, mientras que las poblaciones de D y las de SF se encuentran a 12 pasos unas de otras. Esto nos sugiere que las poblaciones de DF son genéticamente intermedias entre las de D y las de SF. Si observarnos ahora el grupo de las cultivadas, vemos que están muy cercanas unas de otras, siendo SK y YK casi idénticas, y además las más cercanas genéticamente a las poblaciones silvestres (SK a 8 pasos de CHG y YK a 8 pasos). Kk es ligeramente diferente). Estos resultados nos indican (1) que el grupo de las cultivadas es un grupo genéticamente diferenciado de las silvestres a nivel poblacional, (2) que están tan cercanas entre ellas como lo están las

silvestres entre si, (3) que el grupo de Sk y Yk se encuentra en un linaje distinto al del Kk y el CHB. Como vemos en la Fig. 3b, el árbol consenso nos indica que solo hay discrepancias en cuanto a la posición de SK dentro del grupo de las cultivadas, aunque esta discrepancia es solo de un paso.

Con el fin de examinar la relación filogenética de los individuos de Sk nacidos de semilla con todas las variantes estudiadas, se realizó otro análisis incluyendo a esta población. La búsqueda exhaustiva del árbol más parsimonioso resultó en tres árboles idénticos a los del análisis anterior, pero agrupando a la población de semillas junto con la de SF. El árbol consenso también dió una topología idéntica a la anterior agrupando a la población de semilla con la de SF (no se muestran las figuras).

Para explorar la hipótesis nula de un origen de las variantes cultivadas fuera de la Península de Yucatán, hicimos un análisis de parsimonia con la técnica de Branch and Bound incluyendo individuos de *A. angustifolia* que crecen fuera de la Península de Yucatán (Fig. 4). Este análisis debe verse como preliminar, puesto que los lugares de muestreo y el tamaño de la muestra son muy pequeños, y probablemente sesgados. Este análisis nos dió como resultado un solo árbol más parsimonioso, en el que los tres individuos de *A. angustifolia* de Veracruz se ve que son muy diferentes, formando un grupo con los tres individuos de Oaxaca, ambos en la base del árbol. El resto de las relaciones permanecen sin cambio, con la excepción de los dos individuos de *A. angustifolia* del estado de México, que aparecen como un taxa hermano de CHW, en la rama de los henequenes.

Es importante destacar que aún cuando KK presenta un fenotipo de la MDH que no se encuentra en ningún individuo de la Península de Yucatán y sí en dos individuos de Veracruz y dos de Oaxaca, no se agrupa con estas poblaciones y sí con las otras cultivadas SK y YK. El agrupamiento de la población del estado de México con el CHW puede explicarse por el hecho de que sus individuos tienen una MDH igual a la de todos los individuos de la Península. Esto nos indica que dado que *A. angustifolia* es una especie de muy amplia distribución, existen dentro de su rango de distribución poblaciones semejantes a algunas que crecen en la Península de Yucatán, sin embargo, repetimos, este resultado puede deberse al reducido tamaño de muestra, considerando especialmente los altos niveles de variación genética encontrados en las poblaciones silvestres de *A. angustifolia*.

Relaciones filogenéticas: evidencia morfológica -- El análisis de parsimonia de estos datos dió como resultado un solo árbol más parsimoniosos (Fig. 5). Este árbol es completamente diferente al árbol genético, e indica que en su morfología externa, las variantes cultivadas Sk y Yk son más similares a la variante de SF, mientras que los *Chelém* y Kk son intermedios entre las variantes DF y D. Por otra parte, tenemos que este análisis no es muy robusto, puesto que en un análisis de 100 remuestreos (Bootstrap), el único grupo con un soporte de más del 50% es el de los cultivados SK y YK, lo cual es consistente con los resultados obtenidos con el análisis morfométrico Colunga-GarcíaMarín and May-Pat, sometido).

Relaciones filogenéticas: evidencia conjunta -- Con el fin de resolver las relaciones entre las variantes estudiadas, se realizó un análisis conjunto de la evidencia

morfológica e isoenzimática. Una búsqueda exhaustiva nos da un solo árbol más parsimonioso (Fig. 6), en el cual se mantiene la topología general del árbol isoenzimático, a pesar de la diferencia en el número de caracteres, pero de forma consistente con el mayor soporte que tienen la mayoría de las ramas en el análisis de remuestreo (bootstrap) con la evidencia isoenzimática. Los valores más bajos en el bootstrap de este análisis son de esperarse, dadas las diferencias entre ambos conjuntos de datos. Dos son las diferencias entre este árbol y el obtenido únicamente con la evidencia isoenzimática: el agrupamiento de la variante de DF con la de SF y la del CHW con el grupo de Sk y Yk, lo cual responde con su parecido morfológico.

En la Fig. 7 podemos observar el árbol consenso de dos árboles: el obtenido solo con datos morfológicos y uno de los tres más parsimoniosos obtenidos con datos de isoenzimas. Como puede verse, el uso de esta estrategia de análisis da como resultado un árbol sin sentido y una pérdida total de información.

DISCUSION

Variación genética en el henequén -- Todas las variantes de *A. angustifolia* silvestre tienen niveles relativamente altos de variación genética. En un contraste sorprendente, las tres variantes de henequén tienen una muy pequeña fracción de la variación genética total encontrada en el complejo, y no tienen una variación detectable ni dentro, ni entre variedades. Estos resultados coinciden con lo sugerido por los coeficientes de variación de los caracteres morfológicos analizados en

Colunga-GarciaMarin y May-Pat (sometido). Un resultado similar de correlación positiva entre índices de diversidad genética y coeficientes de variación de características morfológicas, fue encontrado por van Hintum y Elings (1991).

La falta de variación genética dentro de cada variedad de henequén es nuestro hallazgo principal. Este resultado, aunque sorprendente, podía ser esperado a partir de nuestros análisis etnobotánicos (Colunga-GarciaMarin y May-Pat, 1993) y morfológicos (Colunga-GarciaMarin, Estrada-Loera y May-Pat, 1996; Colunga-GarciaMarin y May-Pat, sometido), los cuales sugirieron una drástica erosión genética de la diversidad generada y mantenida por los mayas en el periodo prehispánico. Esta erosión genética es una consecuencia de las estrategias agronómicas seguidas en las grandes plantaciones capitalistas, que con fines cordeleros, se desarrollaron a principios de este siglo.

La reducción de la diversidad genética en henequén, ha sido llevada al extremo por el favorecimiento de una sola variante a través de métodos de propagación clonal. Esta reducción genética no ha podido compensarse con otras fuerzas tales como la introgresión a partir de parientes silvestres, la hibridación con variedades cercanas y el entrecruzamiento dentro de una misma variedad, fuerzas que suelen favorecerse dentro de la agricultura tradicional (Colunga-GarciaMarin et al 1986, Zizumbo-Villarreal et al 1988), y que se ha demostrado que existen para otras especies como frijol (Escalante et al 1994), maíz, calabaza y jitomate (ver las revisiones de Doebly, 1989 y Doebly, 1992), pero que no se favorecen actualmente en el cultivo del henequén. La única fuente adicional de variación genética bajo estas condiciones, tendría que ser la de las

mutaciones somáticas. Sin embargo, es muy probable que dados los estrechos criterios de selección actual, estas mutaciones sean eliminadas cuando aparecen.

La severa pérdida de variación genética en el henequén es, hasta donde sabemos, la más dramática reportada en la literatura. Reducciones drásticas de la variación genética en cultivares es cornurn, como se ve en la revisión de Doebly (1989), pero en ningún caso reportado, la reducción dentro y entre variedades cultivadas ha sido tan severa en comparación con el ancestro silvestre. Los resultados con DNA fingerprinting para *Malus*, *Prunus* y *Rubus* fallaron en detectar variación dentro de clones (Nybom et al, 1990). Lo mismo sucedió con esta técnica para plátano, en donde únicamente fue posible encontrar diferencias entre un mutante inducido y su progenitor (Kaemer et al, 1992). Sin embargo, aún cuando en estos cultivos no se encontró variación dentro de los clones que conforman las distintas variedades, se trata de especies cultivadas para las cuales existen muchas variedades. Este no es el caso del henequén, para el cual la erosión genética a nivel de variantes se redujo en este siglo de siete a tres, con dos de las variantes casi extintas. En el estado de Yucatán, es posible que hacia 1915, durante el mayor auge henequenero, hayan habido sembradas hasta 300 000 ha (López y Fuentes, 1984) con prácticamente un solo genotipo de henequén, representado por unos 900 millones de plantas.

La severa reducción genética encontrada, pone en relieve la necesidad de mantener una colección viva de este germoplasma para preservar la diversidad de las variedades cultivadas que aún persisten (aunque ya muy erosionada), así como la de las variedades silvestres usadas por los artesanos. Detectar variación genética dentro de los

clones parece sin embargo difícil, ya que posiblemente el tiempo transcurrido desde que apareció el cuello de botella ha sido demasiado corto para permitir una acumulación detectable de mutaciones somáticas (Slatkin, 1985). La bibliografía disponible en torno a la variación intraespecífica de plantas cultivadas que son propagadas vegetativamente, indica que para detectar diversidad genética dentro de clones es necesario analizar el ADN con técnicas como Polymerase Chain Reaction (PCR) y DNA oligonucleotide fingerprinting, ya que estas técnicas reconocen la diversidad genética a un nivel muy sensitivo. Aún así, como se mencionó antes, estas técnicas han fallado en el caso de manzana y plátano.

Otro aspecto importante para buscar la conservación de la diversidad, es el de fomentar un esquema más amplio de aprovechamientos, y no solo el cordelero, de modo que se propicie la utilización de todas las variantes e incluso que impulse eventualmente el desarrollo de más diversidad genética. Bajo la lógica de la agricultura tradicional del henequén desarrollada por los mayas, el desarrollo de diversas variantes estaba ligado seguramente a su uso integral y a su cultivo dentro de una área geográfica mayor a la actual (Colunga-GarcíaMarín y May-Pat, 1993).

Variación genética en las poblaciones silvestres de *A. angustifolia*. En sorprendente contraste con el henequén, las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* tienen altos niveles de variación genética, dentro y entre variantes, como ha sido demostrado para otras especies de la familia y el género (Eguiarte, datos sin publicar) y como es de esperarse en el caso de perennes de vida larga con entrecruzamiento (Hamrick, Godt y Sherman-Broyles, 1992). Sus fenotipos individuales pueden

encontrarse de forma esparcida en todo el árbol obtenido por UPGMA, sin formar conglomerados claros, como es de esperarse en una población natural con altos niveles de variación genética, alta tasa de entrecruzamiento y una dispersión del polen a grandes distancias, como se ha encontrado en varias Agavaceae (Eguiarte, datos sin publicar). Estos niveles de variación genética ponen de relevancia la importancia de conservar el germoplasma silvestre para una eventual recuperación de la diversidad del cultivado a través de un programa cuidadoso de cruces y retrocruces, las cuales quizás ocurren de vez en cuando en forma natural, pero que el hombre no fomenta, al menos actualmente, debido a la preferencia que tiene por la propagación vegetativa del cultivo.

El hecho de que entre los fenotipos de las semillas de henequén estudiadas, puedan encontrarse fenotipos de las tres clases de *Chelem* y de Dunas y Selva mediana, sugieren que la mayoría de estas semillas, que rara vez se producen, y nunca son usadas para su cultivo (ver Colunga-GarcíaMarín and May-Pat, 1993), son el producto de polinización cruzada con individuos silvestres de *A. angustifolia*. Además, estos datos apuntan claramente al hecho de que las diferentes variantes de *Chelem* puedan tener un origen híbrido entre *A. angustifolia* y *A. fourcroydes*, tal y como es percibido por los artesanos (Colunga-GarcíaMarín and May-Pat, 1993).

Los altos niveles de diversidad encontrados en las poblaciones de *A. angustifolia* sugieren que es necesario hacer un muestreo más cuidadoso para definir los tamaños mínimos de muestreo para tener una buena representación de la diversidad del germoplasma, y para ayudar a definir el área mínima necesaria para mantener la

variación genética y tamaños viables de población, tanto en la zona de Dunas como en la de Selva mediana.

Desafortunadamente, la conservación in situ de *A. angustifolia* en el norte de la Península de Yucatán es muy difícil, tanto por el desarrollo turístico en la zona de Dunas como por la gran presión humana para convertir en áreas de cultivo las pocas zonas de selva remanentes en la Selva baja y la Selva mediana. Consideramos que es muy importante proponer una área de conservación para el mantenimiento in situ del germoplasma silvestre de *A. angustifolia* en la Península. Una medida paralela que es necesario implementar, es la conservación de parte de la variación genética en un banco de semillas.

Relaciones filogenéticas: evidencia isoenzimática. La información morfométrica bajo las condiciones homogéneas del JBR (Colunga-GarcíaMarín and May-Pat. sometido), indican que para *A. angustifolia* solo dos variantes son claramente diferentes: Dunas y Selva mediana. Los datos isoenzimáticos, por otra parte, también indican que estas dos variantes son relativamente más disímiles entre ellas que en relación a la de Selva baja. Esto sugiere la existencia únicamente de dos ecotipos, el de Dunas y el de Selva mediana, con las poblaciones de Selva baja como poblaciones intermedias entre ellos.

En cuanto a las variantes cultivadas, el hecho de que se encuentren más cercanas a las poblaciones silvestres de la Península que a las de fuera, refuerza la hipótesis de su origen en el área maya yucateca. En el caso de *Kitam ki*, hemos excluido la posibilidad de un origen exótico de esta variante, lo cual habíamos sugerido con

anterioridad (Colunga-GarciaMarin and May-Pat. sometido), ya que a pesar de las semejanzas que tiene su fenotipo de MDH cori el de las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* de fuera de la Península, incluidas en el análisis, permanece agrupada con las otras dos variantes cultivadas en Yucatán.

Estos resultados, en concordancia con la información etnobotánica y el análisis de la variación morfológica (Colunga-GarciaMarin, Estrada-Loera and May-Pat. 1996; Colunga-GarciaMarin and May-Pat. sometido), indican dos líneas separadas de domesticación de las variantes de henequén que pueden encontrarse hoy día en Yucatán: la de *Sak ki* y *Yaax ki*, seleccionadas para producir fibras más gruesas y en mayor cantidad, con fines fundamentalmente cordeleros, y la de *Kitam ki*, casi extinta, seleccionada para producir fibras más suaves con fines textiles. En esta línea posiblemente fue incluido el *Chelem* blanco a principios de siglo y posteriormente abandonado su cultivo. Los distintos linajes evolutivos silvestres y domesticados identificados en este trabajo, deberán estar representados en la colección de germoplasma propuesta.

En relación con los *Chelem*, tenemos que estos aparecen intermedios entre los ecotipos silvestres de *A. angustifolia* y las variantes cultivadas. Este hecho, y el análisis de los fenotipos isoenzimáticos de los individuos de *Sac ki* nacidos de semilla, indican la posibilidad de que los *Chelem* sean un producto de este tipo de materiales híbridos. En otras plantas cultivadas de propagación vegetativa como *Opuntia* spp., el cultivo ocasional de material proveniente de semilla ha sido observado en agricultores tradicionales (Colunga-GarciaMarin et al 1986). Según Ladizinsky (1985) y Lester

(1989), cuando ocurre flujo genético entre silvestres y cultivados, este es generalmente más efectivo en la dirección de las poblaciones cultivadas a las poblaciones silvestres. Esto se debe a la naturaleza generalmente recesiva de los caracteres cultivados, los híbridos mostrarán principalmente características silvestres y tendrán por lo tanto una desventaja selectiva en el ambiente humano. Sin embargo, esto no es necesariamente cierto en la agricultura tradicional mesoamericana (Colunga-GarcíaMarín y Zizumbo-Villarreal, 1993), y en el caso del henequén la evidencia etnobotánica indica que las poblaciones híbridas pudieron y pueden aún ser de interés antropocéntrico con fines textiles, y otros usos tradicionales, toda vez que las variedades prehispánicas existentes para estos usos desaparecieron a principios de siglo.

Los resultados obtenidos en esta investigación se ajustan a las predicciones que según Doebley (1989) podemos hacer en un estudio isoenzimático de variación genética, si la forma silvestre estudiada es ancestral al cultivo: (1) el cultivo cae dentro del rango de variación de su supuesto progenitor (los fenotipos de las variantes cultivadas son iguales a algunos individuos silvestres), (2) el cultivo posee un subconjunto de la diversidad alélica encontrada dentro de su progenitor (solo un fenotipo por cultivar), (3) además de que el cultivo tiene menos variación que el progenitor, la variación está distribuida de forma diferente. Para el caso de las cultivadas hay más variación entre variedades que dentro de las variedades, mientras que en el caso de las silvestres es al revés.

Finalmente, tenemos que aún cuando a nivel poblacional sí encontramos una diferenciación genética de las variantes cultivadas de las poblaciones silvestres, a nivel

de fenotipos isoenzimáticos, con los sistemas usados, no se encontraron diferencias entre las variantes *Sac ki* y *Yaax ki*, y los individuos silvestres. Doebly (1992) señala que la base genética de los cambios morfológicos inducidos por la selección humana es un aspecto que ha recibido muy poca atención, pero que la unión de la biología molecular y la genética cuantitativa ofrece a los evolucionistas de cultivos una oportunidad poderosa para investigar el control genético de la evolución morfológica de las especies cultivadas. A través del uso de RFLP's como marcadores para localizar los loci de las características cuantitativas, puede discernirse el número mínimo de genes que controlan una característica y la ubicación cromosómica de estos genes. Hartan (1975) estableció que el número de genes que controlan las diferencias entre la morfología silvestre y la domesticada es a menudo pequeña.

Relaciones filogenéticas: evidencia morfológica. Las diferencias más importantes entre los resultados obtenidos con la evidencia morfológica y los obtenidos con la evidencia isoenzimática son: (1) aún cuando *Kitam ki* es una variante cultivada, que no puede encontrarse en condiciones silvestres, si sólo se analizan sus caracteres morfológicos queda agrupada con los silvestres, por el hecho de que su selección se ha centrado en caracteres silvestres (por ejemplo la suavidad de la fibra), a diferencia de *Sac ki* y *Yaax ki* que han sido seleccionadas para una fibra más gruesa y en mayor cantidad. Sin embargo, si se analizan sus caracteres isoenzimáticos queda agrupada con las otras variantes domesticadas, (2) las variantes de Selva baja y Selva mediana quedan como un grupo intermedio si sólo se ven sus características morfológicas, debido a su mayor talla en relación a Dunas; pero si se analizan sus características

isoenzimáticas, quedan agrupadas con la variante Dunas y son las variantes *Chelem* amarillo, verde y blanco (con un origen posiblemente híbrido) las que quedan como variantes intermedias. Estas diferencias pueden explicarse por lo dicho por Gepts (1995) en el sentido de que los resultados de los marcadores moleculares o bioquímicos y los estudios sobre características morfológicas no siempre están correlacionados. Las discrepancias pueden atribuirse a posibles efectos selectivos más factiblemente asociados con características morfológicas que con marcadores moleculares.

Relaciones filogenéticas: evidencia conjunta -- Donoghue y Sanderson (1992), basándose en argumentos teóricos y en una revisión de trabajos filogenéticos, consideran que en la mayoría de los casos es mejor la combinación de los datos morfológicos y moleculares, que la obtención de resultados por separado. Por otra parte, señalan que Barret et al (1991) han mostrado que los árboles consenso pueden ser incongruentes con los árboles obtenidos en un análisis de los datos en conjunto. Sin embargo, señalan estos autores, existen dos problemas comunes para poder combinar datos moleculares y morfológicos. Por un lado el hecho de que generalmente un conjunto de datos tiene más caracteres (usualmente los moleculares) y se teme que aplasten al conjunto de datos con menos caracteres (usualmente los morfológicos), por lo cual se piensa que es necesario ponderarlos de forma diferencial en un análisis combinado. Por otra parte el hecho de que generalmente en los estudios morfológicos los estados de los caracteres asignados a un taxon terminal están basados en información de muchos organismos, mientras que en los estudios moleculares generalmente están basados en información de unos pocos organismos. En el trabajo

que aquí se presenta fueron incluidos un mayor número de caracteres morfológicos que isoenzimáticos, y los estados de ambos tipos de caracteres están basados en el mismo número de individuos. A pesar de ello, el árbol obtenido al conjugar la evidencia morfológica y la isoenzimática es más parecido al obtenido solo con la evidencia isoenzimática. Posiblemente esto se deba a que existe una mayor correlación entre los caracteres isoenzimáticos que entre los morfológicos. El resultado del consenso de los árboles obtenidos por separado no aporta ninguna información, por lo que con base en los resultados de este estudio, consideramos que es mejor alternativa analizar cada conjunto de datos por separado e interpretarlos de acuerdo a su naturaleza, de esta forma la integración de los resultados puede ser más informativa. En un artículo posterior, usaremos el cladograma obtenido con base en la evidencia isoenzimática para graficar la evolución de los caracteres bajo selección artificial.

Perspectivas -- Dadas las grandes diferencias en variación genética entre las plantas cultivadas y las silvestres, el origen preciso de las plantas cultivadas será difícil, sino imposible de resolver usando isoenzimas, especialmente si tomamos en cuenta los complejos patrones de segregación encontrados en el sistema, debidos posiblemente a la naturaleza poliploide del henequén y algunas de sus variantes silvestres (Castorena-Sánchez, Escobedo y Quiroz, 1991). Se necesitarán más marcadores polimórficos con segregación mendeliana (RFLP's o DNA fingerprinting) para resolverlo; también genes heredados por la vía materna, como microsatélites del cloroplasto, podrán ayudar a resolver el problema.

BIBLIOGRAFIA

Barret, M., Donoghue, M.J. and Sobar, E. 1991. Against consensus. *Systematic Zoology*.

Castorena-Sánchez, I., R.M. Escobado, and A. Quiroz. 1991. New cytotaxonomical determinants recognized in six taxa of *Agave* in the sections *Rigidae* and *Sisa/aneae*. *Canadian Journal of Botany*. 69(6): 1257-1264.

Colunga-GarcíaMarín, P., E. Estrada-Loera and F. May-Pat. 1996. Patterns of morphological variation, diversity, and domestication of wild and cultivated populations of *Agave* in Yucatan, Mexico. *American Journal of Botany* 83(8): 126-140.

-----, E. Hernández-Xolocotzi, y A. Castillo M. 1986. Variación morfológica, manejo agrícola y grados de domesticación de *Opuntia* spp. en el Bajío Guanajuatense. *Agrociencia* 65: 7-49.

-----, and F. May-Pat. 1993. Agave studies in Yucatan, Mexico. I. Past and present germplasm diversity and uses. *Economic Botany* 47: 312-327.

-----, and F. May-Pat. Submitted. Morphological variation of henequen germplasm and its wild ancestor under uniform growth conditions: diversity and domestication. *American Journal of Botany*.

-----, and Zizumbo-Villarreal, D. 1993. Evolución bajo agricultura tradicional y desarrollo sustentable. En: *Cultura y manejo sustentable de los recursos naturales*. CIIH-UNAM. Miguel Ángel Porrúa. México.

- Donoghue, M.J. and M. J. Sanderson. 1992. The suitability of molecular and morphological evidence in reconstructing plant phylogeny. En: Molecular systematics of plants. P.S. Soltis, D.E. Soltis y J. J. Doyle (eds.). Chapman and Hall. New York.
- Doebley, J. 1989. Isozymic evidence and the evolution of crop plants. In: Isozymes in Plant Biology. D.E. Soltis y P.S. Soltis (eds.). Advances in Plant Sciences Series. Volume 4. T.R. Dudley, General Editor. Dioscorides Press. Portland, OR.
- . 1992. Molecular Systematics and Crop Evolution. In: Molecular Systematics of Plants. P. Soltis, D.E. Soltis and J. Doyle (eds.). Chapman and Hall. New York, NY.
- Escalante, A. M., G. Coello, L. E. Eguiarte y D. Pifiero. 1994. Genetic structure and mating systems in wild and cultivated populations of beans Phaseolus coccineus and P. vulgaris (Fabaceae). American Journal of Botany. 81: 1096-1103.
- Gentry, H. S. 1982. Agaves of continental North America. University of Arizona Press, Tucson, Az.
- Gepts, P. 1995. Genetic markers and core collections. In: Core Collections of Plant Genetic Resources. T. Hodgkin, A.H.D. Brown, Th. J.L. van Hintum and E.A.V. Morales (eds.). John Wiley & Sons- IPGRI-Sayce Publishing. UK.
- Harlan, J.R. 1975. Crops and man. Crop Science Society of America, Madison, WI.
- Hamrick, J.L., Godt, M.J.W., and Sherman-Broyles, S.L. 1992. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. New Forest 6: 95-124.

Hutcheson, K. 1970. A test for comparing diversities based on the Shannon Formula.

Journal of Theoretical Biology 29: 151-154.

Kaemer, D., R. Afza, K. Wiesing, G., G. Kahal, and F.J. Novak. 1992. Oligonucleotide and amplification fingerprinting of wild species and cultivars of banana (Musa spp.) Bio/technology. Vol. 10. September.

Ladizinsky, G. 1985. Founder effect in crop-plant evolution. Economic Botany. 39: 191-199.

Lester, R.N. 1989. Evolution under domestication involving disturbance of genetic balance. Euphytica 44:125-132.

López H., R. y A. García de F. 1984. Manual de información básica de la región henequenera de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán. México.

Miller, R. G. Jr. 1981. Simultaneous statistical inference. Springer-Verlag, New York, NY. Nybom, H., S.H. Rogstad and B.A. Schaal. 1990. Genetic variation detected by use of the M13 "DNA fingerprint" probe in Malus, Prunus and Rubus (Rosaceae). Theoretical and Applied Genetics 79: 153-156.

Orellana, R., L. Villers, V. Franco, and L. Ojeda. 1985. Algunos aspectos ecológicos de los Agaves de la Península de Yucatán. In C. Cruz, L. del Castillo, M. Robert and R. N. Ondarza [eds.], Biología y aprovechamiento integral del Henequén y otros Agaves, 39-54. Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. Mérida, Yucatán.

- Piñero, D. 1982. Correlation between enzyme phenotypes and physical environment in California populations of *Avena barbata* and *Avena sativa*. Ph.D. Thesis. University of California, Davis. USA. 151 pp.
- Piñero, D. y L. Eguiarte. 1988. The origin and biosystematic status of *Phaseolus coccineus* spp. polyanthus: electrophoretic evidence. Euphytica 37: 199-203.
- Poole, R. W. 1974. An Introduction to Quantitative Ecology. Mc Graw-Hill Series in Population Biology. New York, NY.
- SAS. 1988. SAS/STAT user's guide, release 6.03 edition. SAS Institute Inc., Cary, NC.
- Slatkin, M. 1985. Somatic mutations as an evolutionary force. In P.J. Greenwood, P.H. Harvey and M. Slatkin, eds. Evolution, Essays in honour of John Maynard Smith, 19-42. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sokal, R.D. and C.D. Michener. 1958. A statistical method for evaluation systematic relationships. University of Kansas Science Bulletin 28: 1409-1438.
- Soltis, D., C. Haufler, D. Darrow, and G. Gastony. 1983. Starch gel electrophoresis of ferns: a compilation of grinding buffers, gel and electrode buffers, and staining schedules. American Fern Journal 73: 9-26.
- Stuber, J. Wendel, M. Goodman, and J. Smith. 1988. Techniques and scoring procedures for starch gel electrophoresis of enzymes from maize (Zea mays L.). Technical Bulletin 286, North Carolina State University, Raleigh.

Swofford, D.L. 1993. PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony, version 3.1.

Computer program distributed by the Illinois Natural History Survey, Champaign,
IL.

van Hintum, Th.J.L. 1995. Hierarchical approaches to the analysis of genetic diversity in

crop plants. In: Core Collections of Plant Genetic Resources. T. Hodgkin, A.H.D.

Brown, Th.J.L. van Hintum and E.A.V. Morales. (eds.). John Wiley & Sons-IPGRI-

Sayce Publishing. UK.

Wendel, J., and N. Weeden. 1989. Visualization and interpretation of plant isozymes. In: D.

Soltis and P. Soltis (eds.). Isozymes in plant biology. Dioscorides Press, Portland.

Wright, S. 1978. Evolution and the genetics of populations. Vol 4. Variability within and

among natural populations. University of Chicago Press, Chicago.

Zizumbo-Villarreal D., E. Hernández-Xolocotzi and H. Cuanalo de la C. 1988.

Estrategias agrícolas tradicionales para el aprovechamiento del agua de lluvia

durante el temporal: el caso de Yuriria, Guanajuato, Méx. Agrociencia 71:

315-340.

CUADRO 1. Número de poblaciones e individuos por población analizados por variante. Número de fenotipos isoenzimáticos encontrados por individuo e Índices de Diversidad de Shannon-Weaver E(H') calculados según Hutcheson (1970)ts.e. Resultados de las pruebas de t (de acuerdo a Hutcheson. 1970) para la comparación de algunas variantes.

VARIANTE	No. POBLACIONES	No. INDIVIDUOS/ POBLACION	No. TOTAL DE FENOTIPOS/ No. TOTAL DE INDIVIDUOS	E(H)±s.e
A. angustifolie (todas las silvestres)	11		37 / 70	3.0561 ± 0.1160
Dunas costeras (D)	5	3, 5, 3, 4, 4	14/19	2.1646 ± 0.1858 ^{2,3}
Selva baja (DF,	2	2, 8	6 / 10	1.4981 ± 0.1808 ³
Selva mediana (SF)	3	1, 5, 12	12 / 18	1.9686 ± 0.2082
Chelem blanco (CHW)	1	10	2 / 10	0.2751 ± 0.2201
Chelem amando (CHY)	1	5	4 / 5	1.0321 ± 0.2882
Chelem verde (CHG)	1	8	6 / 8	1.4204 ± 0.2325
Henequén (todas las cultivadas)	6		3 / 76	0.1578 ± 0.0976
Sak ki (Sk)	5	5, 5, 5, 5, 7	1 / 27	cero
Yaax ki (Yk)	5	7, 7, 2, 4, 5	1 / 25	cero
Kitnm ki (Kk)	3	2, 7, 15	1 / 24	cero
Sac ki de semilla (Sks)	2	5, 49	19 / 54	2.17 ± 0.184 4

1 significativamente mayor ($p < 0.0001$) a la diversidad del henequen

2 significativamente mayor ($p < 0.02$) a la diversidad de DF

3 No significativamente diferente ($p > 0.05$) a la diversidad de SF

4 No significativamente diferente ($p > 0.05$) a la diversidad de D

APENDICE 1.

Matriz de estadios de los caracteres por variante. Los primeros 27 caracteres corresponden a la frecuencia en que se encontraron las bandas isoenzimáticas de acuerdo a los datos del Apéndice 2. ACP = fosfatasa ácida, MDH = malato deshidrogenasa y PRX = peroxidasa catódica. Estadio 0= frecuencia 0; 1= frecuencia 0.1 a 0.25; 2= frecuencia 0.26 a-0.50; 3= frecuencia 0.51 a 0.75; 4= frecuencia 0.76-1.00. Los otros 66 caracteres y sus estadios corresponden a los caracteres morfológicos que se describen en el Apéndice 3.

	ACP-1	ACP-2	ACP-3	ACP-4	ACP-5	ACP-6	ACP-7	ACP-8	ACP-9	ACP-10	ACP-11	ACP-12	ACP-13
Dunas (D)	1	0	1	2	2	4	2	4	2	4	1	3	1
Selva baja (DF)	0	0	0	2	1	4	2	4	1	4	0	4	0
Selva mediana (SF)	0	1	0	2	1	3	2	4	2	4	2	4	1
Chelem amarillo (CHY)	0	1	0	2	0	4	0	4	0	4	0	4	0
Chelem blanco (CHW)	0	0	0	0	4	1	4	1	4	1	0	0	0
Chelem verde (CHG)	0	0	0	0	1	4	2	2	2	4	0	3	0
Sak ki (Sk)	0	0	0	0	0	4	0	4	0	4	0	4	0
Yaax ki (Yk)	0	0	0	0	0	4	0	4	0	4	0	4	0
Kitam ki (Kk)	0	0	4	4	0	4	0	4	0	4	0	0	0
Sac ki semilla (Sks)	0	0	0	0		3	1	4	1	4	1	4	1
Veracruz (VER)	0	0	2	0	3	2	3	2	3	2	3	0	3
Oaxaca (OAX)	0	0	0	0	0	2	0	3	2	4	2	4	0
Edo. de México (MEX)	0	0	2	0	4	0	4	0	4	0	4	0	2

Continúa Apéndice 1.

	N51	N52	N53	N54	N55	C 1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11
Dunas (D)	0	0	0	0	0	2	0	0	1	1 0 and 1	1	1	0 0 and 1		0	0
Selva baja (DF)	0	0	1	0	0	1	0	0	2	1	1	1	0	0	0	1
Selva mediana (SF)	0	1	1	0	0	0	0	0	2	1	1	1	0	1 0 and 1	0 and 1	0 and 1
Chelem amarillo (CHY)	0	1	0	0	0	1	0	0	2 0 and 1	0 and 1	1	1	0	0	1	0
Chelem blanco (CHW)	0	0	1	0	0	1	0	0	2	1	1	1	1	0 1 and 2	1	1
Chelem verde (CHG)	0	0	0	0	0	1	0	0	2	1	1	1	0 0 and 1	1 0 and 1	1 0 and 1	1
Sak ki (Sk)		3	1	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1	2	2	1
Yaax ki (Yk)		2	1	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1		2	1
Kitam ki (Kk)		0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1	1 and 2	1 and 2	2

APENDICE 2.

Frecuencia en la que se encontraron las distintas bandas isoenzimáticas en cada variante estudiada. ACP = fosfatasa ácida, MDH = malato deshidrogenasa, PRX = peroxidasa catódica.

	ACP-1	ACP-2	ACP-3	ACP-4	ACP-5	ACP-6	ACP-7	ACP-8	ACP-9	ACP-10	ACP-11	ACP-12	ACP-13	ACP-14
Dunas (D)	0.11	0	0.16	0.42	0.37	0.89	0.37	0.89	0.37	0.89	0.21	0.58	0.21	0.32
Selva baja (DF)	0	0	0	0.4	0.2	1	0.4	1	0.2	1	0	1	0	0.5
Selva mediana (SF)	0	0.22	0	0.39	0.22	0.72	0.33	0.78	0.39	0.78	0.28	0.78	0.17	0.67
Chelem amarillo (CHY)	0	0.2	0	0.4	0	1	0	1	0	1	0	0.8	0	0.2
Chelem blanco (CHW)	0	0	0	0	0.9	0.1	0.9	0.1	0.9	0.1	0	0	0	0
Chelem verde (CHG)	0	0	0	0	0.13	0.88	0.38	0.38	0.38	0.88	0	0.63	0	0.25
Sak ki (Sk)	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1
Yaax ki (Yk)	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	
Kitam ki (Kk)	0	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
Sac ki semilla (Sks)	0	0	0	0	0.05	0.67	0.09	0.93	0.09	0.96	0.04	0.91	0.02	0.8
Veracruz (VER)	0	0	0.33	0	0.66	0.33	0.66	0.33	0.66	0.33	0.66	0	0.66	0
Oaxaca (OAX)	0	0	0	0	0	0.33	0	0.66	0.33	1	0.33	1	0	0.66
Edo. de México (MEX)	0	0	0.5	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0.33	0

	MDH-1	MDH-2	MDH-3	MDH-4	MDH-5	MDH-6	MDH-7	MDH-8	MDH-9	PRX-1	PRX-2	PRX-3	PRX-4
Dunas (D)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.47	0.95	1	0.37
Selva baja (DF)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.4	1	0.7	0.3
Selva mediana (SF)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.33	0.61	0.39	0.17
Chelem amarillo (CHY)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.2	0.4	0.4	0.4
Chelem blanco (CHW)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0.2	0.2	0
Chelem verde (CHG)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0.13	1	0.68	0.38
Sak ki (Sk)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Yaax ki (Yk)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
Kitam ki (Kk)	1	0	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0
Sac ki semilla (Sks)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0.53	0.55	0.09
Veracruz (VER)	1	0.33	1	0.33	1	1	1	1	1	0	0.33	0.33	0.33
Oaxaca (OAX)	1	0.33	1	0.33	1	1	1	1	1	0.33	1	0.66	0.33
Edo. de México (MEX)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1

APENDICE 3. Caracteres morfológicos y sus estadios usados en el análisis filogenético.

Los valores numéricos que pueden tomar los estadios de los primeros 55 caracteres pueden verse consultando el Apéndice 1 de este trabajo y el Cuadro 2 de Colunga-GarcíaMarín y 1vlay-Pat (Sometido). Los caracteres en cursivas no se declararon como ordenados. Para los que si se usaron como ordenados, el O es ancestral.

CARÁCTER	ESTADIOS	ORDEN
TALLO		
N1 Largo tallo	0, 1, 2	menos a más
HOJA		
N2 Largo hoja	0,1, 2	menos a más
N3 Ancho hoja parte media	0,1, 2	menos a más
N4 Ancho base hoja	0,1	menos a más
N5 Número de dientes	0,1	más a menos
NG Largo dientes	0,1, 2	menos a más
N7 Ancho base dientes	0.1, 2	menos a más
N8 Distancia entre dientes	0,1, 2	menos a más
N9 Largo espina	0,1	menos a más
N 10 Ancho base espina	0,1	menos a más

NI 1 Peso hoja	O, 1	menos a más
N12 Peso libra	0,1	menos a más

INFLORESCENCIA

<i>N13 Largo pedúnculo</i>	0	
N14 Largo total inflorescencia	0.1,2	menos a más
<i>N15 Número ramificaciones laterales</i>	0	
N16 Perímetro base pedúnculo	0.1. 2	menos a más

FLOR

<i>NI 7 Largo anteras</i>	0.1,2	
<i>NI8 Largo filamentos</i>	0	
<i>N19 Largo tépalos</i>	0,1, 2	
<i>N20 Ancho tépalos</i>	0	
<i>N21 Profundidad inserción filamentos</i>	0,1, 2	
<i>N22 Largo tubo</i>	0.1, 2	
N23 Largo cuerpo del ovario	0	menos a más
N24 Largo cuello del ovario	0.1,2, 3	menos a más
<i>N25 Ancho cuerpo ovario</i>	0.1,2	

FRUTO

N26 Largo cápsula	0.1. 2	más a menos
-------------------	--------	-------------

<i>N27 Ancho cápsula</i>	0	
N28 Largo hoja carpelar	0,1, 2	más a menos
<i>N29 Ancho hoja carpelar</i>	0	
<i>N30 Largo pedicelo</i>	0	
<i>N31 Ancho pedicelo</i>	0	
<i>N32 Largo semilla</i>	0	
<i>N33 Ancho semilla</i>	0	
N34 Semillas normales por cápsula	0,1, 2	más a menos
N35 Semillas anormales por cápsula	0	menos a más

HOJA

N36 Largo hoja/ancho hoja	0,1, 2, 3	más a menos
N37 Ancho base hoja/ancho hoja	0,1, 2	más a menos
N38 Largo hoja/largo tallo	0,1, 2	menos a más
N39 Peso libra/peso hoja	0,1, 2	menos a más
N40 Largo dientes/ancho dientes	0, 1,2, 3, 4	más a menos
N41 Distancia entre dientes/largo hoja	0, 1,2	menos a más
N42 Largo espina/ancho espina	0, 1,2	más a menos
N43 Largo espina/largo hoja	0	menos a más

INFLORESCENCIA

N44 Largo panícula	0, 1, 2	menos a más
--------------------	---------	-------------

N45 Largo panícula/largo total	0	menos a más
--------------------------------	---	-------------

FLOR

<i>IV46 Largo tépalos/largo tubo</i>	0	
--------------------------------------	---	--

N47 Largo/ancho cuerpo del ovario	0	menos a más
-----------------------------------	---	-------------

FRUTO

<i>N48 Largo/ancho hoja carpelar</i>	0, 1, 2	
--------------------------------------	---------	--

N49 Largo/ancho semilla	0	menos a más
-------------------------	---	-------------

HOJA

N 50 Num. total hojas	0, 1, 2	menos a más
-----------------------	---------	-------------

FRUTO

<i>N51 Num. Total ovulos</i>	0	
------------------------------	---	--

HOJA

N52 Num. dientes/largo hoja	0, 1, 2, 3	más a menos
-----------------------------	------------	-------------

N53 Largo dientes/largo hoja	0, 1	más a menos
------------------------------	------	-------------

N54 Superficie diente/ancho hoja	0	plenos a más
----------------------------------	---	--------------

FRUTO

N55 No.senillas normales no. total óvulos	0, 1, 2	más a menos
---	---------	-------------

HOJA

C1 Forma margen hoja	0 ondulado, 1 recto
<i>C2 Forma base hoja</i>	0 convexa, 1 plana, 2 cóncava
<i>C3 Forma punta hoja</i>	0 convexa, 1 plana, 2 cóncava
C4 Forma hoja	0 lanceolada, 1 linear
C5 Forma dientes	0 rectos, 1 curvos
C6 Textura base espina	0 estriada, 2 lisa
C7 Forma punta espina	0 nodecurrente, 1 decurrente

FRUTO

<i>C8 Presencia estípide</i>	0 presente, 1 ausente
------------------------------	-----------------------

FLOR

C9 Color filamentos	0 cale con verde, 1 verde con cale 2 verde-amatillento
---------------------	---

RUJA

C10 Color hoja	0 verde-amarillento, 1 verde oscuro, 2 glauco
<i>C 1 1 Color margen hoja</i>	0 verde-amarillento, 1 verde-verde, 2 verde-rojizo

LEYENDAS DE FIGURAS 1

Figura 1. Procedencia de las plantas madres de los individuos analizados

isoenzimáticamente en este estudio, y crecidos en el Jardín Botánico Regional del CICY en Mérida, Yucatán, México.

Figura 2. Dendrograma construido por un análisis de conglomerados jerárquicos

UPGMA, de una matriz de similitud calculada a partir de una matriz de presencia o ausencia de 27 bandas isoenzimáticas en 146 individuos pertenecientes a las variantes actuales de henequén, las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* en la Península de Yucatán, y 10 individuos silvestres de *A. angustifolia* externos a la Península. D = Dunas, DF = Selva baja caducifolia; SF = Selva mediana subcaducifolia, CHG = Chelern verde, CHY = Chelem amarillo, CHW = Chelem blanco, Sk = Sak ki, Yk = Yaax ki, Kk = Kitam ki. Los números entre paréntesis indican el número de individuos que son idénticos en ese grupo.

Figura 3. Relaciones filogenéticas de las variantes actuales de henequén y las

poblaciones silvestres de *A. angustifolia* en la Península de Yucatán, basadas en la frecuencia de 27 bandas isoenzimáticas. a . Uno de los tres árboles más parsimoniosos encontrados con una búsqueda exhaustiva. El árbol fue enraizado con el grupo de D, SF y DF como grupo externo. Longitud = 45 pasos; CI = 0.911

(CI = 0.867 excluyendo caracteres no informativos); HI = 0.089 (HI = 0.133 excluyendo caracteres no informativos); RI = 0.826. La longitud se muestra arriba de las ramas. b. Arbol consenso según la regla de mayoría al 50% de los tres árboles más parsimoniosos. Arbol enraizado con el grupo de D, SF y DF como grupo externo. El porcentaje de soporte de las ramas se muestra arriba de ellas. Los valores de bootstrap por arriba de 50 se muestran entre paréntesis abajo de las ramas.

Figura 4. Relaciones filogenéticas de las variantes actuales de henequén, las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* en la Península de Yucatán, y tres poblaciones externas a la Península, basadas en la frecuencia de 27 bandas isoenzimáticas. Unico árbol más parsimonioso encontrado con la técnica Branch and Bound. Arbol enraizado con la técnica Midpoint. Longitud = 72 pasos; CI = 0.792 (CI = 0.779 excluyendo caracteres no informativos); HI = 0.208 (HI = 0.221 excluyendo caracteres no informativos); RI = 0.634. La longitud se muestra arriba de las ramas.

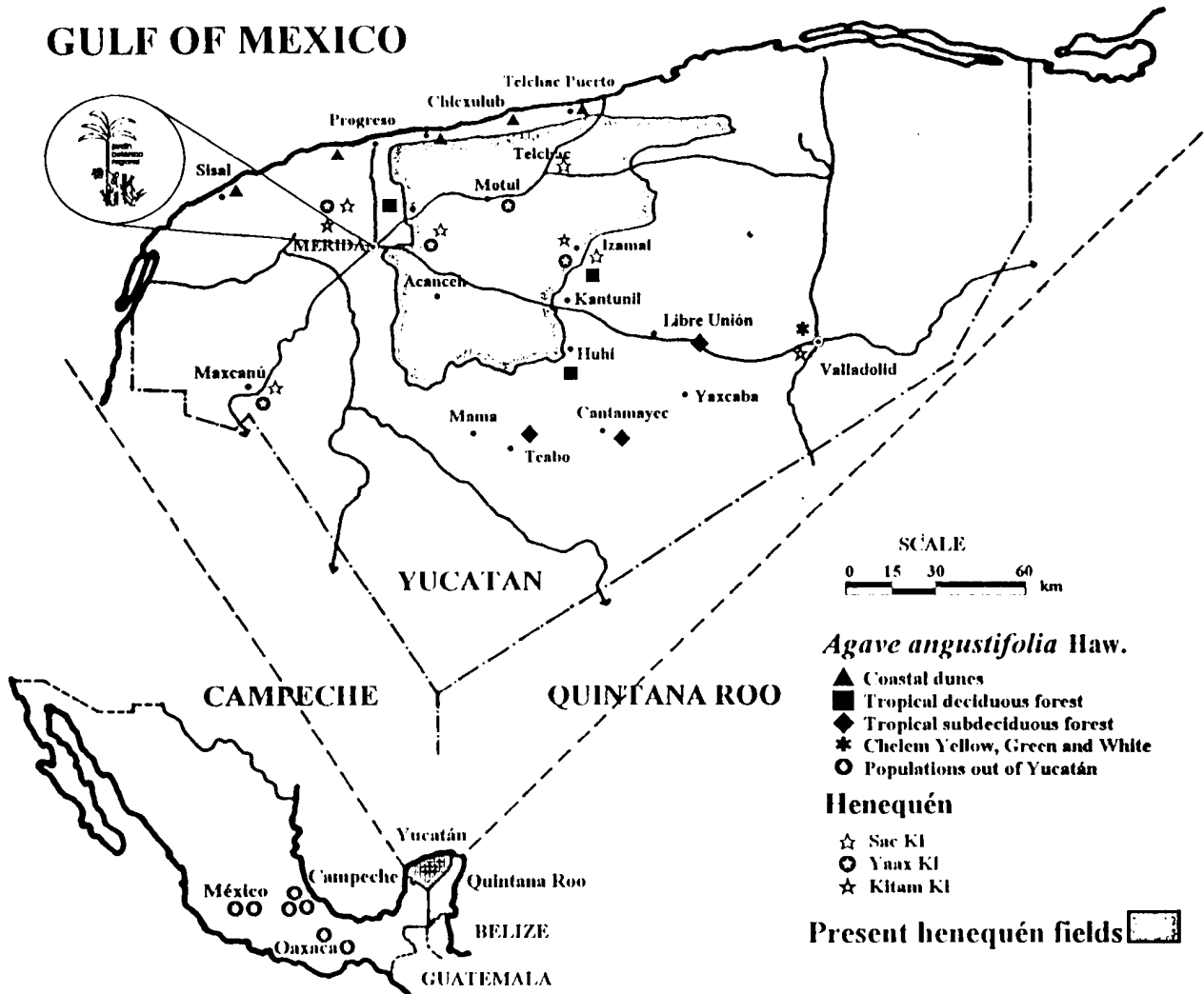
Figura 5. Relaciones filogenéticas de las variantes actuales de henequén y las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* en la Península de Yucatán, basadas en 66 caracteres morfológicos. Unico árbol más parsimonioso encontrado con una búsqueda exhaustiva. Arbol enraizado con la técnica Midpoint. Longitud = 112 pasos; CI = 0.804 (CI = 0.716 excluyendo caracteres no informativos); HI = 0.295

(HI = 0.314 excluyendo caracteres no informativos); RI = 0.639. La longitud se muestra arriba de las ramas. Los valores de bootstrap por arriba de 50 se muestran entre paréntesis abajo de las ramas.

Figura 6. Relaciones filogenéticas de las variantes actuales de henequén y las poblaciones silvestres de *A. angustifolia* en la Península de Yucatán, basadas en la evidencia conjunta de la frecuencia de 27 bandas isoenzimáticas y 66 caracteres morfológicos. Único árbol más parsimonioso encontrado con una búsqueda exhaustiva. Árbol enraizado usando al grupo de D, DF y SF como outgroup. Longitud = 164 pasos; CI = 0.799 (CI = 0.712 excluyendo caracteres no informativos); HI = 0.268 (HI = 0.310 excluyendo caracteres no informativos); RI = 0.607. La longitud se muestra arriba de las ramas. Los valores de bootstrap por arriba de 50 se muestran entre paréntesis abajo de las ramas.

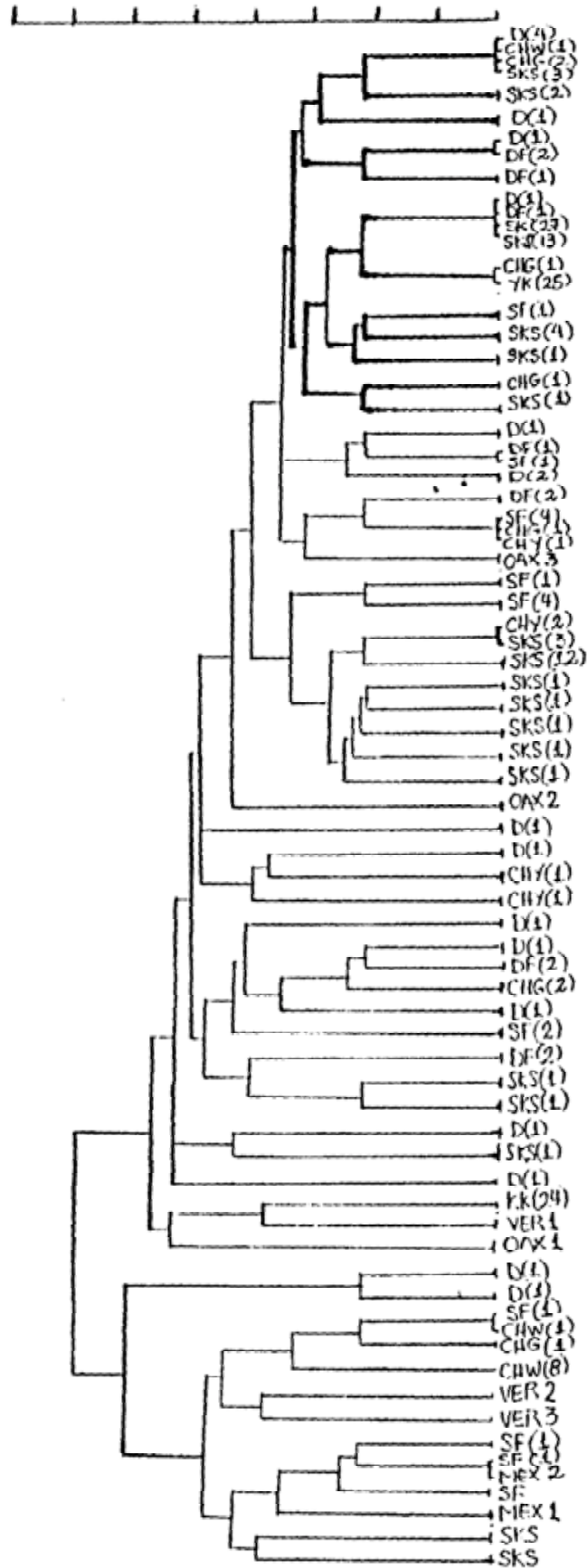
Figura 7. Árbol consenso según la regla de mayoría al 50% de uno de los tres árboles más parsimoniosos obtenidos con la evidencia isoenzimática, y el único árbol más parsimonioso obtenido con la evidencia morfológica.

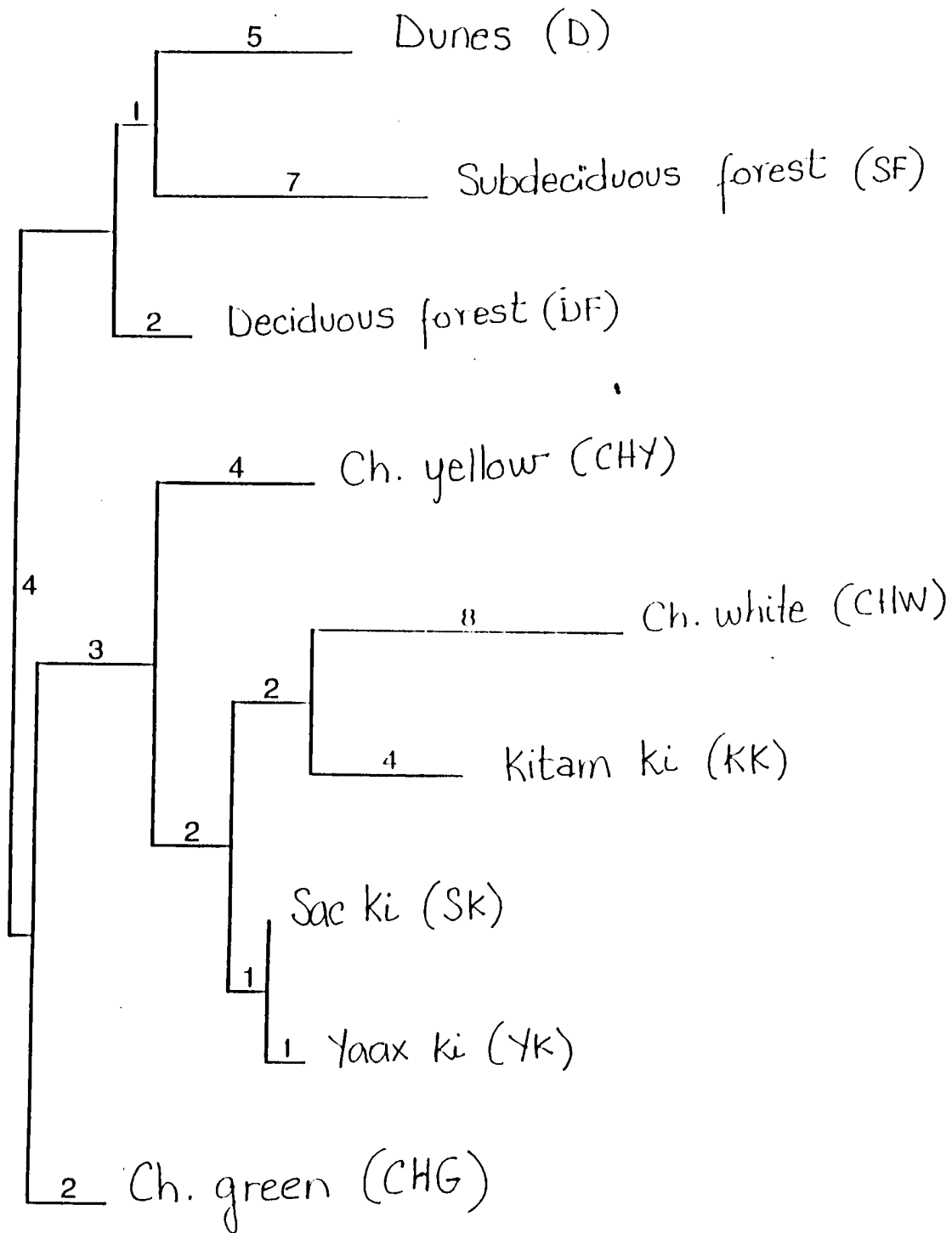
GULF OF MEXICO

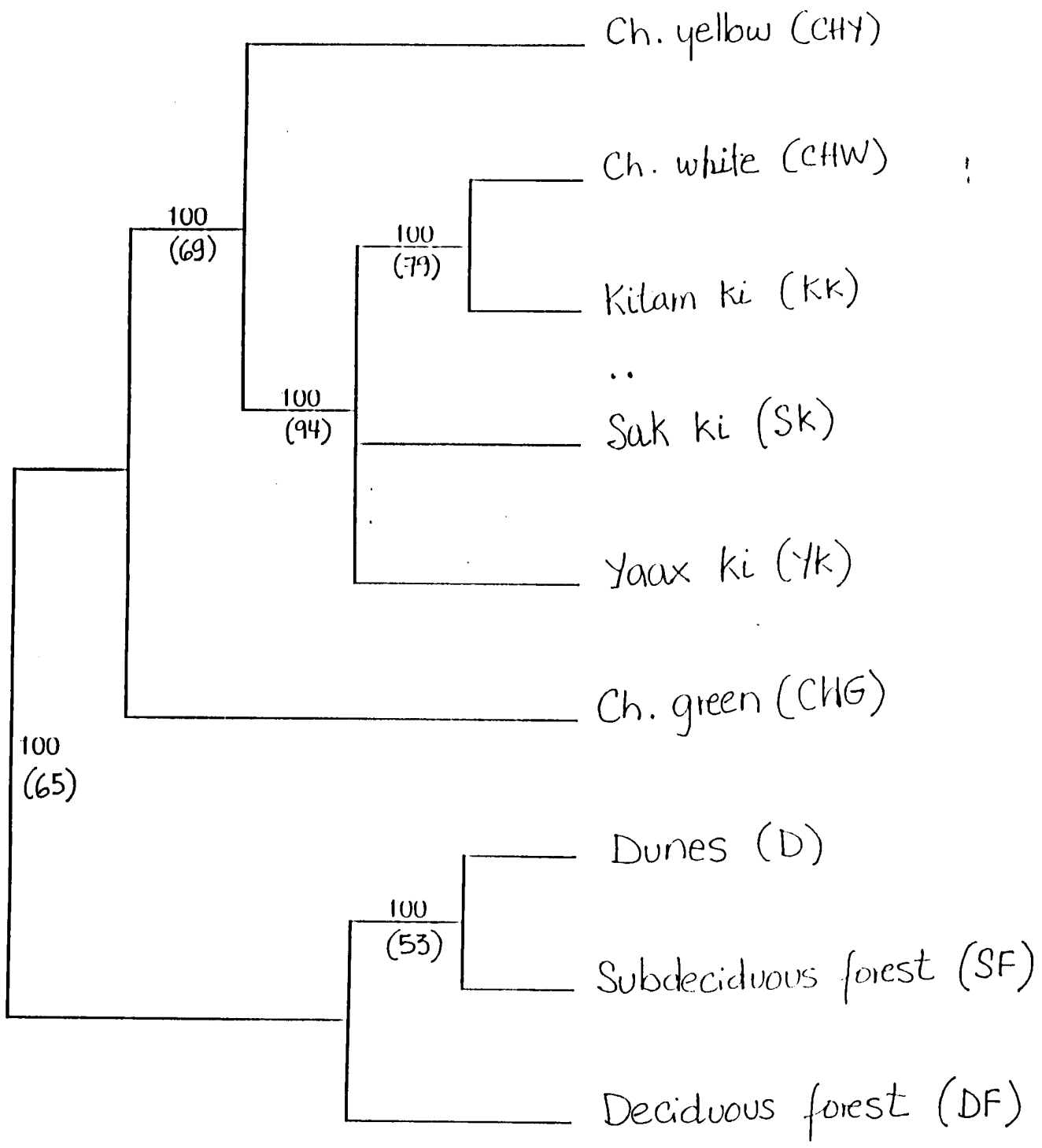


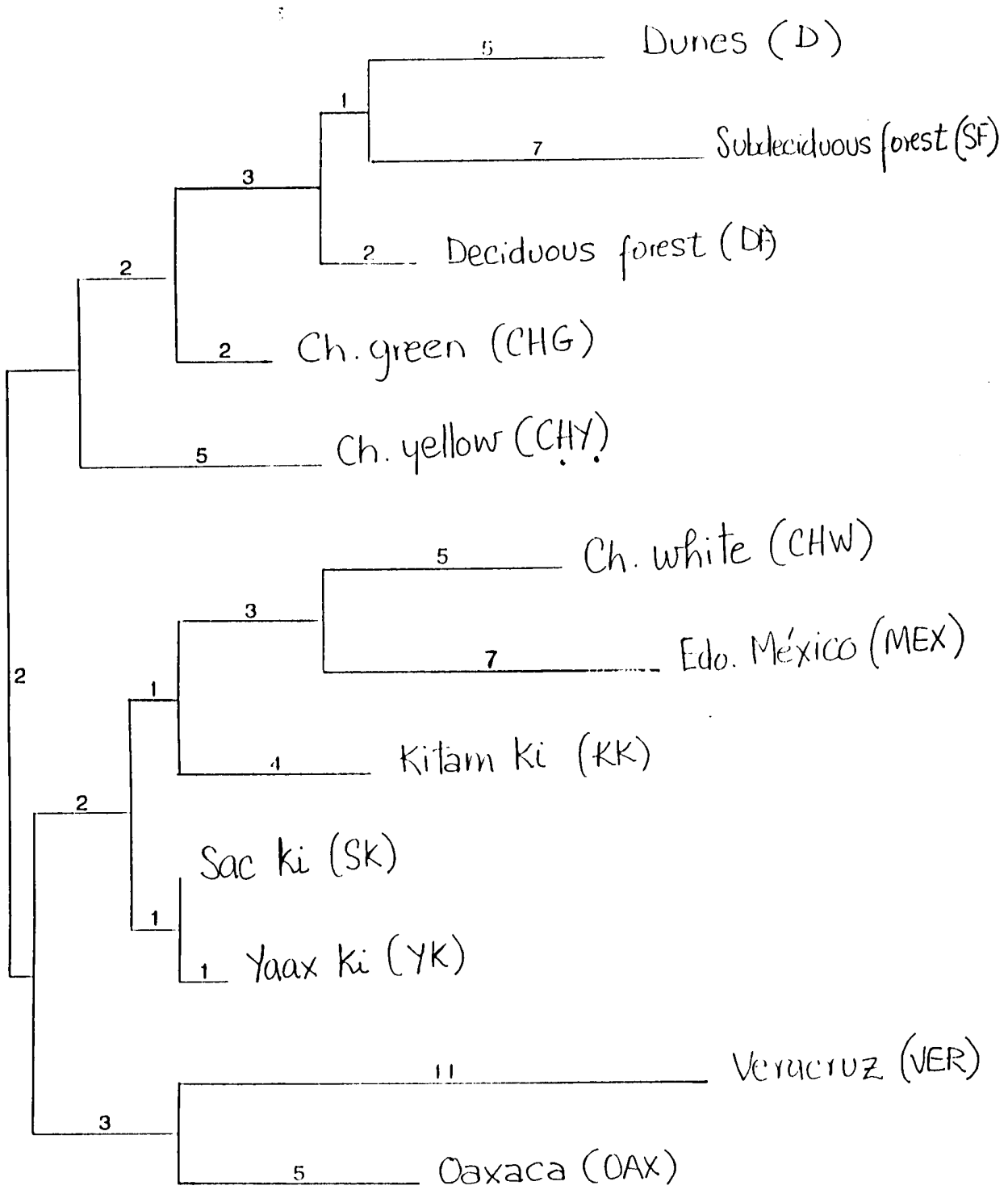
STANDARDIZED AVERAGE DISTANCE

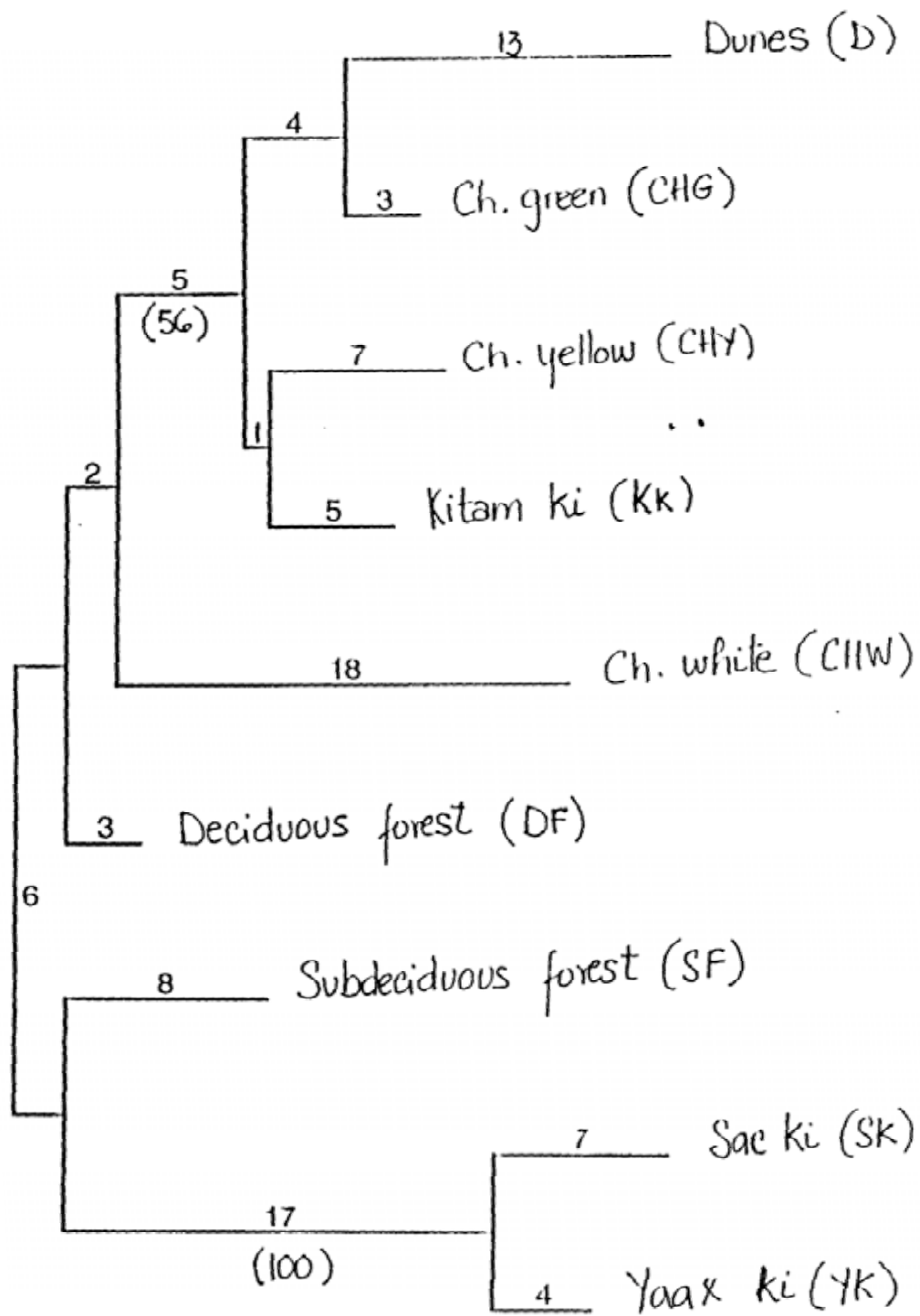
16 14 12 1 0.8 0.6 0.4 0.2 0

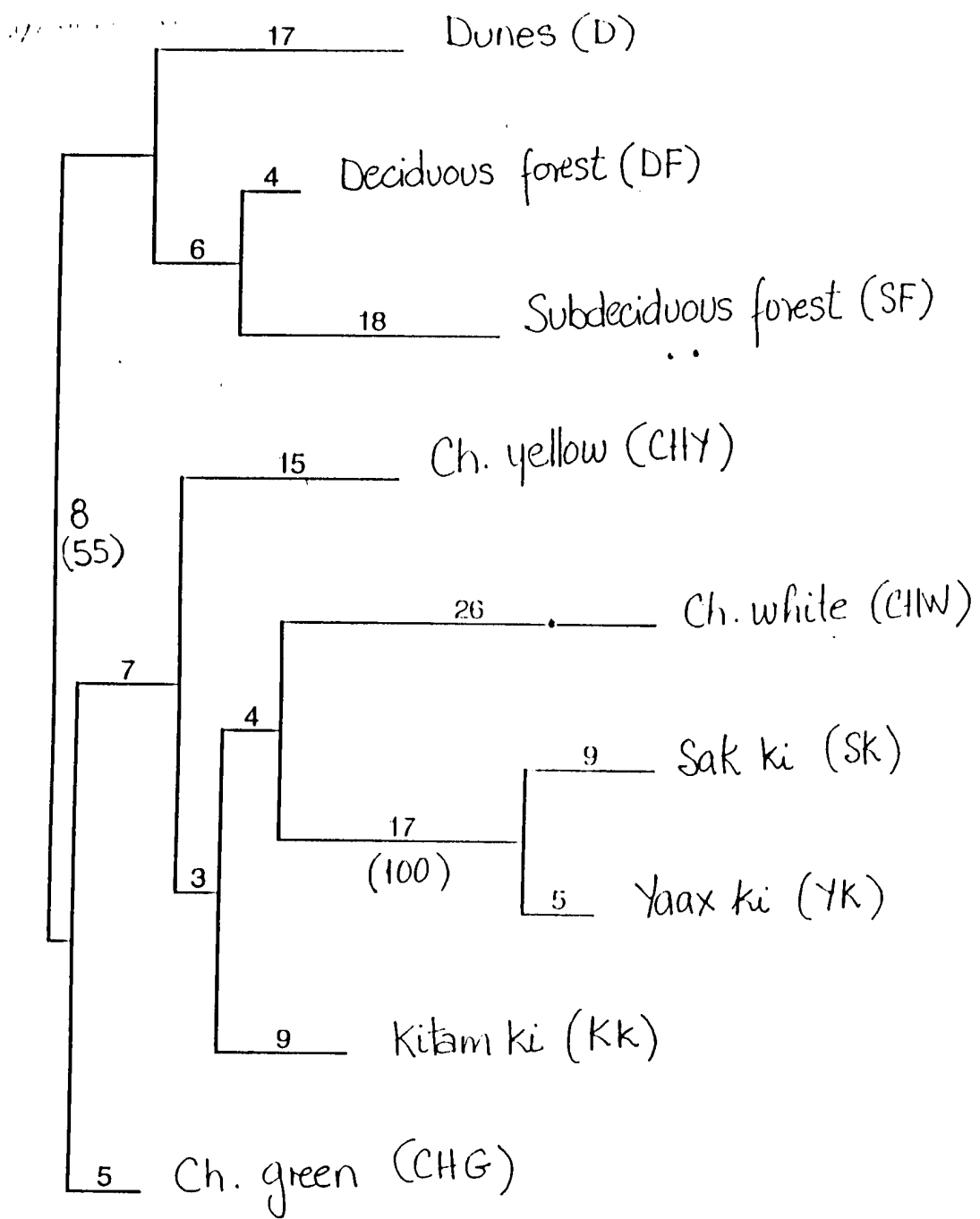


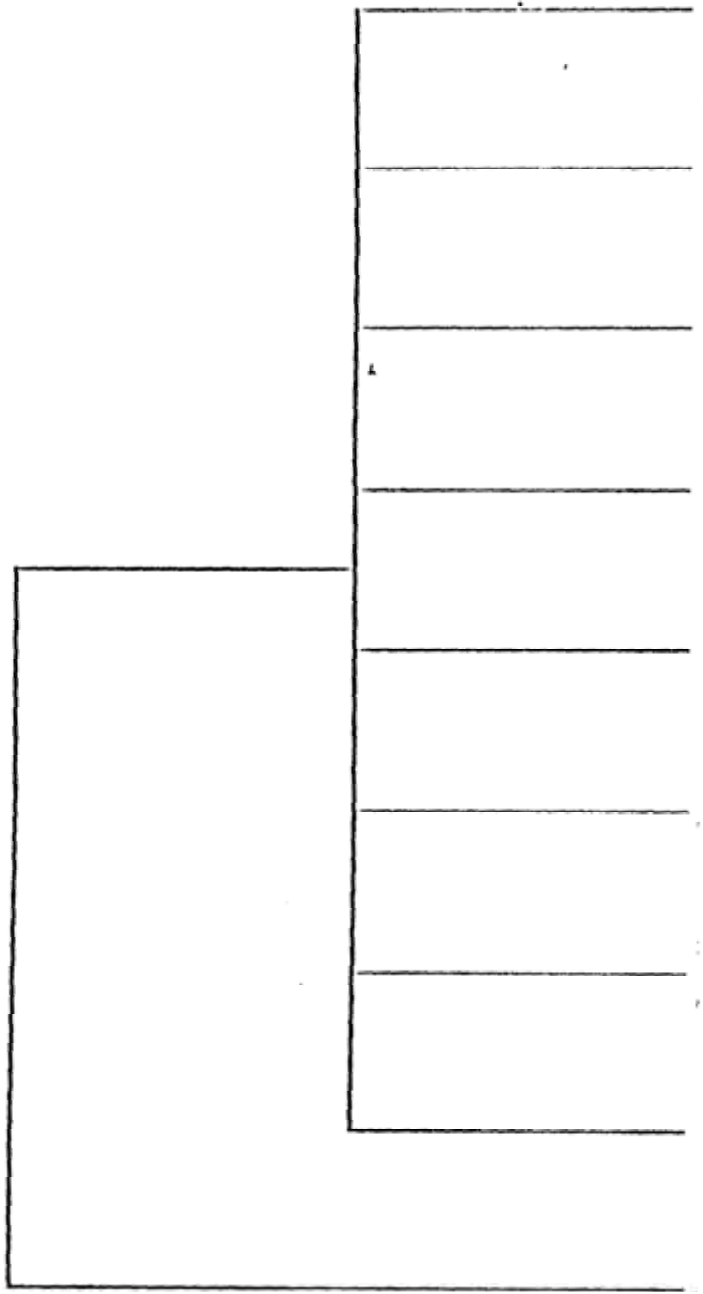












Deciduous forest (DF)

Subdeciduous forest (SF)

Ch. yellow (CHY)

Ch. white (CHW)

Ch. green (CHG)

Sac ki (SK)

Yaax ki (YK)

Kifam ki (KK)

Dunes (D)